Princípios Integrados de

ZOOLOGIA

16ª edição

Hickman · Roberts · Keen · Eisenhour · Larson · I'Anson





Princípios Integrados de

ZOOLOGIA



O GEN | Grupo Editorial Nacional, a maior plataforma editorial no segmento CTP (científico, técnico e profissional), publica nas áreas de saúde, ciências exatas, jurídicas, sociais aplicadas, humanas e de concursos, além de prover serviços direcionados a educação, capacitação médica continuada e preparação para concursos. Conheça nosso catálogo, composto por mais de cinco mil obras e três mil e-books, em www.grupogen.com.br.

As editoras que integram o GEN, respeitadas no mercado editorial, construíram catálogos inigualáveis, com obras decisivas na formação acadêmica e no aperfeiçoamento de várias gerações de profissionais e de estudantes de Administração, Direito, Engenharia, Enfermagem, Fisioterapia, Medicina, Odontologia, Educação Física e muitas outras ciências, tendo se tornado sinônimo de seriedade e respeito.

Nossa missão é prover o melhor conteúdo científico e distribuí-lo de maneira flexível e conveniente, a preços justos, gerando benefícios e servindo a autores, docentes, livreiros, funcionários, colaboradores e acionistas.

Nosso comportamento ético incondicional e nossa responsabilidade social e ambiental são reforçados pela natureza educacional de nossa atividade, sem comprometer o crescimento contínuo e a rentabilidade do grupo.

Princípios Integrados de ZOOLOGIA

Cleveland P. Hickman, Jr.
Washington and Lee University

Larry S. Roberts
Florida International University

Susan L. Keen
University of California – Davis

David J. Eisenhour
Morehead State University

Allan Larson
Washington University

Helen I'Anson
Washington and Lee University

Arte-final Original por

William C. Ober, M.D.
Washington and Lee University
e
Claire W. Ober, B.A.
Washington and Lee University

Revisão Técnica
Cecília Bueno
Bióloga
Doutora em Ciências – PPGG/UFRJ
Professora Titular da Universidade Veiga de Almeida

Décima sexta edição



- Traduzido de:
Sixteenth edition in English of
INTEGRATED PRINCIPLES OF ZOOLOGY

ISBN: 978-0-07-352421-4

EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.
Uma editora integrante do GEN | Grupo Editorial Nacional
Travessa do Ouvidor, 11
Rio de Janeiro – RJ – CEP 20040-040
Tels.: (21) 3543-0770/(11) 5080-0770 | Fax: (21) 3543-0896
www.grupogen.com.br | editorial.saude@grupogen.com.br

- Capa: Editorial Saúde
Produção digital: Geethik
- Ficha catalográfica

P952
16. ed.
Princípios integrados de zoologia / Cleveland P. Hickman, Jr. ...[et al.] ; arte-final original por William C. Ober e Claire W. Ober ; [revisão técnica Cecília Bueno]. - 16. ed. - Rio de Janeiro : Guanabara Koogan, 2016.
il.
Tradução de: Integrated principles of zoology
ISBN 978-85-277-2960-4
1. Zoologia. I. Hickman, Cleveland P., 1928-.

16-32063 CDD: 590
CDU: 59

Sobre os Autores

Cleveland P. Hickman, Jr.

Professor Emérito de Biologia na Washington and Lee University em Lexington, Virginia, leciona zoologia e fisiologia animal há mais de 30 anos. Recebeu seu PhD em fisiologia comparada pela University of British Columbia (1958), Vancouver, B.C., e lecionou fisiologia animal na University of Alberta antes de ir para a Washington and Lee University em 1967. Publicou numerosos artigos e ensaios de pesquisa sobre fisiologia dos peixes, além de ser coautor destes importantes textos: *Integrated Principles of Zoology, Biology of Animals, Animal Diversity* e *Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology*. Ao longo dos anos, tem liderado muitas viagens de campo às ilhas Galápagos. Sua pesquisa é sobre zonas entremarés e sistemática de invertebrados marinhos dessas ilhas. Publicou três guias de campo para identificação de equinodermos, moluscos e crustáceos marinhos na *Galapagos Marine Life Series*. Seus *hobbies* incluem mergulhar, praticar marcenaria e participar em corais de música de câmara. Dr. Hickman pode ser contatado em: hickman@wlu.edu.

Larry S. Roberts

Professor Emérito de Biologia na Texas Tech University e Professor Adjunto na Florida International University, tem vasta experiência lecionando zoologia de invertebrados, biologia marinha, parasitologia e biologia do desenvolvimento. Recebeu seu ScD em parasitologia pela Johns Hopkins University e é autor principal do *Foundations of Parasitology* de Schmidt e Roberts, sexta edição. Também coautor de *Integrated Principles of Zoology*, *Biology of Animals*, *Animal Diversity* e autor de *The Underwater World of Sport Diving* e publicou muitos artigos científicos e revisões. Foi presidente da American Society of Parasitologists, Southwestern Association of Parasitologists e é membro de outros órgãos. Também é membro do corpo editorial da revista *Parasitology Research*. Seus *hobbies* incluem mergulho, fotografia subaquática e horticultura tropical. Dr. Roberts pode ser contatado em: Lroberts1@compuserve.com.

Susan Keen

É Vice-Reitora em Programas Acadêmicos de Graduação na Faculdade de Ciências Biológicas na University of California em Davis. É phD em zoologia pela University of California, Davis, e MSc pela University of Michigan, Ann Arbor. Canadense, graduou-se na University of British Columbia, em Vancouver. Dr. Keen é uma zoóloga de invertebrados fascinada pelas histórias de vidas das águas-vivas. Tem interesse especial nos ciclos de vida dos organismos que apresentam tanto fase assexuada como sexuada, como ocorre na maioria das águas-vivas. Suas outras pesquisas incluem trabalhos com comunidades marinhas de invertebrados sésseis, populações de aranhas e evolução da batata andina. Dr. Keen leciona, há 15 anos, evolução e diversidade animal para turmas de introdução à biologia. Ela gosta de todas as facetas do processo de ensino, desde as palestras e discussões até a efetiva preparação de exercícios de laboratório. Além de seu trabalho com introdução à biologia, ela ministra seminários para o programa Davis Honors Challenge e para estudantes de graduação e de pós-graduação interessados em metodologia do ensino da biologia. Em 2004, recebeu um Excellence in Education Award pelo grupo de Associated Students em Davis. Em 2005, fez parte do National Academies Summer Institute em Educação de nível superior em biologia, e, de 2005 a 2006, foi bolsista da National Academies Education Fellow em Ciências da Vida. Seus *hobbies* incluem musculação, equitação, jardinagem, viagens e leitura de romances de mistério. A Dr. Keen pode ser contatada em: slkeen@ucdavis.edu.

David J. Einsenhour

É Professor de Biologia na Morehead State University, em Morehead, Kentucky. É phD em zoologia pela Southern Illinois University, em Carbondale. Leciona disciplinas de ciência ambiental, anatomia humana, zoologia geral, anatomia comparada, ictiologia e zoologia de vertebrados. Tem um programa de pesquisa ativo que tem como foco sistemática, biologia da conservação e história natural de peixes de água doce norteamericanos, além de ter especial interesse na diversidade dos peixes do Kentucky e estar escrevendo um livro sobre o assunto. Ele e seus alunos são autores de várias publicações. É conselheiro acadêmico para estudantes que pretendem cursar ciências farmacêuticas. Seus *hobbies* incluem pescaria, paisagismo, *softball*, viajar e se divertir com seus três filhos, que, junto com sua esposa, participam com entusiasmo de seu trabalho de campo. O Dr. Eisenhour pode ser contatado em: d.eisenhour@morehead-st.edu.

Allan Larson

É Professor na Washington University, St. Louis, MO. É PhD em genética pela University of California, Berkeley, e BS e MS

em zoologia na University of Maryland. Suas áreas de especialização incluem biologia evolutiva, genética molecular de populações e sistemática de anfíbios. Ele leciona disciplinas de introdução à genética, zoologia, macroevolução, evolução molecular e história da teoria evolutiva. Organizou e lecionou um curso especial sobre biologia evolutiva para professores do ensino médio. Os alunos do Dr. Larson participaram de estudos zoológicos de campo por todo o mundo, incluindo projetos na África, Ásia, Austrália, Madagascar, América do Norte, América do Sul, Oceano indo-pacífico e ilhas do Caribe. É autor de várias publicações científicas e foi editor das revistas *The American Naturalist, Evolution, Journal of Experimental Zoology, Molecular Phylogenetics and Evolution* e *Systematic Biology*. É conselheiro acadêmico para estudantes de graduação e supervisiona o currículo de graduação em biologia da Washington University. O Dr. Larson pode ser contatado em: larson@wustl.edu.

Helen I'Anson

Nasceu na Inglaterra, é Professora de Biologia na Washington and Lee University em Lexington, Virginia. É phD em fisiologia na University of Kentucky, Lexington, KY, e tem Pós-Doutorado pela University of Michigan, Ann Arbor, MI. Ela leciona disciplinas de fisiologia animal, microanatomia, neuroendocrinologia, biologia geral e fisiologia reprodutiva. Tem um programa de pesquisa cujo foco é a regulação neural do desenvolvimento reprodutivo, e tem especial interesse em como a energia é distribuída no animal em desenvolvimento e como os sinais e depósitos de armazenagem de comida são monitorados pelo cérebro e transmitidos para regular a atividade reprodutiva no início da puberdade nos mamíferos. Seus *hobbies* incluem jardinagem, caminhada, pescaria, aromoterapia, música e participação em corais de canto. A Dr. I'Anson pode ser contatada em: iansonh@wlu.edu.

Agradecimentos

Agradecemos sinceramente aos revisores técnicos, cujas sugestões foram valiosas para o processo de revisão e aprimoramento da obra. A experiência deles com estudantes de várias formações e seu interesse e conhecimento do assunto contribuíram para moldar o texto final. São eles:

Patricia M. Biesiot, *University of Southern Mississippi*
Chris Butler, *University of Central Oklahoma*
Roger Choate, *Oklahoma City Community College*
Joseph D'Silva, *Norfolk State University*
Karen E. Francl, *Radford University*
Sandi Gardner, *Baker College*
Roxie A. James, *Kean University*
Andrea B. Jensen, *Hardin-Simmons University*
Patrick Lewis, *Sam Houston State University*
Eric Lovely, *Arkansas Tech University*
Eddie Lunsford, *Southwestern Community College*
Jay Mager, *Ohio Northern University*
Natalie Maxwell, *Carl Albert State College*
Matthew K. Nelson, *University of Texas at Arlington*
Amy Horner Reber, *Georgia State University*
Anthony Stancampiano, *Oklahoma City University*
Joe David White, *Holmes Community College*

Somos gratos também aos editores e à equipe de apoio da McGraw-Hill Higher Education que tornaram este projeto possível. Agradecimentos especiais a Lynn Breithaupt, Director for Biology, Rebecca Olson, Brand Manager e Elisabeth Sievers, Director of Development – Biology, que foram as forças motrizes no comando do desenvolvimento deste texto. Sandy Wille, Content Product Manager, de algum modo manteve autores, texto, figuras e programas de produção dentro do prazo. John Leland supervisionou o amplo programa fotográfico e Trevor Goodman administrou o desenho do interior e da capa do livro. Somos gratos a eles por seu talento e dedicação. Apesar de termos feito todos os esforços para oferecer o melhor conteúdo possível, erros de vários tipos inevitavelmente são encontrados em um livro-texto deste escopo e complexidade. Seremos gratos aos leitores que enviarem comentários e sugestões para Patrick Reidy, Executive Marketing Manager, pelo e-mail patrick.reidy@mheducation.com.

Cleveland P. Hickman, Jr.
Larry S. Roberts
Susan Keen
David J. Eisenhour
Allan Larson
Helen I'Anson

Prefácio

Princípios Integrados de Zoologia* continua a ser a referência para cursos básicos de introdução à zoologia. Nesta 16ª edição, os autores apresentam uma rica e real experiência conforme descrevem a diversidade da vida animal e as fascinantes adaptações que tornam possível aos animais habitarem tantos nichos ecológicos.

A organização do texto comprovou facilitar a compreensão do conteúdo pelos estudantes. Características marcantes, especialmente a ênfase nos princípios da evolução e da ciência zoológica, foram reforçadas. Para auxiliar no aprendizado, várias características didáticas foram mantidas: diálogos de abertura dos capítulos extraídos do tema abordado; resumos dos capítulos; questões de revisão; ilustrações objetivas e bem elaboradas; notas e considerações que conferem aspectos interessantes à narrativa; citações da literatura; e amplo glossário que fornece a definição e a origem dos termos apresentados no texto.

NOVIDADES DA DÉCIMA SEXTA EDIÇÃO

Filogenia e taxonomia

Cada edição de *Princípios Integrados de Zoologia* provê um novo conteúdo sobre as relações filogenéticas entre animais e sua taxonomia correspondente. As relações entre os filos animais permanecem um problema filogenético particularmente desafiador, com novos dados que frequentemente rejeitam relações anteriormente favorecidas no nível do filo. Dessa forma, adicionamos vários novos grupos ao cladograma na contracapa e reorganizamos os capítulos em conformidade. Novos táxons incluem: Platyzoa, que une os Platyhelminthes, Gastrotricha e Gnathifera; Polyzoa, que abrange Cycliophora, Entoprocta e Ectoprocta; e Kryptrochozoa, unindo os táxons com estágio larval trocófora modificado ou "esco ndido" e incluindo Brachiopoda, Phoronida e Nemertea. Observe que os táxons lofoforados (Ectoprocta, Brachiopoda e Phoronida) não formam um clado. Para ajustar essas alterações, o conteúdo dos Capítulos 14 e 15 foi reordenado no que se refere à abordagem feita na 15ª edição. O Capítulo 14 agora apresenta os acelomorfos, Platyzoa, e os mesozoários, enquanto o Capítulo 15 aborda os Polyzoa e os Kryptrochozoa.

Novos dados filogenéticos, do mesmo modo, requerem algumas revisões importantes dos cladogramas nos filos e capítulos. (1) Adicionamos a classe Homoscleromorpha ao filo Porifera (Capítulo 12). (2) A taxonomia e as relações evolutivas no filo Annelida (Capítulo 17) foram completamente revisadas, descontinuando os táxons Polychaeta e Oligochaeta tradicionais, mas agora claramente parafiléticos. Os termos "poliqueta" e "oligoqueta" continuam a denotar morfologias específicas, mas não táxons formais. A divisão filogenética basal nos anelídeos mostra os vermes Chaetopteridae formando o táxon-irmão dos arquianelídeos. Há muitos anos, os zoólogos separaram taxonomicamente poliquetas errantes de poliquetas sedentárias, mas os biólogos modernos rejeitaram essa dicotomia. Novas filogenias ressuscitaram essa distinção, mas colocaram os poliquetas sedentários em um clado com membros do Clitellata. Incluímos os membros do filo anterior Echiura, os vermes-colher, como uma ramificação dos poliquetas sedentários e discutimos a perda do metamerismo implicada nessa posição. Continuamos a colocar o filo Sipuncula fora dos Annelida, apesar de algumas evidências filogenéticas conflitantes. (3) O cladograma de moluscos revisado no Capítulo 16 agora coloca Aculifera (Solenogastres, Caudofoveata e Polyplacophora) como o táxon-irmão dos Conchifera (portadores de conchas). (4) Nos Ecdysozoa (Capítulo 18), trabalhos recentes colocam os Onychophora e Tardigrada como táxons-irmãos, com esse par sendo o táxon-irmão dos Arthropoda. Adicionamos uma descrição do parasita humano, verme-da-gu iné, à seção dos nematódeos. (5) O cladograma dos artrópodes no Capítulo 19 agora representa as relações sustentadas pela hipótese mandibulada: todos os táxons que compartilham mandíbulas são unidos, e esse grupo é distinto filogeneticamente dos táxons quelicerados. (6) As relações evolutivas entre os artrópodes crustáceos foram revisadas, principalmente as posições dos Cephalocaridea e dos Remopedia (Capítulo 20). Alguns agrupamentos principais dos Crustacea não foram atribuídos às classificações lineanas tradicionais (classes e ordens); sendo assim, são apresentados como táxons livres de classificação. (7) As revisões na taxonomia dos equinodermos (Capítulo 22) incluem a adição de fósseis bilateralmente simétricos recentemente descobertos e uma nova discussão sobre a filogenia dos Xenoturbellida. (8) Simplificamos e atualizamos a abordagem da primeira evolução dos tetrápodes, incluindo a colocação de táxons de fósseis principais na filogenia (Capítulo 25). (9) A diversidade de espécies dos anfíbios (Capítulo 25) foi atualizada para incluir muitas espécies recentemente descobertas. (10) Revisamos extensivamente a taxonomia de nível

ordinal das aves (Capítulo 27). (11) Os resultados de estudos recentes sobre fósseis atualizam nossa discussão sobre a evolução humana (Capítulo 28).

Expandimos nossa abrangência da filogenética molecular para mostrar como abordagens baseadas em métodos bayesianos e de probabilidade máxima nos permitem superar hipóteses reducionistas sobre a evolução molecular e, assim, obter mais informações acerca das sequências de DNA alinhadas (Capítulo 10). Enfatizamos que nossa cobertura inicial dos métodos cladísticos baseados em parcimônia é mais um simples caso limitado de procedimentos mais elaborados do que um contraste fundamental dos princípios filogenéticos. Embora esses avanços metodológicos possam parecer estar além do escopo de um curso introdutório, a maioria das nossas atualizações da filogenia animal está baseada nesses métodos. O conhecimento básico da inferência estatística na filogenia é, assim, um princípio fundador da zoologia moderna.

Atualizações empíricas e conceituais

Os conceitos críticos que invocamos repetidamente ao longo do texto foram revisados e expandidos. O Capítulo 1 inclui uma discussão amplamente revisada da ciência como um processo, com exemplos ilustrativos. O contraste principal "métodos comparativos *versus* experimentais" substitui o antigo "ciências evolutivas *versus* experimentais" na separação de abordagens metodológicas para avaliar causas definitivas *versus* aproximadas. Revisamos nossa abordagem do darwinismo para enfatizar a continuidade das formas do passado e do presente como uma parte crítica do argumento mais básico de Darwin da mudança permanente (Capítulos 1 e 6). No Capítulo 10, esclarecemos o contraste entre classificação e sistematização e adicionamos uma citação ao artigo original fazendo esse contraste. Apresentamos pela primeira vez neste texto o "conceito de linhagem geral de espécies", enfatizando os atributos compartilhados dos conceitos de espécies contrastantes, principalmente o fato de que cada um em uma espécie apresenta a definição principal de ser um segmento de uma linhagem da população. Removemos o termo "tradicional" de nossa referência padrão à taxonomia evolutiva de Simpson (Capítulo 10), seguindo a sugestão de um revisor de que esse termo implica erroneamente em um sistema antiquado.

Incluímos ao longo do texto várias atualizações sobre resultados, métodos e interpretações empíricos de exemplos importantes. Em alguns casos, essas alterações denotam uma nova aceitação generalizada de argumentos anteriormente considerados tentativos. No conteúdo sobre a química e a origem da vida (Capítulo 2) foi acrescentada a hipótese de que a primeira fotossíntese utilizava o sulfeto de hidrogênio ou gás hidrogênio, em vez de água como fonte dos átomos de hidrogênio. Atualizamos o conteúdo sobre as hipóteses do grande evento de oxigenação (GOE), ocorrido 2,5 bilhões de anos atrás, e sua enorme consequência para a evolução da vida. Ao discutir a importância da água para a vida, atualizamos as descobertas da NASA sobre o fato de a existência de gelo na lua ser crítica para o planejamento de um posto humano avançado lá. Em nossa abordagem dos lipídios, substituímos o termo mais popular "triglicerídios" por "gorduras neutras".

No assunto evolução, adicionamos novas informações úteis para explicar o que parecem ser altos níveis de especiações em peixes de lagos (Capítulo 6). Os ciclos climáticos produzem a fragmentação geográfica episódica, seguida pela consolidação de populações de peixes de lagos, explicando, assim, como a especiação alopátrica pode clarificar a alta diversidade de espécies de peixes no que agora é um simples lago. Ainda, no capítulo sobre evolução, reescrevemos a explicação do equilíbrio de Hardy-Weinberg para tornar mais explícitos a formulação histórica e o uso desse princípio matemático como uma hipótese nula. Estendemos a abordagem do equilíbrio de Hardy-Weinberg para incluir mais de dois alelos, dado que a maioria dos marcadores moleculares usados na genética de população moderna revela múltiplos alelos em uma população para os loci genéticos mais variáveis.

Nossa abordagem sobre a ecologia evolutiva (Capítulo 38) inclui uma descrição revisada do mimetismo entre borboletas monarca e vice-rei, reconhecendo que a vice-rei é ligeiramente não palatável e, portanto, melhor se enquadraria no modelo mülleriano de mimetismo, em vez de no modelo batesiano. Revisamos nossa discussão sobre o contraste entre a extinção em massa e a extinção de fundo para observar que o contraste é maior no registro fóssil pós-Paleozoico do que no Paleozoico. Acrescentamos novas discussões sobre como os ciclos solares podem influenciar o sincronismo dos ciclos predador-presa, ilustrando a interação dos fenômenos ecológicos dependente e independente da densidade. No Capítulo 28, realizamos uma cobertura adicional dos ciclos de população das lebres-americanas junto com atualizações sobre as populações dos caribus e domesticação humana de mamíferos. O Capítulo 27 apresenta um novo ensaio no quadro sobre os efeitos do DDT nas populações de aves. O Capítulo 30 inclui esclarecimentos sobre o sal e o equilíbrio hídrico em águas doces, marinhas e

ambientes terrestres e nas estruturas excretoras dos invertebrados.

Várias atualizações sobre a nossa cobertura fisiológica enfatizam achados relevantes para os seres humanos. Nós modificamos significativamente a seção sobre regulação da ingestão de alimentos (Capítulo 32) para incluir novas estatísticas relacionadas a sobrepeso e adultos e crianças obesos, e informações sobre equilíbrio de energia por meio do hormônio recentemente descoberto, a irisina. Como a irisina origina-se no músculo esquelético e é liberada no sangue durante o exercício, acrescentamos o músculo esquelético como um tecido endócrino no Capítulo 34 e atualizamos a abordagem de sua estrutura no Capítulo 29. O Capítulo 33 inclui esclarecimentos sobre mielina, células da micróglia e potencial de repouso da membrana. O Capítulo 35 apresenta novas informações sobre a célula linfoide inata (ILC) chamada RORgt + ILC e seu papel na contenção bacteriana no trato gastrintestinal por meio da secreção de interleucina 22. As revisões no Capítulo 34 incluem um quadro de texto sobre os receptores acoplados à proteína G e uma seção sobre receptores citoplasmáticos para hormônios solúveis em lipídio, como esteroides. Revisões para uma explicação mais clara ocorreram na abordagem do sistema enteroendócrino como um tecido endócrino difuso, do hipotálamo e das neurossecreções e neuropeptídios do encéfalo. O Capítulo 38 inclui uma discussão revisada sobre como os seres humanos adaptam-se à rede alimentar ecológica e um novo gráfico que mostra as alterações demográficas no México. O Capítulo 7 inclui um quadro atualizado sobre contraceptivos para mulheres e novas informações sobre a produção continuada de células germinativas em mamíferos adultos. O Capítulo 34 aborda novas estatísticas sobre o uso de esteroides anabólicos por adolescentes. O Capítulo 35 apresenta novas estatísticas sobre a propagação mundial da AIDS. Novos materiais fisiológicos fora do escopo da biologia humana incluem atualizações sobre as funções imunes dos invertebrados (Capítulo 35), sistemas de castas nos insetos (Capítulo 18) e biologia reprodutiva das feiticeiras (Capítulo 24).

A Comissão Internacional de Estratigrafia revisou amplamente as idades estimadas de muitos estratos de rocha, conforme mostrado na contracapa deste livro. Atualizamos nossas figuras para corresponderem à versão de 2013 da Tabela Cronoestratigráfica Internacional e fizemos revisões em todo o texto para adaptar novas datas geológicas. Apesar disso, os estudantes devem estar cientes de que as datas geológicas mudaram consideravelmente nos últimos dois anos e provavelmente mudarão novamente, produzindo discrepâncias entre as fontes primárias e secundárias nas datas exatas do estrato geológico. Conservamos algumas apresentações, como a Figura 6.12, na forma originalmente relatada em vez de tentar interpolar os efeitos das novas datas estratigráficas nas distribuições temporais dos fósseis. Adicionamos uma nota de rodapé ao Capítulo 38, reconhecendo que a análise de David Raup dos picos de extinção precisaria de uma revisão para ser estritamente compatível com o novo período dos estratos geológicos. Contudo, sua conclusão principal da episodicidade dos picos de extinção é sólida para o prazo revisado.

Recursos pedagógicos e ilustrações

Adicionamos nomes latinos de espécies apresentadas nos exemplos ilustrativos do comportamento animal, geografia e ecologia (Capítulos 36 a 38). Incluímos informações específicas sobre as fontes dos exemplos usados para ilustrar os fenômenos de nível celular; por exemplo, identificamos a fonte das células epiteliais mostradas na Figura 1.4 como o revestimento do oviduto de um rato. Padronizamos os resumos nos quadros sobre as características dos táxons nos capítulos dos vertebrados para seguir a mesma sequência dos sistemas corporais ao longo dos capítulos. Eliminamos algumas redundâncias para encurtar o texto; por exemplo, o material que contrastava o desenvolvimento de protostômios e deuterostômios foi removido do Capítulo 10 devido à redundância com o Capítulo 8.

Os tópicos revisados para o aprimoramento dos recursos pedagógicos incluem a adição de um diagrama da estrutura quaternária da hemoglobina (Capítulo 2), que é referida em exemplos usando a hemoglobina em outros capítulos. Ainda no Capítulo 2, ampliamos a descrição da origem endossimbiótica das células eucarióticas com um diagrama explanatório. O Capítulo 3 apresenta algumas figuras redesenhadas e uma nova explicação do transporte de substâncias pelas membranas celulares por difusão, osmose e difusão facilitada usando canais e proteínas transportadoras. O Capítulo 5 apresenta uma abordagem expandida do efeito da Hemoglobina S na estrutura quaternária da hemoglobina (Capítulo 2). Incluímos uma nova figura no Capítulo 5 para ilustrar como a herança poligênica produz variação quantitativa no fenótipo e modificamos a Figura 5.6 para criar uma distinção visual mais óbvia entre plantas altas e baixas nos experimentos de Mendel. O Capítulo 6 inclui uma nova pergunta instruindo os estudantes a calcularem as frequências alélicas dos dados alozimas. O Capítulo 7 inclui uma

nova explicação da reprodução assexuada, incluindo um novo quadro de texto sobre partenogênese em mamíferos, além de descrições revisadas da oogênese e dos sistemas reprodutivos dos invertebrados. O Capítulo 10 apresenta uma nova figura para ilustrar as decisões contrastantes que defensores de diferentes conceitos de espécies fariam ao lidar com situações taxonomicamente desafiadoras (hibridização, reprodução assexuada). Este exercício ajudará a entender a complexidade e as ambiguidades encontradas no reconhecimento taxonômico das espécies. O Capítulo 10 apresenta uma importante nova referência ao recente livro de David Baum e Stacey Smith, *Tree Thinking,* que é especialmente útil para ensinar aos estudantes como interpretar e usar as árvores filogenéticas.

A abordagem orgânica apresenta novos gráficos e destaca táxons especialmente interessantes. No Capítulo11, adicionamos uma breve discussão sobre os gigantes foraminíferos multinucleados chamados xenofióforos. Esses organismos alcançam 20 cm de diâmetro e coletam pequenas partículas em um teste. Suas partículas fecais normalmente contêm metais pesados, como chumbo, e eles concentram bário no citoplasma. Também substituímos o diagrama de uma espécie colonial de *Volvox* com uma ilustração do ciclo de vida do *Volvox carteri* multicelular. Esse eucariota fotossintético exemplifica um dos 25 casos conhecidos onde a multicelularidade desenvolveu-se independentemente. No Capítulo 12, adicionamos a esponja-harpa de complexidade impressionante, *Chondrocladia lyra*, à nossa discussão dos Porifera e incluímos uma fotografia. Essa esponja do fundo do mar apresenta uma morfologia, modo de alimentação e biologia reprodutiva surpreendentes. Também acrescentamos um novo desenho da morfologia de uma esponja hexactinellida. Muitas fotografias dos artrópodes foram atualizadas, incluindo uma nova foto de uma aranha-camelo (vento) (Capítulo 19). O Capítulo 20 inclui uma nova fotografia de um isópode gigante de águas profundas (40 cm). Muitas fotografias dos equinodermos no Capítulo 22 foram substituídas por outras de maior qualidade, e uma nova nota descreve uma criação de pepinos-do-mar. Ampliamos a abordagem das cobras peçonhentas (Capítulo 26) e do voo das aves (Capítulo 27) com novas figuras. Melhores fotografias ilustram o dimorfismo sexual em patos-carolinos (Capítulo 6), pinguins como uma zona adaptativa (Capítulo 10) e a lontra como um importante predador dos ouriços-do-mar em florestas de algas oceânicas (Capítulo 37). Entre as melhores imagens, estão modos reprodutivos do sapo (Capítulo 25) e dentição dos mamíferos (Capítulo 32).

CONTRIBUIÇÕES PARA ENSINO E APRENDIZADO

Para ajudar os estudantes no **desenvolvimento do vocabulário**, as palavras-chave estão em negrito e são fornecidos os derivados de termos técnicos e zoológicos, junto com os nomes genéricos dos animais, quando eles aparecem pela primeira vez no texto. Desse modo, os estudantes tornam-se gradualmente familiarizados com as raízes mais comuns que formam muitos termos técnicos. Um extenso **glossário** fornece a definição e a origem de cada termo. Muitos termos novos foram acrescentados ao glossário ou reescritos para esta edição. Uma característica distinta deste texto é um **prólogo** para cada capítulo que realça um tema ou fato relacionado ao capítulo. Alguns prólogos apresentam princípios biológicos, particularmente os evolutivos. Os da Parte 3, sobre diversidade animal, ilustram características peculiares do grupo apresentado no capítulo. As **notas de capítulo**, que aparecem por todo o livro, aumentam o material de texto e oferecem informações adicionais interessantes sem interromper a narrativa. Preparamos muitas notas novas para esta edição e revisamos muitas das existentes. Para ajudar os estudantes na revisão do assunto estudado, cada capítulo apresenta um **resumo conciso**, uma lista de **questões de revisão** e **referências selecionadas e comentadas**. As questões de revisão fazem com que o estudante possa autoavaliar a retenção e o entendimento do material mais importante do capítulo. Mais uma vez, William C. Ober e Claire W. Ober reforçaram o programa de figuras para este texto com muitas representações coloridas que substituem as figuras antigas ou que ilustram material novo. As habilidades artísticas do Bill, seu conhecimento de biologia e experiência obtida em uma carreira anterior no exercício da medicina enriqueceram este texto ao longo de dez de suas edições. Claire praticou enfermagem pediátrica e obstétrica antes de voltar-se para a ilustração científica como carreira em horário integral. Os textos ilustrados por Bill e Claire receberam reconhecimento nacional e ganharam prêmios da Association of Medical Illustrators, American Institute of Grafic Arts, Chicago Book Clinic, Printing Industries of America e Bookbuilders West. Eles também receberam o Art Directors Award.

Sumário

CAPÍTULO 1

PARTE 1

Vida | Princípios Biológicos e a Ciência da Zoologia



Zoóloga estudando o comportamento de babuínos-amarelos (*Papio cynocephalus*) na Reserva Amboseli, Quênia.

Os usos dos princípios

Conquistamos conhecimentos sobre o mundo animal, aplicando ativamente princípios orientadores importantes às nossas investigações. Assim como a exploração do espaço sideral é guiada e limitada pela tecnologia disponível, a exploração do mundo animal depende criticamente das nossas perguntas, métodos e princípios. A zoologia só tem pleno sentido quando os princípios que usamos para a sua construção são bem compreendidos.

Os princípios da zoologia moderna têm uma longa história e muitas fontes. Alguns princípios vêm das leis da física e da química, aos quais todos os sistemas vivos obedecem. Outros derivam do método científico e nos informam que nossas explicações hipotéticas sobre o mundo animal devem nos guiar para a obtenção de dados que, potencialmente, possam refutar essas explicações. Muitos princípios importantes derivam de estudos prévios do mundo vivo do qual os animais são parte.

Os princípios da hereditariedade, variação e evolução orgânica guiam o estudo da vida desde as formas unicelulares mais simples até as mais complexas, animais, fungos e plantas. Os princípios conhecidos com o estudo de um grupo podem, frequentemente, ser aplicados a outros, porque todos os seres vivos compartilham uma origem evolutiva comum. Rastreando-se as origens dos nossos princípios condutores, vemos que os zoólogos não são uma ilha, mas parte da comunidade científica maior.

Começamos nosso estudo da zoologia por uma procura abrangente dos nossos princípios mais básicos e de suas diversas fontes. Esses princípios simultaneamente guiam nossos estudos dos animais e os integram ao contexto mais amplo do conhecimento humano.

A Zoologia, o estudo científico da vida animal, incorpora séculos de observações humanas do mundo animal. As mitologias de quase todas as culturas humanas revelam tentativas de resolver os mistérios da vida animal e sua origem. Os zoólogos

atualmente confrontam esses mesmos mistérios com os mais avançados métodos e tecnologias desenvolvidos por todos os campos da ciência. Documentamos a diversidade da vida animal e a organizamos de modo sistemático. Esse processo complexo e excitante incorpora as contribuições de milhares de zoólogos trabalhando em todas as dimensões da biosfera (Figura 1.1). Empenhamo-nos para explicar como se originou a diversidade animal e como os animais executam os processos básicos da vida que lhes permitem habitar os mais diversos ambientes.

Este capítulo introduz as propriedades fundamentais da vida animal, os princípios metodológicos que governam seu estudo e duas importantes teorias que guiam nossa pesquisa: (1) a teoria da evolução, que é o princípio organizador central da biologia, e (2) a teoria cromossômica da herança, que explica a hereditariedade e a variação nos animais. Essas teorias unificam nosso conhecimento do mundo animal.

PROPRIEDADES FUNDAMENTAIS DA VIDA

A vida tem propriedades que a definem?

Começamos com a pergunta, *O que é vida?* Muitos cientistas têm tentado definir a vida, mas definições simples estão fadadas a fracassar. Podemos fazer uma pequena lista das propriedades fixas que separam a matéria viva da não viva? As propriedades que a vida exibe em nossos tempos (adiante) são muito diferentes daquelas das primeiras formas de vida. A história da vida mostra mudança extensa e contínua, que nós chamamos *evolução*. Conforme a genealogia da vida progrediu e ramificou-se das formas iniciais até as milhões de espécies atuais, novas propriedades evoluíram e passaram dos genitores para suas proles. Durante esse processo, os sistemas vivos geraram muitas características espetaculares, sem similares no mundo inanimado. Propriedades inesperadas emergiram em muitas linhagens diferentes na história evolutiva da vida, produzindo a enorme diversidade de organismos observada atualmente.







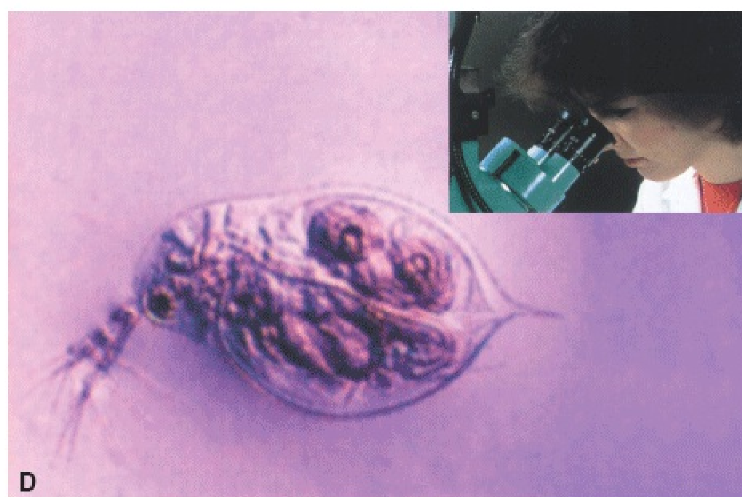


Figura 1.1 Alguns exemplos das muitas dimensões da pesquisa zoológica. **A.** Observação de moreias (Muraenidae) em Maui, Havaí. **B.** Trabalhando com ursos polares anestesiados. **C.** Anilhamento de patos selvagens do Hemisfério Norte. **D.** Observação de *Daphnia pulex* (150×) ao microscópio.

Nós poderíamos tentar definir vida com base nas propriedades universais evidentes na sua origem. A replicação de moléculas, por exemplo, pode ser acompanhada desde a origem da vida e representa uma de suas propriedades universais.

Definir a vida dessa maneira enfrenta o grande problema de que elas, mais provavelmente, eram compartilhadas com algumas formas não vivas. Para estudar a origem da vida, precisamos inquirir como as moléculas orgânicas adquiriram a habilidade da replicação precisa. Mas onde traçaríamos a linha entre os processos replicadores que caracterizam a vida e aqueles que são meramente reações químicas gerais da matéria de onde proveio a vida? A replicação de estruturas cristalinas complexas em compostos químicos não vivos poderia ser confundida, por exemplo, com propriedades replicadoras de moléculas de sistemas vivos. Se definirmos vida apenas com o uso das propriedades mais avançadas que caracterizam os sistemas vivos altamente evoluídos observados atualmente, o mundo não vivo não se encaixaria em nossa definição, mas nós eliminaríamos as formas iniciais de vida, das quais todas as outras descendem e que dão à vida sua unidade histórica.

Finalmente, nossa definição de vida precisa estar baseada na história comum da vida na Terra. A história da descendência da vida com modificações confere à vida uma identidade e continuidade que a separa do mundo não vivo. Nós rastreamos essa história comum nas diversas formas observadas atualmente e no registro fóssil, até o ancestral comum que emergiu na atmosfera da Terra primitiva há quase 5 bilhões de anos (ver Capítulo 2). Todos os organismos que tomaram parte nessa longa história de descendência hereditária de um ancestral comum estão incluídos em nosso conceito de vida.

Embora não possamos encaixar a vida em uma definição simples, podemos prontamente identificar o mundo vivo através de sua história de descendência evolutiva comum. Muitas propriedades notáveis emergiram durante a história da vida e são observadas em várias combinações entre as formas vivas. Essas propriedades, discutidas na próxima seção, identificam claramente os seus possuidores como parte de uma entidade histórica unificada chamada vida. Todas essas características ocorrem nas formas de vida mais altamente evoluídas como as que compõem o reino animal. Como elas são tão importantes para a manutenção e o funcionamento das formas vivas que as possuem, essas propriedades persistem ao longo da história evolutiva da vida.

Propriedades gerais dos sistemas vivos

As características gerais mais importantes da vida incluem unicidade química, complexidade e organização hierárquica, reprodução (hereditariedade e variação), posse de um programa genético, metabolismo, desenvolvimento, interação ambiental e movimento.

Unicidade química. *Os sistemas vivos ostentam uma organização molecular complexa e única.* Os sistemas vivos congregam moléculas grandes, conhecidas como macromoléculas, muito mais complexas do que as moléculas pequenas da matéria não viva. As macromoléculas contêm os mesmos tipos de átomos e ligações químicas observados na matéria não viva e obedecem a todas as leis fundamentais da química; é apenas a estrutura organizacional complexa dessas macromoléculas que as torna únicas para a vida. Reconhecemos quatro grandes categorias principais de macromoléculas biológicas: ácidos nucleicos, proteínas, carboidratos e lipídios (ver Capítulo 2). Essas categorias diferem na estrutura das suas partes componentes, nos tipos de ligações químicas que conectam suas subunidades unidas e nos seus papéis nos sistemas vivos.

As estruturas gerais dessas macromoléculas evoluíram e estabilizaram cedo na história da vida. Com algumas modificações, essas mesmas estruturas gerais são encontradas em todas as formas de vida que observamos atualmente. As proteínas, por exemplo, são construídas com vinte tipos específicos de subunidades de aminoácidos, unidas por ligações peptídicas em sequência linear (Figura 1.2). Ligações adicionais entre aminoácidos não adjacentes na cadeia proteica conferem à proteína uma estrutura tridimensional complexa (ver Figuras 1.2 e 2.15). Uma proteína típica contém várias centenas de subunidades de aminoácidos. A despeito da estabilidade dessa estrutura proteica básica, o ordenamento dos diferentes aminoácidos na molécula de proteína apresenta enormes variações. Essa variação subjaz grande parte da diversidade que observamos entre os tipos diferentes de organismos vivos. Os ácidos nucleicos, carboidratos e lipídios, da mesma forma, contêm ligações características que unem vários tipos de subunidades (ver Capítulo 2). Essa organização dá aos sistemas vivos uma unicidade bioquímica com grande potencial para a diversidade.

Complexidade e organização hierárquica. *Os sistemas vivos demonstram uma organização hierárquica complexa e única.* A matéria não viva está organizada pelo menos em átomos e moléculas e frequentemente tem também um grau mais alto de organização. Entretanto, os átomos e as moléculas são combinados em padrões no mundo vivo que não existem na matéria não viva. Nos sistemas vivos encontramos uma hierarquia de níveis que incluem, em ordem ascendente de complexidade, macromoléculas, células, organismos, populações e espécies (Figura 1.3). Cada nível incorpora o nível imediatamente

inferior e tem sua própria estrutura interna, que é frequentemente hierárquica. Dentro da célula, por exemplo, as macromoléculas estão combinadas em estruturas como ribossomos, cromossomos e membranas, por sua vez combinadas de várias maneiras, para formar estruturas subcelulares cada vez mais complexas, denominadas organelas, como as mitocôndrias (ver Capítulos 3 e 4). O nível de organismo tem também uma subestrutura hierárquica; as células se combinam para formar tecidos, que se combinam para formar órgãos, e são combinados em sistemas orgânicos de modo similar (ver Capítulo 9).

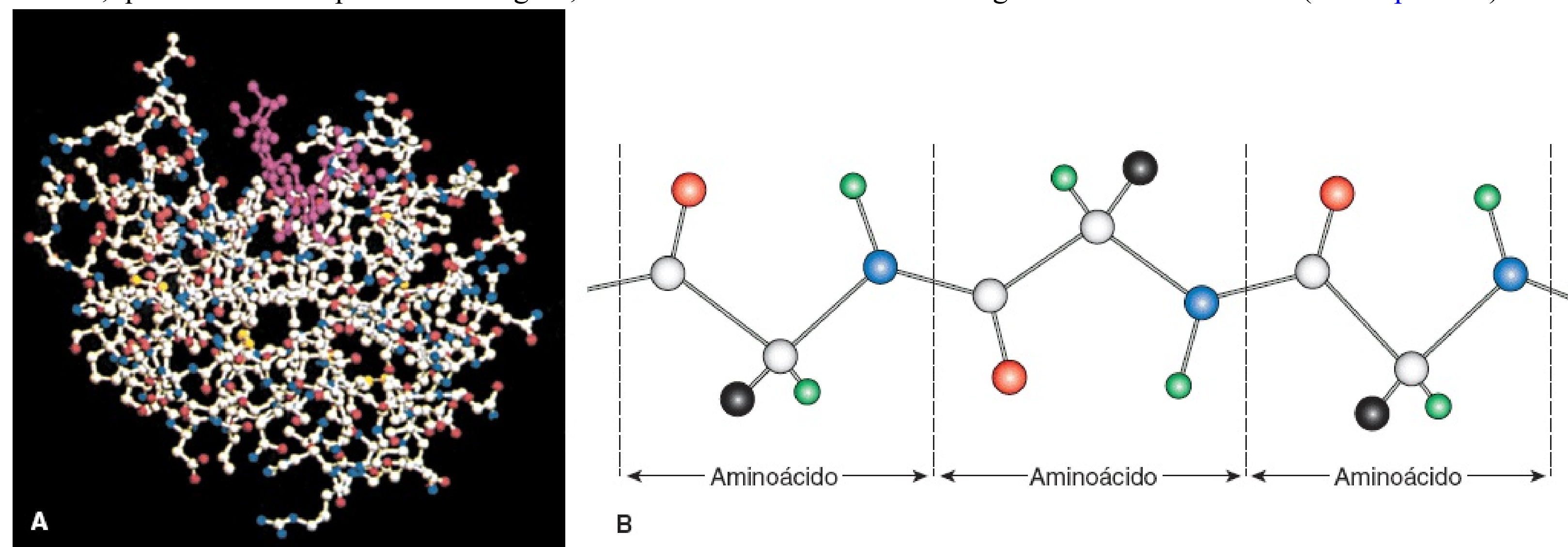


Figura 1.2 Simulação feita em computador da estrutura tridimensional da proteína lisozima (**A**) usada pelos animais para destruir bactérias. A proteína é uma cadeia linear de subunidades moleculares chamadas aminoácidos, unidas como mostrado em **B**, que se dobra em um padrão tridimensional, para formar a proteína ativa. As bolas brancas correspondem aos átomos de carbono, as vermelhas ao oxigênio, as azuis ao nitrogênio, as amarelas ao enxofre, as verdes ao hidrogênio e as pretas (**B**) aos grupos moleculares formados pelas várias combinações de átomos de carbono, oxigênio, nitrogênio, hidrogênio e enxofre que diferem entre os aminoácidos. Os átomos de hidrogênio não são mostrados em **A**. A molécula roxa em **A** é uma estrutura da parede da célula bacteriana quebrada pela lisozima.

As células (Figura 1.4) são as menores unidades da hierarquia biológica, semiautônomas na sua habilidade de conduzir funções básicas, inclusive a reprodução. A replicação de moléculas e componentes subcelulares somente ocorre no contexto celular, nunca de forma independente. As células são, portanto, vistas como as unidades básicas dos sistemas vivos (ver Capítulo 3). Podemos isolar as células de um organismo e fazê-las crescer e se multiplicar sob condições de laboratório na presença de nutrientes. Essa replicação semiautônoma não é possível para quaisquer moléculas individuais ou componentes subcelulares, que exijam constituintes celulares adicionais para sua reprodução.

Cada nível sucessivo mais elevado da hierarquia biológica é composto por unidades do nível inferior precedente na hierarquia. Uma consequência importante dessa hierarquia é que não podemos inferir as propriedades de qualquer nível, a partir do conhecimento das propriedades de suas partes componentes. Uma característica fisiológica, como a pressão sanguínea, é uma propriedade do nível de organismo; é impossível prever a pressão sanguínea de alguém simplesmente conhecendo as características físicas de cada célula do corpo. De maneira similar, sistemas de interação social, como os observados nas abelhas, ocorrem no nível populacional; não seria possível inferir propriedades desse sistema social pelo conhecimento das propriedades de abelhas examinadas individualmente.

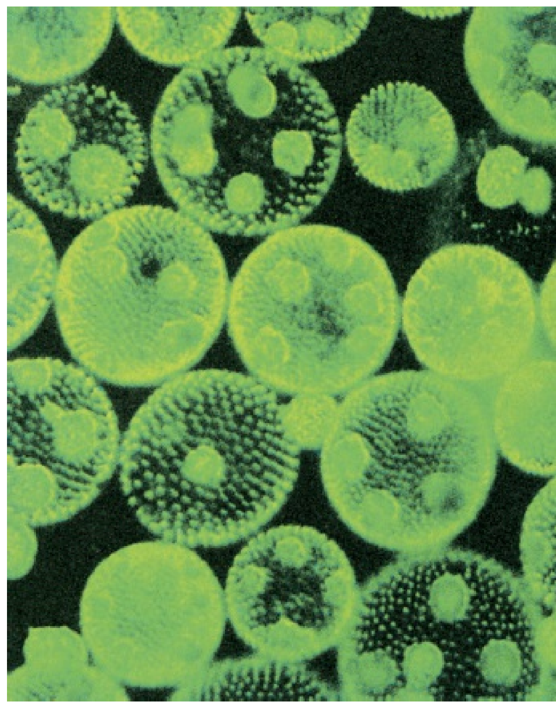


Figura 1.3 *Volvox globator* (ver Capítulo 11) é um flagelado multicelular que apresenta três níveis diferentes da hierarquia biológica: celular, nível de organismo e populacional. Cada esfera individual (organismo) contém células embebidas em uma matriz gelatinosa. As células maiores funcionam na reprodução e as menores realizam as funções metabólicas do organismo. O conjunto das esferas individuais forma uma população.

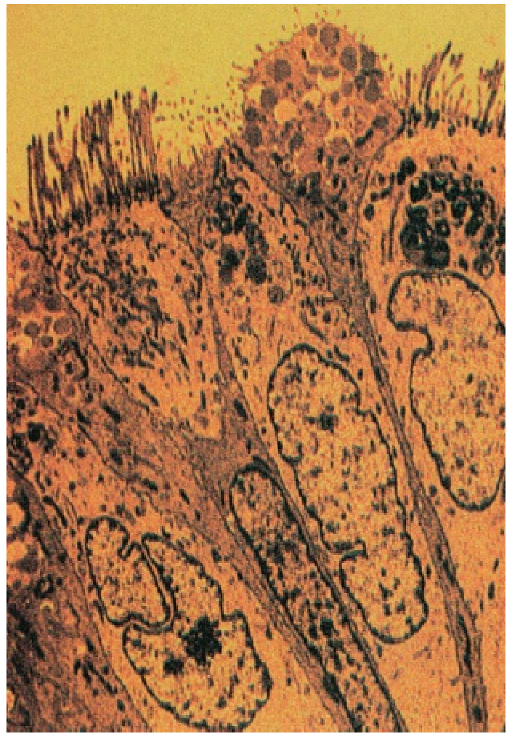


Figura 1.4 Eletromicrografia de células epiteliais ciliadas e células secretoras de muco (ver Capítulo 9) que revestem o interior do oviduto de um rato. As células são os blocos de construção básicos dos organismos vivos.

O aparecimento de características novas em um dado nível de organização é denominado **emergência**; essas características são conhecidas como **propriedades emergentes**. Essas propriedades emergem das interações que ocorrem entre as partes componentes de um sistema. Por essa razão, precisamos estudar todos os níveis diretamente, cada um sendo o objeto de estudo de diferentes subdivisões da biologia (biologia molecular, biologia celular, anatomia de organismos, fisiologia e genética, biologia populacional; Quadro 1.1). As propriedades emergentes expressadas em um nível particular da hierarquia biológica são certamente influenciadas e restringidas pelas propriedades dos componentes do nível inferior. Por exemplo, seria impossível para uma população de organismos desprovida de audição desenvolver uma linguagem falada. Todavia, as propriedades de partes de um sistema vivo não determinam rigidamente as propriedades do todo. Muitas

linguagens faladas diferentes emergiram na cultura humana a partir das mesmas estruturas anatômicas básicas que permitem ouvir e falar. A liberdade das partes em interagir por vias diferentes torna possível uma grande diversidade de propriedades emergentes potenciais a cada nível da hierarquia biológica.

Níveis diferentes da hierarquia biológica e suas propriedades emergentes particulares são produtos da evolução. Antes de os organismos multicelulares evoluírem, não havia distinção entre o nível de organismo e o celular, e essa distinção permanece ausente nos organismos unicelulares (ver Capítulo 11). A diversidade de propriedades emergentes que vemos em todos os níveis da hierarquia biológica contribui para a dificuldade em atribuir à vida uma definição ou descrição simples.

Quadro 1.1 **Níveis hierárquicos da complexidade biológica que apresentam reprodução, variação e hereditariedade.**

Nível	Escala temporal de reprodução	Campos de estudo	Métodos de estudo	Algumas propriedades emergentes
Células	Horas (células de mamíferos = ~ 16 h)	Biologia celular, biologia molecular	Microscopia (óptica, eletrônica), bioquímica	Replicação cromossômica (meiose e mitose), síntese de macromoléculas (DNA, RNA, proteínas, lipídios, polissacarídios)
Organismos	Horas a dias (unicelular); dias a anos (multicelular)	Anatomia de organismos, fisiologia, genética	Dissecação, cruzamentos genéticos, estudos clínicos, experimentação fisiológica	Estrutura, funções e coordenação de tecidos, órgãos e sistemas orgânicos (pressão sanguínea, temperatura corpórea, percepção sensorial, alimentação)
População	Até milhares de anos	Biologia populacional, genética de populações, ecologia	Análise estatística da variação, abundância, distribuição geográfica	Estruturas sociais, sistemas de acasalamento, distribuição etária de organismos, níveis de variação, ação da seleção natural
Espécie	Milhares a milhões de anos	Sistemática e biologia evolutiva, ecologia de comunidades	Estudo de barreiras reprodutivas, filogenia, paleontologia, interações ecológicas	Métodos de reprodução, barreiras reprodutivas

Reprodução. *Os sistemas vivos podem se reproduzir por si sós*. A vida não aparece espontaneamente, somente a partir de uma vida prévia por meio de reprodução. Embora a vida, certamente, tenha se originado de matéria não viva pelo menos 1 vez (ver Capítulo 2), essa origem passou por períodos de tempo extremamente longos e condições muito diferentes da biosfera atual. A cada nível da hierarquia biológica, as formas vivas reproduzem-se para gerar outras similares (Figura 1.5). Os genes são replicados para produzir novos genes. As células dividem-se para produzir novas células. Os organismos reproduzem-se de maneira sexuada ou assexuada, para produzir novos organismos (ver Capítulo 7). As populações podem fragmentar-se, originando novas populações, e as espécies podem originar novas espécies por meio de um processo denominado especiação.

A reprodução em qualquer nível da hierarquia geralmente acaba em um aumento nos números. Genes individuais, células, organismos, populações ou espécies podem falhar em se reproduzir, mas a reprodução, contudo, é uma propriedade esperada desses indivíduos.

A reprodução em cada um desses níveis apresenta os fenômenos complementares, e até aparentemente contraditórios, da **hereditariedade** e da **variação**. A hereditariedade é a transmissão fiel dos atributos dos pais à prole, em geral (mas não necessariamente) observada no nível do organismo. A variação é a produção de *diferenças* entre os atributos de indivíduos diferentes. No processo reprodutivo, as propriedades dos descendentes assemelham-se às dos seus pais em grau variado, mas normalmente não são idênticas às deles. A replicação do ácido desoxirribonucleico (DNA) ocorre com grande fidelidade, mas erros ocorrem em taxas que se repetem. A divisão celular é um processo excepcionalmente preciso, especialmente com respeito ao material nuclear, mas, no entanto, mudanças cromossômicas ocorrem em taxas mensuráveis. Da mesma forma, a reprodução dos organismos demonstra a hereditariedade e a variação, a última especialmente óbvia na reprodução das formas sexuadas. A produção de novas populações e espécies também demonstra que algumas propriedades são conservadas e outras sofrem modificações. Duas espécies intimamente aparentadas de rãs podem ter vocalizações de acasalamento similares, mas diferem nos ritmos da repetição dos sons.

A interação da hereditariedade com a variação no processo reprodutivo torna a evolução orgânica possível e inevitável (ver Capítulo 6). Se a hereditariedade fosse perfeita, os sistemas vivos jamais mudariam; se a variação não fosse controlada pela hereditariedade, os sistemas biológicos não apresentariam a estabilidade que os leva a persistir através do tempo.

Posse de um programa genético. *Um programa genético proporciona fidelidade na herança* (Figura 1.6). Os **ácidos nucleicos** codificam estruturas das moléculas de proteína necessárias para o desenvolvimento e funcionamento dos organismos (ver Capítulo 5). A informação genética está contida no **DNA** nos animais e na maioria dos outros organismos. O DNA é uma cadeia linear, muito longa, de subunidades denominadas nucleotídios, cada uma com um açúcar fosfatado (desoxirribose fosfatada) e uma das quatro bases nitrogenadas (adenina, citosina, guanina ou timina, abreviadas como A, C, G e T, respectivamente). A sequência de bases dos nucleotídios contém um código para a ordem de aminoácidos da proteína especificada pela molécula de DNA. A correspondência entre a sequência de bases no DNA e a sequência de aminoácidos na proteína é conhecida como **código genético**.

O código genético surgiu cedo na história evolutiva da vida, e o mesmo código está presente em bactérias e no genoma nuclear de quase todos os animais e plantas. A quase constância desse código entre as formas vivas fornece fortes evidências de uma origem única para a vida. O código genético sofreu mudança evolutiva muito pequena desde a sua origem, porque uma alteração romperia a estrutura de quase todas as proteínas, o que, por sua vez, romperia severamente as funções celulares que exigem estruturas altamente específicas de proteínas. Somente nos raros casos em que as estruturas proteicas alteradas fossem ainda compatíveis com as suas funções celulares, tais mudanças teriam a chance de sobreviver e se reproduzir. A mudança evolutiva no código genético ocorreu no DNA contido nas mitocôndrias animais, as organelas que regulam a energia celular. O código genético no DNA mitocondrial animal, portanto, é ligeiramente diferente do código padrão do DNA bacteriano e nuclear. Uma vez que o DNA mitocondrial codifica um número de proteínas muito inferior ao codificado pelo DNA nuclear, a probabilidade de ocorrer uma mudança no código que mantenha as funções celulares é maior no DNA da mitocôndria do que no DNA do núcleo.

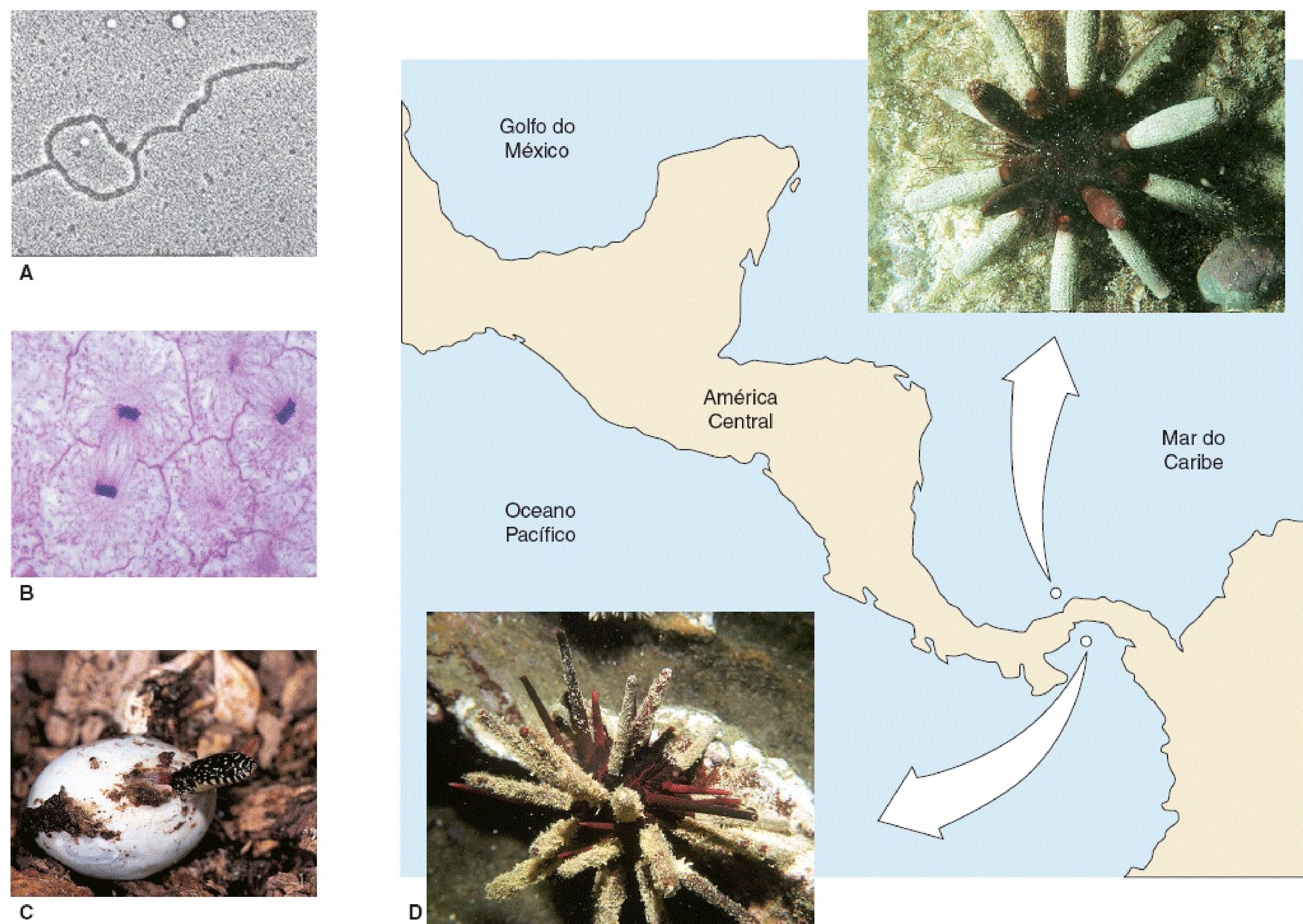
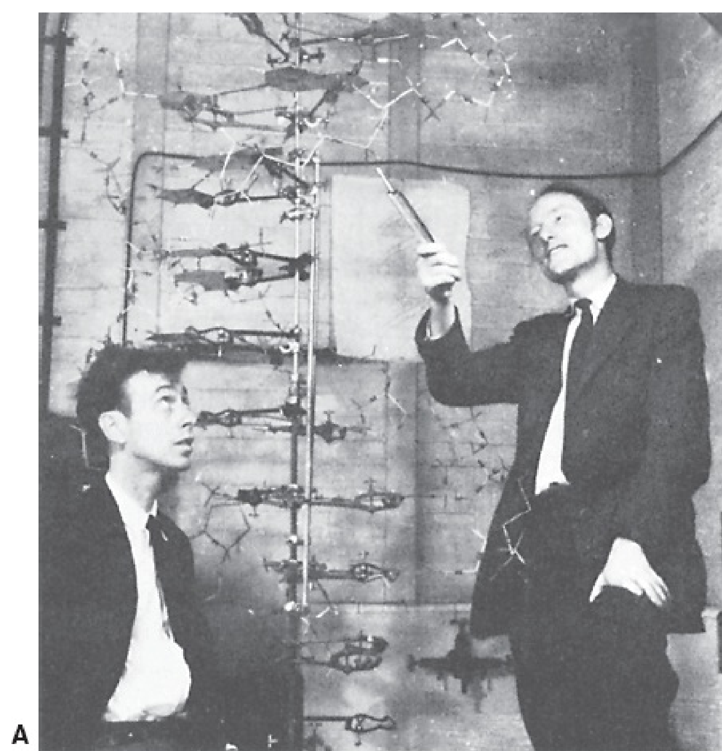


Figura 1.5 Processos reprodutivos observados em quatro níveis diferentes de complexidade biológica. **A.** Nível molecular – eletromicrografia de uma molécula de DNA em replicação. **B.** Nível celular – fotomicrografia da divisão celular durante a telófase mitótica. **C.** Nível de organismo – uma cobra-rei eclodindo do ovo. **D.** Nível de espécie – formação de uma espécie nova de ouriço-do-mar (*Eucidaris*) após separação geográfica das populações do Caribe (*E. tribuloides*) e do Pacífico (*E. thouarsi*), por uma ponte de terra que se formou aproximadamente a 3,5 milhões de anos atrás.

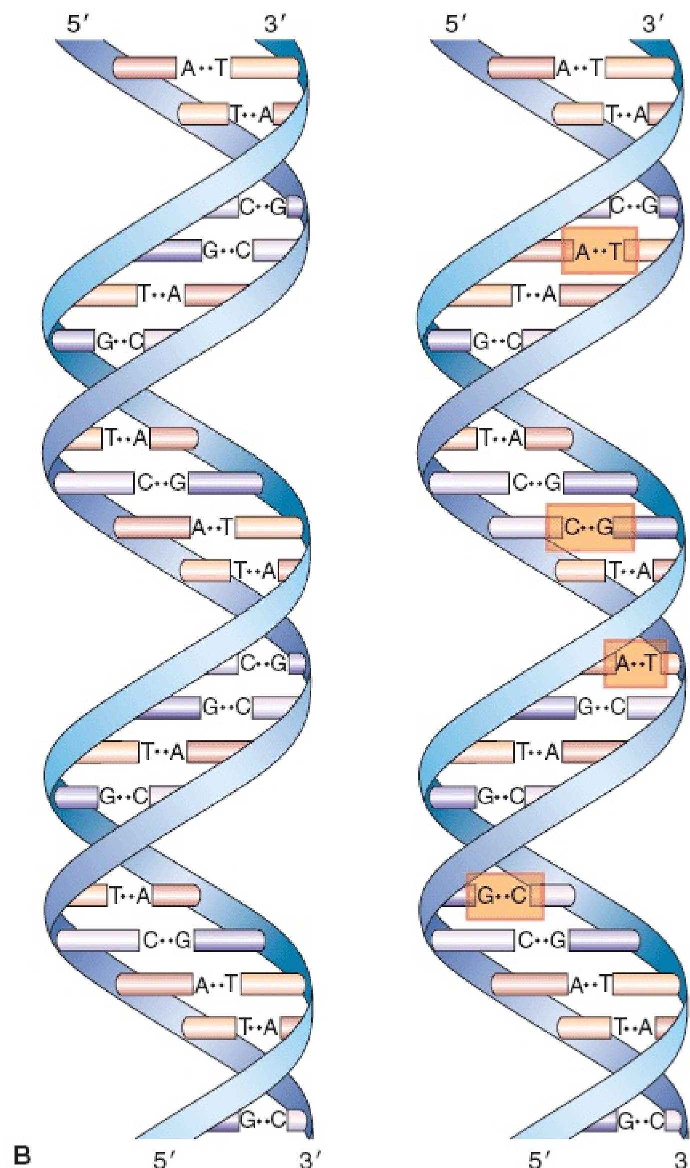
Metabolismo. *Os organismos vivos mantêm-se pela aquisição de nutrientes de seus ambientes* (Figura 1.7). Os nutrientes abastecem a energia química e os componentes moleculares para construir e manter um sistema vivo (ver Capítulo 4). Chamamos esses processos químicos essenciais de **metabolismo**. Eles incluem digestão, a obtenção de energia (respiração) e síntese de moléculas e estruturas. O metabolismo é uma interação de reações destrutivas (catabólicas) com construtivas (anabólicas). Os processos químicos anabólicos e catabólicos mais fundamentais usados pelos sistemas vivos apareceram cedo na história evolutiva da vida e são compartilhados por todas as formas vivas. Essas reações incluem a síntese de carboidratos, lipídios, ácidos nucleicos, proteínas e suas partes constituintes e a clivagem das ligações químicas, para recuperar a energia nelas estocada. Nos animais, muitas reações metabólicas fundamentais ocorrem no nível celular, frequentemente em organelas específicas, encontradas em todo o reino animal. A respiração celular ocorre, por exemplo, nas mitocôndrias. As membranas celulares e nucleares regulam o metabolismo, controlando o movimento de moléculas através dos limites celular e nuclear, respectivamente. O estudo das funções metabólicas, desde os níveis bioquímicos aos do organismo, é conhecido como **fisiologia**. Devotamos uma grande parte deste livro à descrição e à comparação entre os diversos tecidos, órgãos e sistemas orgânicos que os diferentes grupos animais desenvolveram para realizar as funções fisiológicas básicas da vida (ver Capítulos 11 a 36).

Desenvolvimento. *Todos os organismos passam por um ciclo de vida característico*. O desenvolvimento descreve as

mudanças características que um organismo experimenta desde sua origem (frequentemente a fertilização do óvulo pelo espermatozoide) até sua forma adulta final (ver Capítulo 8). O desenvolvimento em geral caracteriza-se por mudanças no tamanho e na forma e na diferenciação de estruturas no interior do organismo. Mesmo o organismo unicelular mais simples cresce em tamanho e reproduz suas partes componentes até dividir-se em duas ou mais células. Os organismos multicelulares passam por mudanças muito mais dramáticas durante suas vidas. Em algumas formas multicelulares, estágios diferentes do seu ciclo de vida apresentam tal dissimilaridade morfológica que dificilmente são reconhecíveis como integrantes da mesma espécie. Os embriões são notavelmente diferentes das formas jovens e adultas, que serão desenvolvidas a partir deles. Mesmo o desenvolvimento pós-embrionário de alguns organismos apresenta estágios que são dramaticamente diferentes uns dos outros. A transformação que ocorre de um estágio para outro é chamada **metamorfose**. Por exemplo, há poucas semelhanças entre os ovos e os estágios de larva, pupa e adulto de insetos metamórficos (Figura 1.8). Os estágios iniciais do desenvolvimento são frequentemente mais parecidos entre organismos de espécies diferentes do que com os estágios finais de desenvolvimento. Em nossa pesquisa da diversidade animal, descrevemos todos os estágios das histórias de vida observadas, mas nos concentramos nos estágios adultos nos quais a diversidade tende a ser mais óbvia.



A



B

Figura 1.6 James Watson e Francis Crick com um modelo da dupla-hélice do DNA (**A**). A sequência de bases dos nucleotídios dentro da molécula do DNA codifica a informação genética. A variação genética é mostrada (**B**) em

moléculas de DNA, similares na sequência de bases, mas diferentes entre si em quatro posições. Tais diferenças podem codificar atributos alternativos, como diferenças na cor dos olhos.

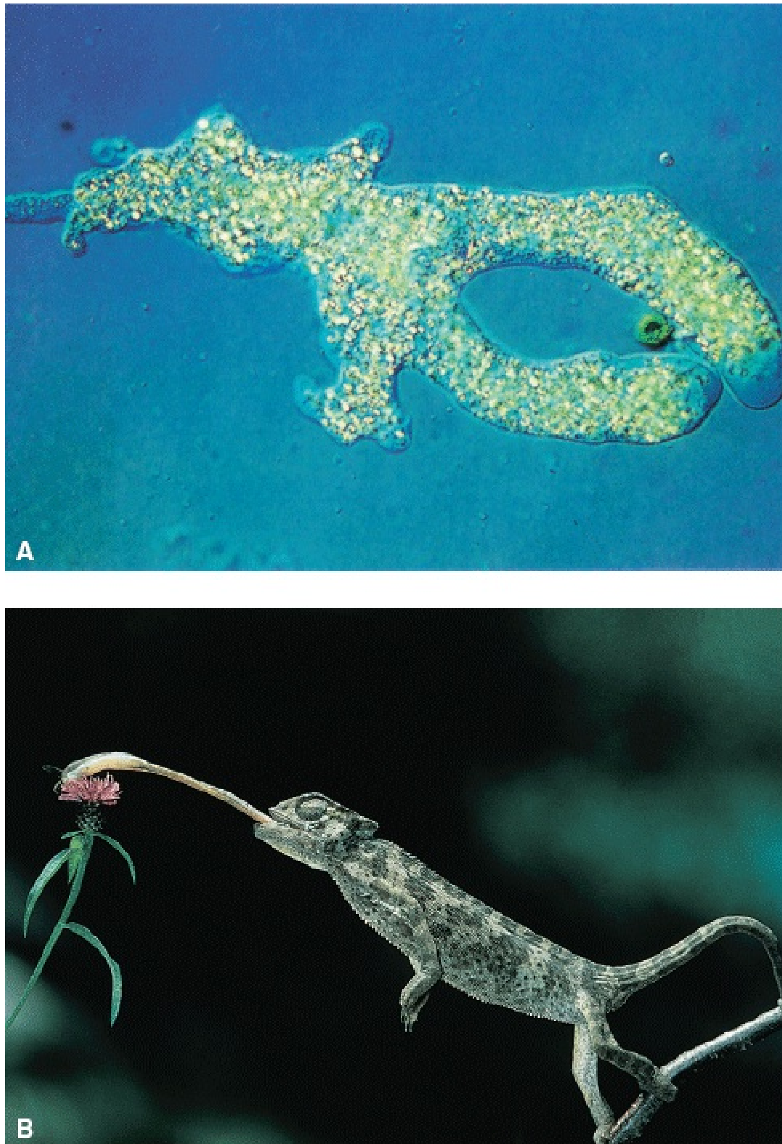


Figura 1.7 Processos de alimentação ilustrados por (**A**) uma ameba englobando alimento e (**B**) um camaleão capturando um inseto com sua língua extensível.

Interação ambiental. *Todos os animais interagem com os seus ambientes.* O estudo da interação dos organismos com o ambiente é chamado de **ecologia**. Os fatores que afetam a distribuição geográfica e a abundância dos animais apresentam interesse especial (ver Capítulos 37 e 38). A ciência da ecologia revela como um organismo percebe os estímulos ambientais e responde de modo apropriado, ajustando seu metabolismo e fisiologia (Figura 1.9). Todos os organismos respondem a estímulos ambientais, e essa propriedade é chamada **irritabilidade**. Estímulo e resposta podem ser simples, como o movimento de afastamento ou aproximação de um organismo unicelular em relação a uma fonte luminosa, e o afastamento de uma substância tóxica, ou ainda particularmente complexos, como o de uma ave em resposta a uma complicada série de sinais de um ritual de acasalamento (ver Capítulo 36). A vida e o ambiente são inseparáveis. Não podemos isolar a história evolutiva de uma linhagem de populações dos ambientes onde ela ocorreu.



Figura 1.8 A. Borboleta-monarca adulta emergindo do seu casulo pupal. **B.** Borboleta-monarca adulta completamente formada.

Movimento. *Os sistemas vivos e suas partes mostram movimentos controlados e precisos no interior do sistema.* A energia que os sistemas vivos extraem dos seus ambientes permite a eles iniciar movimentos controlados. Tais movimentos no nível celular são essenciais para reprodução, crescimento, bem como muitas respostas a estímulos em todas as formas vivas e para o desenvolvimento nas formas multicelulares. Os movimentos autônomos atingem grande diversidade nos animais, e muito deste livro compreende descrições do movimento animal e as várias adaptações que evoluíram nos animais para locomoção. Em uma escala maior, populações inteiras ou espécies podem se dispersar de uma localidade geográfica para outra usando o tempo necessário por meio do seu poder de locomoção. A característica do movimento da matéria não viva, como a de uma solução, o decaimento radioativo dos núcleos e a erupção dos vulcões não são precisamente controlados pelos objetos em movimento e frequentemente envolve forças inteiramente externas a eles. Os movimentos de adaptação e aqueles frequentemente propositais iniciados pelos sistemas vivos são ausentes no mundo não vivo.

A vida obedece a leis físicas

Para observadores não treinados, essas oito propriedades da matéria viva podem aparentemente violar as leis básicas da física. O vitalismo, a ideia de que a vida é um dom associado a uma força vital mística que viola as leis físicas e químicas, já foi amplamente defendido. A pesquisa biológica tem rejeitado consistentemente o vitalismo, mostrando que todos os sistemas vivos operam e evoluem dentro das restrições das leis básicas da física e da química. As leis que governam a energia e suas transformações (termodinâmica) são particularmente importantes para o entendimento da vida (ver Capítulo 4). A **primeira lei da termodinâmica** é a lei da conservação da energia. A energia não pode ser criada nem destruída, mas pode ser transformada de uma forma em outra. Todos os aspectos da vida exigem energia e suas transformações. A energia que sustenta a vida na Terra flui de reações de fusão no nosso Sol e atinge a Terra na forma de luz e calor. A fotossíntese nas plantas verdes e cianobactérias transforma a energia capturada como luz solar em ligações químicas. A energia nas ligações químicas é uma forma de energia potencial que pode ser liberada quando a ligação é quebrada; a energia é usada para realizar numerosas tarefas celulares. A energia transformada e estocada nas plantas é, então, usada pelos animais que comem as plantas, e esses animais podem, por seu turno, fornecer energia para outros animais que os ingerem.

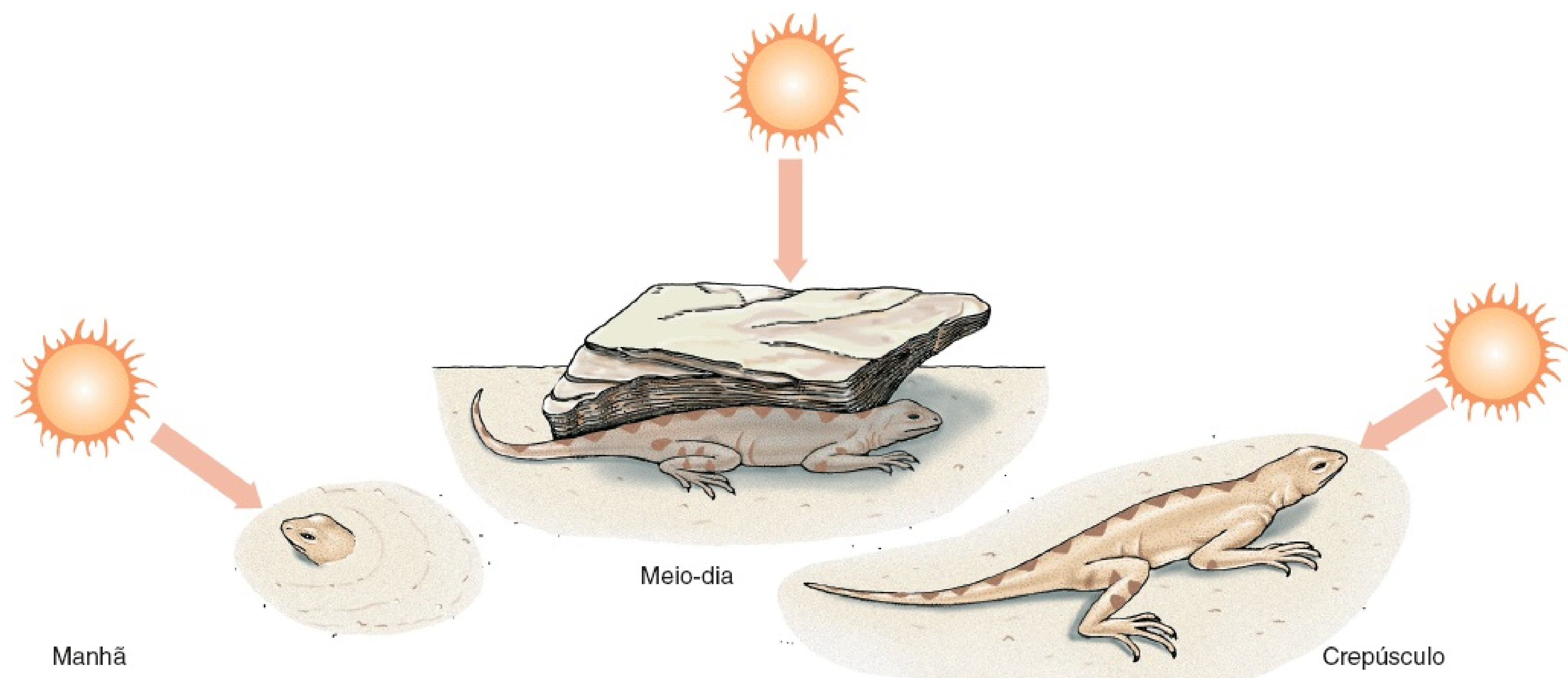


Figura 1.9 Um lagarto regula a sua temperatura corpórea escolhendo locais diferentes (micro-*habitats*) em horas diferentes do dia.

A **segunda lei da termodinâmica** estabelece que os sistemas físicos tendem a estados de desordem progressiva, ou **entropia**. A energia obtida e estocada pelas plantas é liberada, subsequentemente, por meio de vários mecanismos e, finalmente, dissipada como calor. O alto grau de organização molecular encontrado nas células vivas somente é atingido e mantido enquanto a organização for abastecida com energia. O destino final dos materiais nas células é a degradação e a dissipação da energia de suas ligações químicas sob a forma de calor. Um aumento evolutivo com o tempo na complexidade do organismo pode parecer à primeira vista violar a segunda lei da termodinâmica, mas isso não é verdadeiro. A complexidade dos organismos é adquirida e mantida através do uso e dissipação constante da energia fluindo do Sol para a biosfera. A sobrevivência, o crescimento e a reprodução dos animais exigem energia proveniente da quebra de moléculas complexas do alimento em produtos orgânicos residuais simples. Os processos pelos quais os animais adquirem energia através da nutrição e respiração se revelam para nós através de muitas ciências fisiológicas.

ZOOLOGIA COMO PARTE DA BIOLOGIA

Os animais formam um ramo distinto da árvore evolutiva da vida. É um grande e antigo ramo originado nos mares pré-cambrianos há cerca de 600 milhões de anos. Os animais formam parte de um ramo ainda maior conhecido como **eucariotas**, organismos cujas células contêm um núcleo envolto por membrana. Esse ramo maior abrange plantas, fungos e numerosas formas unicelulares. Talvez a característica mais distinta dos animais como um grupo seja o seu modo de nutrição, que consiste em comer outros organismos. Esse meio básico de vida levou à evolução animal por meio de diversificados sistemas de captura e processamento de um amplo elenco de itens alimentares, bem como para a locomoção.

Os animais podem ser distinguidos também pela ausência de características que evoluíram em outros eucariotas, mas não nos animais. As plantas, por exemplo, usam energia luminosa para produzir compostos orgânicos (fotossíntese) e desenvolveram paredes celulares rígidas que envolvem suas membranas; a fotossíntese e as paredes celulares estão ausentes nos animais. Os fungos adquirem nutrição pela absorção de moléculas orgânicas pequenas do seu ambiente, e seu plano corporal apresenta filamentos tubulares chamados *hifas*; essas estruturas estão ausentes no reino animal.

Alguns organismos que não são animais e plantas combinam propriedades dos animais e das plantas. Por exemplo, *Euglena* (Figura 1.10) locomove-se e é um organismo unicelular similar às plantas por ser fotossintético, mas assemelha-se aos animais na sua habilidade de ingerir partículas de alimento. *Euglena* é parte de uma linhagem eucariótica separada que divergiu cedo das plantas e animais na história evolutiva das eucariotas. *Euglena* e outros eucariotas unicelulares eram anteriormente agrupados no reino Protista, embora esse reino seja um agrupamento arbitrário de táxons que não são de famílias próximas e, portanto, viola os princípios taxonômicos (ver Capítulo 10).

Nós resumimos nos Capítulos 8 e 9 a estrutura fundamental e as características de desenvolvimento que evoluíram no reino animal.

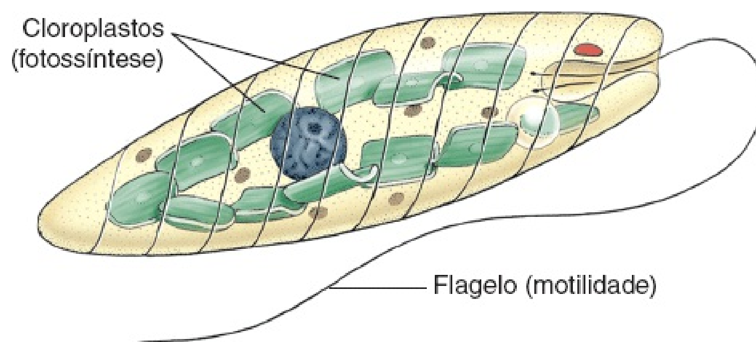


Figura 1.10 Alguns organismos que não são nem animais nem plantas, como o unicelular *Euglena* (mostrado aqui) e *Volvox* (ver Figura 1.3), combinam propriedades que distinguem os animais (locomoção) das plantas (capacidade fotossintética).

PRINCÍPIOS DA CIÊNCIA

Natureza da ciência

Estabelecemos na primeira frase deste capítulo que a zoologia é o estudo científico dos animais. Assim, um entendimento básico da zoologia exige um conhecimento do que é ciência, daquilo que não é, e de como o conhecimento é adquirido pelo uso do método científico.

Ciência é um meio de formular questões e, às vezes, obter respostas precisas sobre o mundo natural. Embora a ciência, no sentido moderno, tenha aparecido recentemente na história humana (nos últimos 200 anos), a tradição de fazer perguntas sobre o mundo natural é uma prática ancestral. Nesta seção, examinamos a metodologia que a zoologia compartilha com a ciência como um todo. Esses procedimentos para construir explicações baseadas em dados dos fenômenos naturais distinguem as ciências das atividades que excluímos do domínio da ciência, como a arte e a religião.

Apesar do enorme impacto que a ciência tem tido sobre nossas vidas, muitas pessoas têm apenas um entendimento mínimo da natureza real da ciência. Por exemplo, em 19 de março de 1981, o governador do Arkansas sancionou a Lei do Tratamento Equilibrado para a Ciência da Criação e Ciência da Evolução (Lei 590 de 1981). Essa lei apresentou falsamente o binômio “criação-ciência” como uma questão cientificamente válida. “Criação-ciência” é na realidade uma posição religiosa defendida por uma minoria da comunidade religiosa americana e não é qualificada como ciência. A sanção dessa lei levou a um processo histórico, julgado em dezembro de 1981 na corte do Juiz William R. Overton, Corte Distrital dos EUA, Distrito Oriental do Arkansas. A demanda foi interposta pela União Americana pelas Liberdades Civis em favor de 23 queixosos, formada por um certo número de líderes e grupos religiosos representantes de várias denominações, pais e associações educacionais. Os queixosos questionaram a lei como uma violação da Primeira Emenda da Constituição dos EUA da América, que proíbe o “estabelecimento de religião” pelo governo. Essa proibição inclui aprovar uma lei que favoreceria ou preferiria uma religião a outra. Em 5 de janeiro de 1982, o Juiz Overton proibiu no Estado do Arkansas a aplicação da Lei 590 permanentemente.

A natureza da ciência foi tratada por um número considerável de testemunhas durante o julgamento. Algumas testemunhas definiram ciência simplificadamente, ou de maneira demasiado informativa, como “o que é aceito pela comunidade científica” e “aquilo que os cientistas fazem”. Entretanto, outros testemunhos de cientistas habilitaram o Juiz Overton a determinar explicitamente as seguintes características essenciais da ciência:

1. É guiada pela lei natural.
2. Precisa ser esclarecedora com referência à lei natural.
3. É passível de ser testada em relação ao mundo observável.
4. Suas conclusões são experimentais, isto é, não são necessariamente a palavra final.
5. Pode ser refutada.

A busca do conhecimento científico deve ser guiada pelas leis físicas e químicas que governam o estado da existência. O conhecimento científico precisa explicar o que é observado com referência à lei natural sem exigir a intervenção de um ser ou

força sobrenatural. Precisamos estar aptos a observar eventos no mundo real direta ou indiretamente, para testar hipóteses sobre a natureza. Se obtivermos uma conclusão relativa a algum evento, precisamos estar sempre prontos a descartá-la ou modificá-la se observações mais completas a contradisserem. Como o Juiz Overton estabeleceu, "Embora sejam livres para abordar a inquirição científica de qualquer maneira escolhida, não podem descrever apropriadamente a metodologia usada como científica se começam com uma conclusão e recusam-se a mudá-la, confrontados com evidências desenvolvidas durante o curso da investigação". A ciência está isolada da religião, e os resultados da ciência não favorecem uma posição religiosa em relação a outra.

Infelizmente, a posição religiosa antigamente conhecida como "criação-ciência" reapareceu na política americana com o nome de "Teoria do projeto inteligente". Nós somos forçados mais uma vez a defender o ensino da ciência contra esse dogma desprovido de significado científico. Em 20 de dezembro de 2005, o Juiz John E. Jones III, da Corte Distrital dos EUA para o "Middle District" da Pensilvânia, julgou inconstitucional o ensino do projeto inteligente, defendido em uma ação pela junta da escola Dover. Os eleitores locais já tinham rejeitado os oito membros do júri que apoiavam o requerimento do projeto inteligente, substituindo-os com candidatos que se opunham ativamente a ensinar o projeto inteligente como ciência.

O método científico

Esses critérios essenciais da ciência formam o **método hipotético-dedutivo**. Esse método exige gerar hipóteses ou respostas potenciais a questões que estão sendo formuladas. Essas hipóteses são em geral baseadas em observações anteriores da natureza, ou derivadas de teorias baseadas nessas observações. As hipóteses científicas com frequência são afirmações gerais sobre a natureza que podem explicar um grande número de observações diversificadas. A hipótese de Darwin sobre a seleção natural, por exemplo, explica as observações de que muitas espécies diferentes têm propriedades que as adaptam aos seus ambientes. Com base nas hipóteses, o cientista precisa fazer uma previsão a respeito de observações futuras. O cientista precisa dizer: "Se a minha hipótese é uma explicação válida para observações passadas, então observações futuras deverão ter certas características". As melhores hipóteses são aquelas que fazem muitas previsões que, caso erradas, conduzirão à rejeição, ou refutação, da hipótese.

Resume-se o método científico em uma série de passos:

1. Observação
2. Questionamento
3. Hipótese
4. Teste empírico
5. Conclusões
6. Publicação.

As observações são um primeiro passo crítico na avaliação das histórias de vida das populações naturais. Por exemplo, as observações de populações de mariposas em áreas industriais da Inglaterra por mais de um século revelaram que as mariposas nas áreas poluídas tendem principalmente a ter asas e corpos de coloração escura, enquanto as mesmas mariposas em áreas não poluídas apresentam uma cor mais clara. Podemos observar isso em várias espécies de mariposa, mas aqui nos focaremos na espécie *Biston betularia*.

Nossa pergunta é: "Por que os padrões de pigmentação variam de acordo com o *habitat*?" Sem qualquer conhecimento prévio da biologia dessas populações de mariposas, uma hipótese poderia ser que a coloração é influenciada de alguma forma por uma ação direta do meio. A ingestão de fuligem por lagartas pode de alguma forma escurecer a pigmentação das mariposas adultas? Pode-se testar essa hipótese criando mariposas em condições artificiais. Se tanto as mariposas com pigmentações mais claras como as com pigmentações mais escuras pudessem se reproduzir em ambientes não poluídos, nossa hipótese preveria que a prole de ambas apresentaria uma pigmentação mais clara; por outro lado, a prole de ambos os grupos teria uma pigmentação mais escura se reproduzidos em ambientes poluídos.

Construímos uma hipótese nula para testar nossa hipótese. Uma hipótese nula é aquela que permite um teste estatístico de nossos dados a fim que esta possa ser rejeitada caso seja falsa. Podemos escolher como hipótese nula a previsão de que mariposas criadas em ambientes não poluídos apresentariam pigmentação mais clara independentemente de seus pais serem de populações claras ou escuras (melânica) e a de que lagartas de ambas as populações criadas em ambientes poluídos seriam de

forma escura. Esse é um caso especial de experimento de "jardim comum", como usado na agricultura. Populações contrastantes de *habitats* diferentes mantêm suas características contrastantes quando criadas em um jardim comum?

No caso da *Biston betularia*, o experimento do jardim comum revela que as cores de asa contrastantes de populações de ambientes poluídos e não poluídos são mantidas no jardim comum. A prole de mariposas de populações criadas em ambientes poluídos mantém a pigmentação escura de seus pais, enquanto a prole de mariposas com pigmentação mais clara apresenta coloração mais clara como seus pais. Rejeitamos, assim, a hipótese de que o contraste de cor represente uma ação direta das condições do meio.

Produzimos um conhecimento importante ao rejeitar nossa hipótese inicial. Agora, vamos testar uma hipótese alternativa de que a pigmentação é um atributo genético entre as *Biston betularia*. Por meio do uso da metodologia genética de Gregor Mendel (ver adiante), cruzamos as populações de colorações claras e escuras e traçamos a herança de pigmentação nas populações seguintes. Os resultados do experimento revelaram que a prole gerada pelo cruzamento de populações claras e escuras apresentou pigmentação escura e que a progênie de segunda geração incluía tanto mariposas claras como escuras na razão 3:1 prevista pela hipótese nula para um atributo mendeliano determinado por um gene único.

Ainda não respondemos a nossa pergunta inicial: por que a pigmentação difere entre populações criadas em ambientes poluídos e não poluídos? Aprendemos, porém, que a questão central é por que formas diferentes de um único gene apresentam frequências contrastantes nesses dois ambientes. Sabemos que as populações de mariposas já habitam a Inglaterra bem antes da instauração da poluição industrial. As populações com pigmentação mais clara provavelmente assemelham-se às condições de seus ancestrais, então qual o motivo de tantas mariposas de pigmentação escura acumuladas nos ambientes poluídos? A hipótese mais simples é que as mariposas de forma escura apresentam maior probabilidade de sobreviver e se reproduzir em ambientes poluídos.

Outras observações sobre as *Biston betularia* revelaram que é comum as mariposas serem ativas à noite e inativas durante o dia, descansando na casca das árvores. Ao contrastar fotografias de mariposas claras e escuras repousando na casca de uma árvore coberta de líquen e sem poluição e na casca de uma árvore coberta de fuligem, chegamos a uma hipótese que pode explicar por que mariposas de forma escura predominam em ambientes poluídos. A Figura 1.11 mostra que a mariposa de coloração mais clara fica camuflada na superfície sem poluição, onde a mariposa escura torna-se mais visível; em contraposição, a mariposa escura fica camuflada na casca coberta de fuligem onde a mariposa clara torna-se bastante visível. A camuflagem sugere que um predador que usa sua visão para encontrar sua presa mata com mais frequência as mariposas que contrastam com a cor de fundo do seu local de descanso diurno. Como podemos testar essa hipótese?

Muitas aves são predadoras diurnas guiadas até sua presa por meio de pistas visuais. Muitos experimentos mostraram que as aves irão atacar os modelos em argila que muito se assemelham a suas presas favoritas. Para testar nossa hipótese, podemos criar modelos em argila de mariposas claras e de forma melânica. Colocamos números iguais de modelos claros e escuros tanto na casca de árvores limpas como na casca de árvores cobertas de fuligem. Quando uma ave ataca o modelo em argila, normalmente deixa uma marca do bico na argila. Como a forma do bico varia entre as espécies de aves, podemos saber através desta qual espécie atacou o modelo. Nossa hipótese nula é que há impressões do bico em quantidades iguais de formas escuras e claras nas superfícies com poluição e limpa. Nós rejeitamos essa hipótese se encontrarmos uma quantidade bem maior de impressões dos bicos em modelos não camuflados do que em camuflados. Os modelos escuros devem ser atacados preferencialmente nas condições não poluídas e os claros preferencialmente nas condições poluídas. Observe que, nesse caso, a hipótese nula usada é o *oposto* de nossa explicação principal de que as aves destroem preferencialmente mariposas não camufladas. Por isso, os dados que rejeitam a hipótese nula servem para respaldar nossa explicação preferencial.

Como esperado, experimentos desse tipo têm rejeitado a hipótese nula, respaldando nossa explicação de que as mariposas escuras prevalecem em ambientes poluídos porque sua cor escura as protege de se tornarem presas de aves durante o dia. Pode-se observar que nossos experimentos nos levaram a uma explicação sólida e específica para as observações iniciais. É uma hipótese forte de trabalho, mas nossos experimentos não provaram sua precisão. Podemos testá-la a seguir de diversas formas. Por exemplo, podemos criar mariposas claras e escuras em números iguais em um cativeiro externo que não contenha aves; nossa hipótese nula então será que as formas claras e escuras devem sobreviver em números iguais independentemente de se a casca da árvore está poluída ou não. Ao rejeitar essa hipótese nula, estaríamos sugerindo que nossa

explicação preferencial não é a resposta completa para nossa pergunta original.

Publicamos nossos resultados e conclusões no intuito de orientar futuros pesquisadores para testar nossa hipótese. Ao longo do século passado, muitos trabalhos de pesquisa publicaram seus resultados e explicações sobre o "melanismo industrial" em mariposas. Com algumas ambiguidades, a explicação favorecida é que a predação diferencial das aves sobre mariposas não camufladas explica melhor o melanismo industrial. Esses estudos receberam muita atenção porque essa explicação ilustra um mecanismo da teoria da seleção natural de Darwin (Capítulo 1).

Note que uma hipótese não pode ser provada usando-se o método científico. Se os dados disponíveis são compatíveis com esse fato, a hipótese serve como um guia para a coleta adicional de dados que potencialmente poderiam rejeitá-la. Nossas hipóteses melhor sucedidas são as que fazem previsões específicas confirmadas por um grande número de testes empíricos.

Se uma hipótese é bastante poderosa em explicar uma ampla variedade de fenômenos relacionados, ela atinge o *status* de **teoria**. A seleção natural é um bom exemplo. Nosso exemplo do uso da seleção natural para explicar padrões de pigmentação observados em populações de mariposas é apenas um dos muitos fenômenos aos quais a seleção natural se aplica. A seleção natural fornece uma explicação potencial para a ocorrência de muitos atributos diferentes distribuídos virtualmente entre todas as espécies animais. Cada uma dessas instâncias constitui uma hipótese específica gerada a partir da teoria da seleção natural. Note que a refutação de uma hipótese específica, apesar disso, não conduz necessariamente à rejeição da teoria como um todo. A seleção natural pode falhar, por exemplo, em explicar as origens do comportamento humano, mas fornece uma explicação excelente para muitas modificações estruturais da extremidade pentadáctila (com cinco dedos) dos membros dos vertebrados para diversas funções. Os cientistas testam muitas hipóteses subsidiárias de suas grandes teorias, para questionar a generalização de suas aplicações. As teorias capazes de explicar o maior elenco de fenômenos naturais diferentes são as mais úteis.



Figura 1.11 Formas claras e melânicas da mariposa-de-pimenta *Biston betularia*, sobre **A,** uma árvore coberta por liquens em área não urbana, não poluída, e **B,** sobre uma árvore coberta de fuligem próxima à área industrial de Birmingham, Inglaterra. As cores dessas variedades têm uma base genética simples. **C,** Declínio recente na frequência da forma melânica da mariposa-de-pimenta com a redução da poluição nas áreas industriais da Inglaterra. A frequência das formas melânicas ainda excedia os 90% em 1960, quando as emissões de fumaça e dióxido de enxofre eram altas. Posteriormente, conforme as emissões declinaram e os liquens de cor clara começaram a crescer novamente sobre os troncos das árvores, a forma melânica tornou-se mais conspícua aos predadores. Por volta de 1986, apenas 50% das mariposas ainda eram da forma melânica; o restante tinha sido substituído pela forma clara.

Enfatizamos que, quando a palavra "teoria" é usada por cientistas, seu significado não é "especulação", tal como se entende na linguagem coloquial. A falha em fazer essa distinção é marcante nos questionamentos criacionistas da evolução. Os criacionistas chamam a evolução de "apenas uma teoria", como algo pouco melhor do que uma aspiração. Na verdade, a teoria da evolução está sustentada por evidências tão maciças que a maioria dos biólogos encara o repúdio à evolução como equivalente ao repúdio ao pensamento racional. Não obstante, a evolução, como todas as outras teorias em ciência, não pode ser provada em termos matemáticos, mas é passível de teste, de experimentação e refutação.

Teorias robustas que guiam extensos campos de pesquisa são chamadas de **paradigmas**. A história da ciência mostra que até paradigmas fundamentais podem ser rejeitados e substituídos, quando não se ajustam às nossas observações do mundo natural. São então substituídos por novos paradigmas num processo chamado de **revolução científica**. Por exemplo, antes de

1800, as espécies animais eram estudadas como se fossem historicamente entidades imutáveis e não aparentadas. As teorias de Darwin conduziram a uma revolução científica que substituiu essas ideias pelo paradigma evolutivo. Este tem guiado a pesquisa biológica por mais de 150 anos, e, até a presente data, não há evidência científica que o refute; ela tem um forte poder explicativo e continua a guiar a inquirição ativa do mundo natural. A teoria evolutiva é geralmente como a pedra angular da biologia.

Químicos e físicos frequentemente usam o termo "lei" para denominar teorias muito corroboradas que parecem aplicar-se sem exceção ao mundo físico. Tais leis são consideradas uniformes através do tempo e do espaço. Como o mundo biológico é limitado espacial e temporalmente, e ainda porque as mudanças evolutivas produziram uma enorme diversidade de formas com propriedades emergentes diversificadas em níveis múltiplos (Quadro 1.1), os biólogos atualmente evitam usar o termo "lei" para as suas teorias. Quase todas as leis propostas no passado mostraram ser aplicáveis apenas a algumas das diversas formas de vida e não a todas. As leis da hereditariedade de Mendel, por exemplo, não se aplicam às bactérias e frequentemente são violadas mesmo em espécies de plantas e animais que, em geral, as seguem. As teorias de Darwin de mudança perpétua e descendência comum das formas de vida (adiante) são talvez as únicas afirmações às quais é possível chamar de maneira compreensível de leis da biologia.

Métodos comparativos versus experimentais

As numerosas hipóteses testadas sobre o mundo animal podem ser agrupadas em duas grandes categorias.* A primeira categoria procura explicar as **causas proximais (ou imediatas)** que subjazem à operação dos sistemas biológicos em locais e períodos de tempo particulares. Englobam problemas em explicar como os animais realizam suas funções metabólicas, fisiológicas e comportamentais nos níveis molecular, celular, de organismo e até populacional. Por exemplo, como se expressa a informação genética no direcionamento da síntese proteica? O que sinaliza a divisão celular para a produção de novas células? Como a densidade populacional afeta a fisiologia e o comportamento dos organismos?

Hipóteses de causas proximais são testadas usando o **método experimental**. Nosso objetivo é testar a explicação mecanicista de um sistema biológico. Nós fazemos previsões dos resultados de um tratamento experimental do sistema baseado na nossa tentativa de explicação dele. Se a nossa explicação estiver correta, então o resultado previsto deve ocorrer. Se observarmos um resultado não esperado, após o tratamento experimental, saberemos que nossa explicação está incorreta ou incompleta. As condições experimentais são repetidas para eliminar as ocorrências ao acaso que poderiam produzir conclusões errôneas. **Controles** – repetições do procedimento experimental sem presença de tratamento – eliminam fatores desconhecidos que poderiam distorcer o resultado do experimento. Os processos pelos quais os animais mantêm a temperatura corpórea sob condições ambientais diversas, digerem o seu alimento, migram para novos *habitats* ou armazenam energia são alguns exemplos adicionais de fenômenos fisiológicos estudados por meio de experimentos (ver Capítulos 29 a 36). A experimentação é importante em todos os níveis de complexidade biológica, incluindo a biologia molecular, a biologia celular, a endocrinologia, a biologia do desenvolvimento, o comportamento animal e a ecologia de comunidades.

Nosso exemplo na seção anterior de usar modelos de mariposas em argila para testar a predação de aves sobre formas de cores diferentes ilustra o teste por meio de experimentos de uma hipótese. Ao colocarmos modelos escuros em fundos claros e escuros, observamos que as aves atacam com muito mais frequência aqueles nos fundos claros do que os modelos escuros nos fundos escuros. Nossa interpretação de que as mariposas escuras em fundos escuros evitam a predação por meio da camuflagem requer um controle. Talvez as aves optem por se alimentar apenas em galhos limpos e claros. Nosso controle será colocar mariposas claras tanto no fundo claro como escuro. Quando observamos que as aves atacam preferencialmente os modelos claros colocados em fundo escuro, rejeitamos a hipótese de que as aves preferem não se alimentar em superfícies poluídas e escuras. A interpretação mais simples seria que os resultados, conforme aqui descritos, são que as aves comerão tanto mariposas claras como escuras se essas estiverem repousando em fundos de cores contrastantes e que a camuflagem esconde as possíveis presas da predação das aves.

Contrastando com as questões relativas às causas imediatas dos sistemas biológicos estão as questões das **causas finais** que produziram esses sistemas e suas características distintas ao longo do tempo evolutivo. Por exemplo, quais os fatores evolutivos que causaram a aquisição de padrões complexos de migração sazonal, entre áreas tropicais e temperadas, por algumas aves? Por que espécies diferentes de animais contêm número de cromossomos diferentes em suas células? Por que

algumas espécies animais mantêm sistemas sociais complexos, enquanto outras apresentam indivíduos solitários?

Os testes de hipótese de causalidade final requerem o **método comparativo**. Comparamos características da biologia molecular, da biologia celular, da estrutura dos organismos, do desenvolvimento e da ecologia entre espécies aparentadas para identificar os seus padrões de variação. Usamos, então, os padrões de similaridade e dissimilaridade para testar hipóteses de parentesco e, assim, reconstruir a árvore evolutiva que relaciona as espécies em estudo. Os avanços na tecnologia de sequenciamento de DNA permitem testes precisos de relações entre todas as espécies animais. Usamos, a seguir, a árvore evolutiva para examinar hipóteses das origens evolutivas das diversas propriedades moleculares, celulares, do organismo e populacionais, observadas no mundo animal. Por exemplo, a metodologia comparativa rejeita a hipótese de uma origem comum para a capacidade de voo em morcegos e aves. A morfologia comparada dos vertebrados e as comparações das sequências de DNA das espécies vivas claramente colocam os morcegos nos mamíferos (Capítulo 28), e as aves, em um grupo separado que também inclui crocodilos, lagartos, cobras e tartarugas (ver Figura 23.2). O ancestral comum mais recente desses vertebrados evidentemente não podia voar, e uma análise mais atenta revela que morcegos e aves desenvolveram o voo por meio de modificações muito diferentes de seus corpos e membros anteriores (Capítulo 27). As causas finais do voo nos morcegos e nas aves requerem explicações separadas, e não uma compartilhada. Do mesmo modo, o método comparativo revela que a homeotermia (Capítulo 30) evolui em uma linhagem ancestral para as aves e, separadamente, em uma linhagem ancestral para os mamíferos. Além disso, estudos comparativos de fóssil de aves rejeitam a hipótese de que as penas surgiram para o propósito do voo, porque as penas antecedem a evolução do dispositivo de voo nos ancestrais das aves. As penas mais provavelmente serviam, a princípio, principalmente para o isolamento e apenas, posteriormente, passaram a desempenhar um papel na aerodinâmica. É preciso esclarecer que nenhuma dessas questões históricas importantes poderia ter sido respondida por meio de experimentos.

O método comparativo depende frequentemente dos resultados da ciência experimental como ponto de partida. O método comparativo, da mesma forma, aplica-se a todos os níveis de complexidade biológica, conforme exemplificado pelos campos da evolução molecular, biologia celular comparada, anatomia comparada, fisiologia comparada e sistemática filogenética.

O uso por um cientista da frase "causa final", diferentemente do uso de Aristóteles, não implica um objetivo preconcebido para os fenômenos naturais. Um argumento de que a natureza apresenta um objetivo predeterminado, como a evolução da mente humana, é chamado teleológico. **Teleologia** é a noção errônea de que a evolução dos organismos vivos é guiada em direção ao propósito de chegar a um projeto ótimo. Um grande sucesso da teoria evolutiva de Darwin é sua rejeição da teleologia para explicar a diversificação biológica.

TEORIAS DA EVOLUÇÃO E HEREDITARIEDADE

Abordaremos agora considerações específicas sobre os dois principais paradigmas que orientam a pesquisa zoológica atual: a teoria da evolução de Darwin e a teoria cromossômica da herança.

Teoria da evolução de Darwin

A teoria da evolução de Darwin tem hoje mais de 150 anos (ver Capítulo 6). Darwin articulou a teoria completa quando publicou seu famoso livro *A Origem das Espécies e a Seleção Natural (On the Origin of Species by Means of Natural Selection)* na Inglaterra, em 1859 (Figura 1.12). Atualmente, pergunta-se frequentemente aos biólogos: "O que é darwinismo?" e "Os biólogos ainda aceitam a teoria da evolução de Darwin?" Essas questões não admitem respostas simples, porque o darwinismo abrange várias teorias diferentes, embora mutuamente compatíveis. O Professor Ernst Mayr da Universidade de Harvard ressaltou que o darwinismo deveria ser entendido como um conjunto de cinco teorias principais. Essas cinco teorias têm origens e destinos diferentes e não podem ser tratadas como uma definição única. São elas: (1) mudança perpétua, (2) descendência comum, (3) multiplicação de espécies, (4) gradualismo e (5) seleção natural. Aceita-se geralmente que as três primeiras tenham aplicação universal no mundo vivo. O gradualismo e a seleção natural são claramente partes do processo evolutivo, mas seu poder explanatório talvez não seja tão amplo como pretendeu Darwin. Os criacionistas, com frequência, enganam-se ao apresentar controvérsias legítimas com respeito ao gradualismo e à seleção natural como contestações às três primeiras teorias já apresentadas aqui, apesar da forte sustentação oferecida por todas as observações relevantes à validade delas.

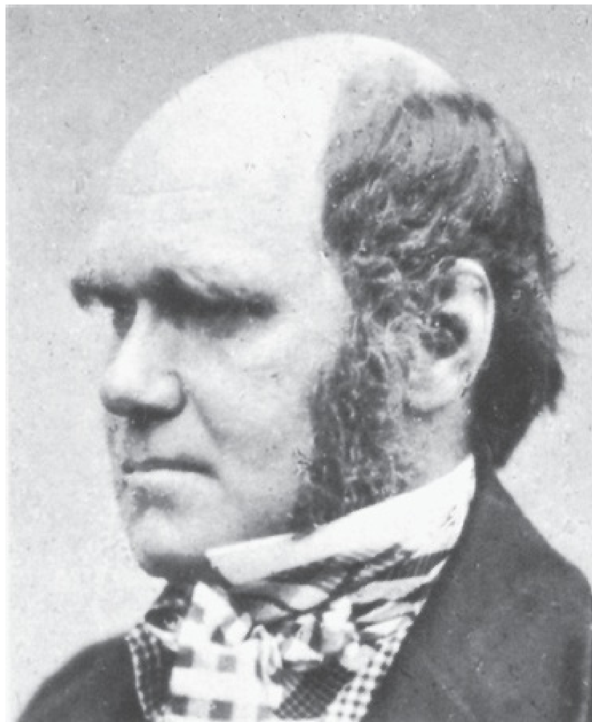


Figura 1.12 A teoria da evolução moderna está fortemente identificada com Charles Robert Darwin, o qual, com Alfred Russel Wallace, forneceu a primeira explicação verossímil para a evolução. Esta fotografia de Darwin foi tirada em 1854, quando ele tinha 45 anos de idade. Seu livro mais famoso, A origem das Espécies (*On the Origin of Species*), foi publicado 5 anos mais tarde.

Mudança perpétua. Essa é a teoria básica da evolução sobre a qual todas as outras repousam. Ela afirma que o mundo vivo não é constante, nem perpetuamente cíclico, mas está sempre em mudança, com continuidade entre as formas de vida do passado e do presente. As formas variáveis dos organismos sofrem transformações mensuráveis ao longo das gerações através do tempo. Originada na antiguidade, essa teoria não obteve aceitação ampla até Darwin defendê-la no contexto de suas outras quatro teorias. A "mudança perpétua" está documentada pelo registro fóssil, o qual refuta claramente as demandas criacionistas por uma origem recente de todas as formas vivas. Como ela tem resistido a repetidos testes e é sustentada por um impressionante número de observações, nós agora entendemos a "mudança perpétua" como um fato científico. As evidências têm rejeitado todas as alternativas racionais a essa teoria.

Descendência comum. A segunda teoria darwinista, "descendência comum", afirma que todas as formas de vida descendem de um ancestral comum por meio de uma ramificação de linhagens (Figura 1.13). O argumento oponente, que as formas de vida apareceram independentemente e descendem até o presente de genealogias não lineares e ramificadas, é refutado por estudos comparativos quanto a forma dos organismos, estrutura celular e estruturas macromoleculares (incluindo aquelas do material genético, o DNA). Todos esses estudos confirmam a teoria de que a história da vida tem a estrutura de uma árvore evolutiva ramificada, conhecida como **filogenia**. As espécies que compartilham um ancestral comum há um tempo relativamente recente têm mais características similares em todos os níveis do que as espécies que apresentam apenas uma antiga ancestralidade comum. Boa parte da pesquisa é guiada pela teoria de Darwin da descendência comum e direcionada a reconstruir a filogenia da vida, usando os padrões de similaridade e dissimilaridade observados entre as espécies. A filogenia resultante serve de base para nossa classificação taxonômica dos animais (ver Capítulo 10).

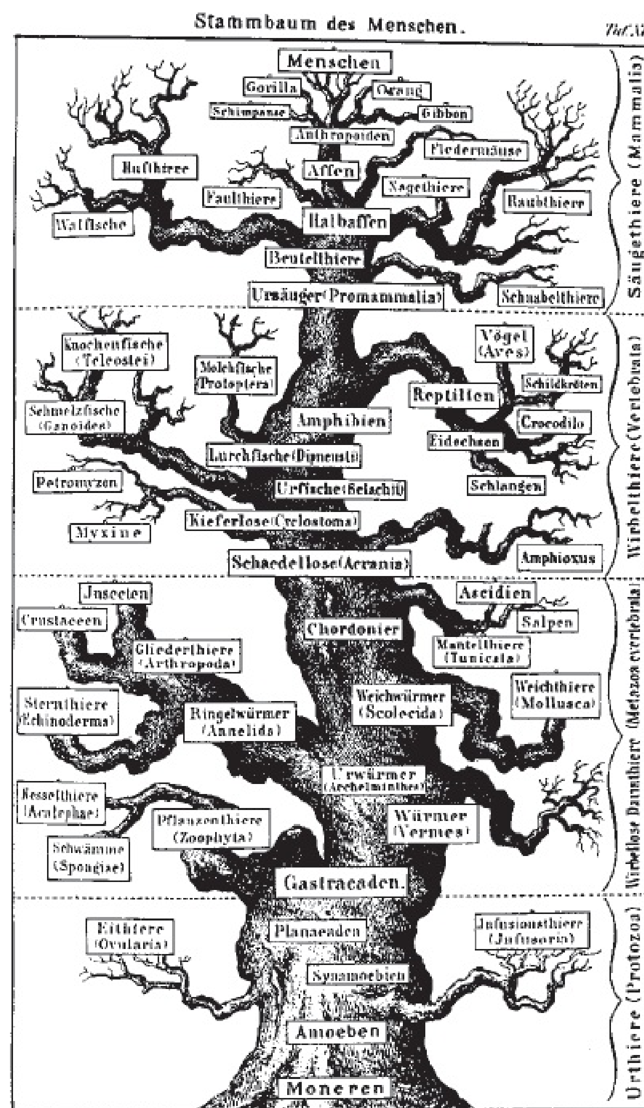


Figura 1.13 Uma das primeiras árvores da vida, desenhada em 1874, pelo biólogo alemão Ernst Haeckel, que foi bastante influenciado pela teoria da descendência comum de Darwin. Embora ela fosse uma hipótese boa naquela época, muitos dos agrupamentos específicos mostrados nesta árvore foram refutados.

Multiplicação de espécies. A terceira teoria de Darwin estabelece que o processo evolutivo produz novas espécies pela divisão e transformação de espécies mais antigas. Hoje as espécies são geralmente vistas como populações reprodutivamente distintas que em geral, mas não sempre, diferem umas das outras na forma dos organismos. Quando a espécie está totalmente formada, a reprodução entre membros de espécies diferentes não ocorre ou é muito restrita de forma a permitir que linhagens de espécies possam emergir. Os evolucionistas acreditam, em geral, que a divisão e a transformação de linhagens produzam espécies novas, embora ainda haja muita controvérsia concernente aos detalhes desse processo (ver Capítulo 6) e ao significado preciso do termo "espécie" (ver Capítulo 10). Boa parte da pesquisa científica ativa estuda os processos históricos geradores de espécies novas.

Gradualismo. O gradualismo estabelece que as grandes diferenças em estruturas anatômicas que caracterizam espécies diferentes originaram-se por meio da acumulação de inúmeras pequenas mudanças incrementais por longos períodos de tempo. Essa teoria é importante porque mudanças genéticas com grandes efeitos na forma do organismo são em geral danosas a ele. É possível, entretanto, que algumas variedades genéticas causadoras de efeitos importantes no organismo sejam suficientemente benéficas para serem favorecidas pela seleção natural. Por exemplo, alguns membros da espécie de peixe *Cichlasoma minckleyi* ostentam maxilas muito desenvolvidas, músculos e dentes capazes de quebrar moluscos. Esses indivíduos são tão diferentes de outros membros da espécie que já foram erroneamente descritos como pertencentes a outra espécie. Uma chave genética ou de desenvolvimento simples parece produzir essa forma "molariforme" como um enorme degrau evolutivo, em vez de uma série de degraus ou formas intermediárias no processo evolutivo. Assim, a evolução gradual não pode explicar a origem de todas as diferenças estruturais que observamos entre as espécies (Figura 1.14). Os cientistas ainda estão estudando ativamente essa questão.

Seleção natural. A seleção natural, a teoria mais famosa de Darwin, apoia-se em três proposições. Primeira: existe variação entre os organismos (no interior de populações) em atributos anatômicos, comportamentais e fisiológicos. Segunda: a variação é pelo menos parcialmente herdável e, assim, a prole tende a ser semelhante aos pais. Terceira: organismos com formas diferentes deixam proles com números diferentes para as futuras gerações. As variações que permitem aos seus possuidores explorarem mais efetivamente seus ambientes, preferencialmente, sobreviverão e serão transmitidas às futuras gerações. Por muitas gerações novos atributos favoráveis serão disseminados por toda a população. O acúmulo dessas mudanças leva em longos períodos de tempo à produção de novas características em organismos e a novas espécies. A seleção natural é, portanto, um processo criativo gerador de formas novas das pequenas variações individuais, que ocorrem entre organismos de uma população.

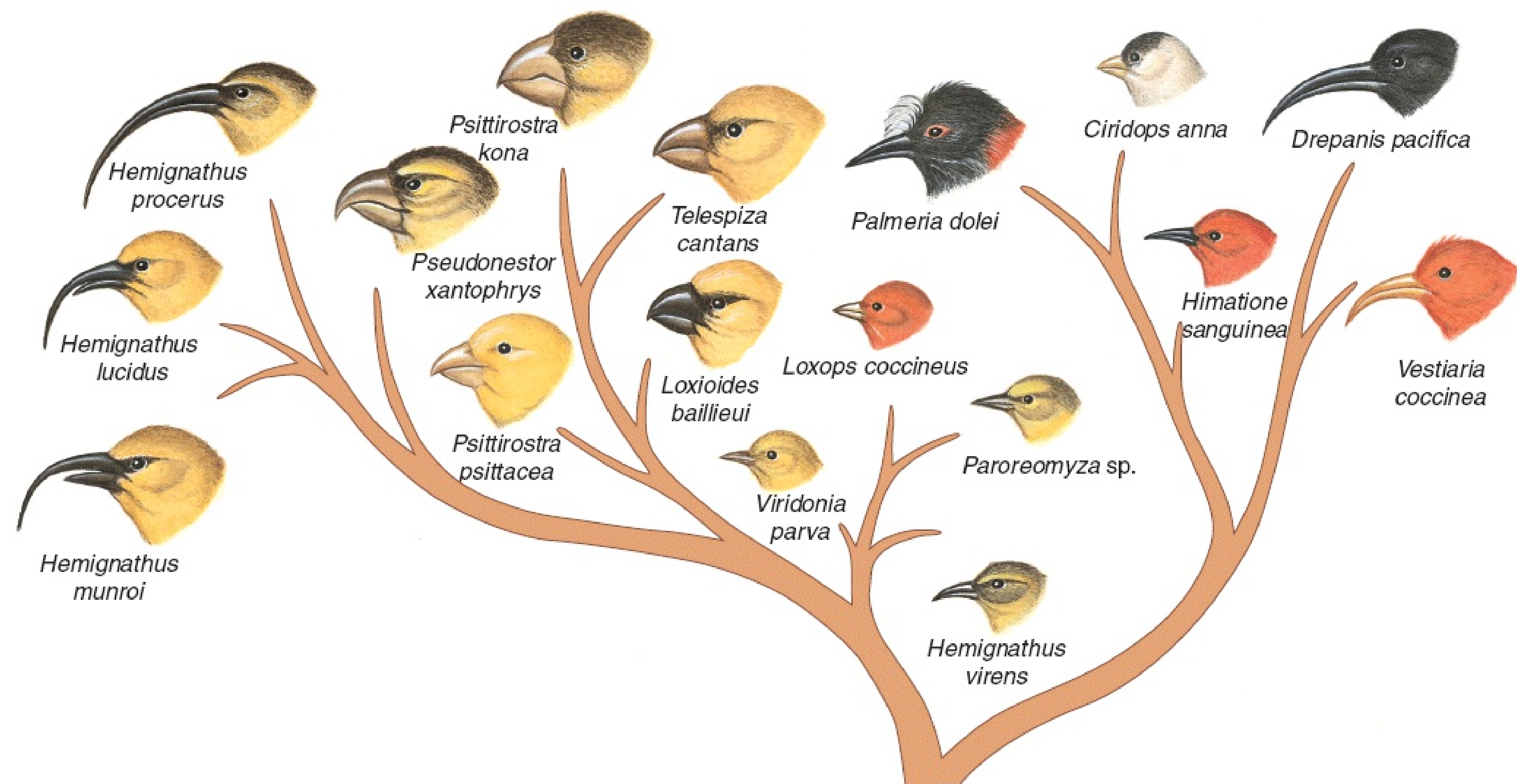


Figura 1.14 O gradualismo proporciona uma explicação plausível para a origem das diversas formas do bico de aves havaianas (*hawaiian honeycreepers*) mostradas aqui. Essa teoria tem sido questionada quando explica a evolução de caracteres como escamas, penas e pelos dos vertebrados pelo estabelecimento de uma estrutura ancestral comum. O geneticista Richard Goldschmidt entendeu essas estruturas como incapazes de estarem ligadas por qualquer sequência de transformação gradual, sendo necessárias, assim, mutações de grande efeito fenotípico, que ele chamou de "monstros esperançosos".

A seleção natural explica por que os organismos são construídos para atender às demandas dos seus ambientes, um fenômeno chamado **adaptação** (Figura 1.15). A adaptação é o resultado esperado de um processo acumulador das variantes mais favoráveis, que ocorreram em uma população, através de longos períodos de tempo evolutivo. A adaptação foi vista anteriormente como uma forte evidência contra a evolução, e a teoria da seleção de Darwin, portanto, foi importante para convencer as pessoas que um processo natural, capaz de ser estudado cientificamente, poderia produzir novas espécies. Demonstrar que processos naturais poderiam produzir adaptação foi importante para o sucesso final das cinco teorias de Darwin.

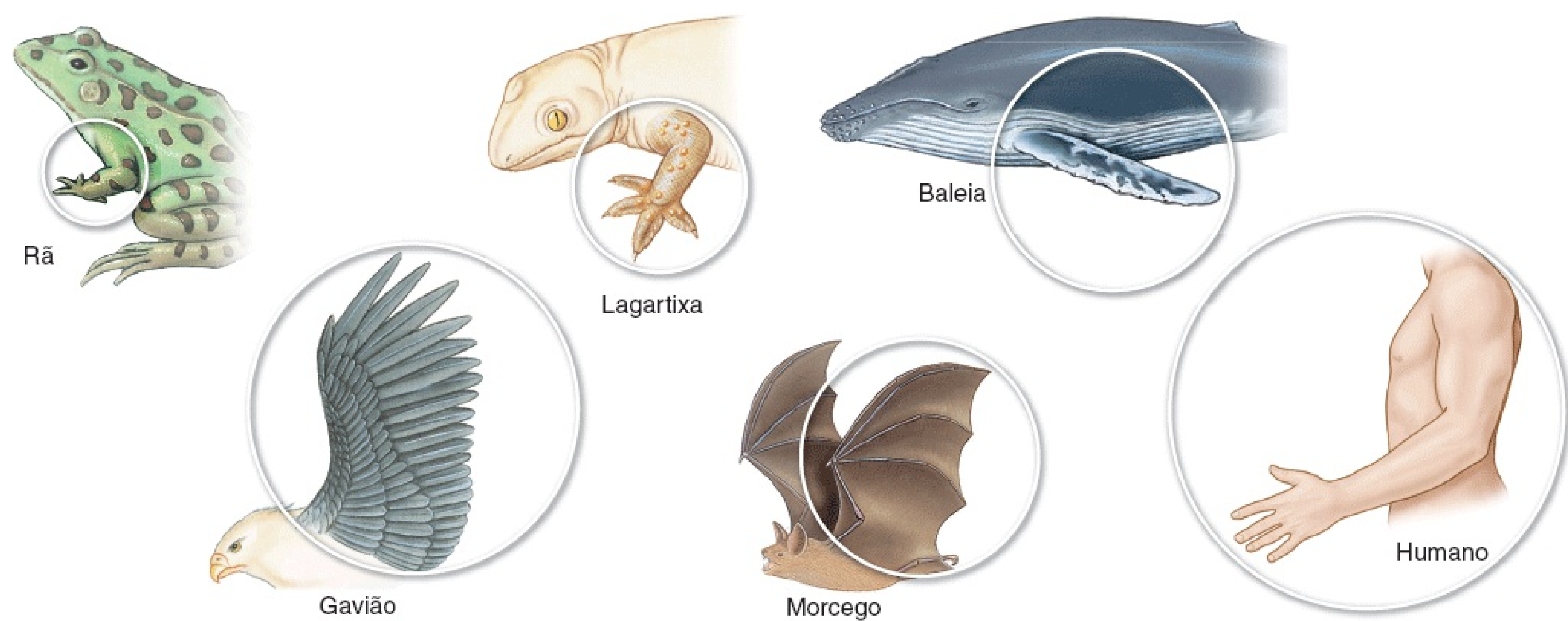


Figura 1.15 De acordo com a teoria darwiniana da evolução, as formas diferentes dos membros anteriores desses vertebrados foram moldadas por seleção natural para adaptá-los a funções diferentes. Veremos em capítulos posteriores que, apesar dessas diferenças adaptativas, esses membros compartilham similaridades estruturais básicas.

A teoria da seleção natural de Darwin defrontou-se com um grande obstáculo quando foi inicialmente proposta: ela carecia de uma teoria de hereditariedade estabelecida. As pessoas assumiram incorretamente que a hereditariedade era um processo de mistura, portanto, qualquer variedade nova favorável surgida em uma população seria perdida. O caráter variante novo aparece inicialmente em um único organismo, e esse organismo deve copular com um não portador do caráter novo. Sob a herança por mistura, a prole do organismo apresentaria apenas uma forma diluída do caráter favorável. Essa prole, de maneira similar, copularia com outras cujo caráter favorável não existiria. Com seus efeitos diluídos pela metade a cada geração, o caráter finalmente deixaria de existir. A seleção natural seria completamente ineficaz nessa situação.

Darwin nunca foi capaz de contradizer essa crítica com sucesso. Não ocorreu a Darwin que os fatores hereditários pudessem ser discretos e não miscíveis e que um novo variante genético poderia persistir inalterado de uma geração à próxima. Esse princípio é conhecido como **herança particulada**. Foi estabelecida após 1900 com a descoberta dos experimentos genéticos de Gregor Mendel, e foi finalmente incorporada ao que chamamos atualmente de **teoria cromossômica da herança**. Usamos o termo **neodarwinismo** para descrever as teorias de Darwin modificadas pela incorporação da teoria de hereditariedade.

Hereditariedade mendeliana e a teoria cromossômica da herança

A teoria cromossômica da herança constitui os fundamentos dos estudos em curso de genética e evolução em animais (ver Capítulos 5 e 6). Essa teoria provém da consolidação de pesquisas feitas no campo da genética, iniciada pelo trabalho experimental de Gregor Mendel (Figura 1.16), e da biologia celular.

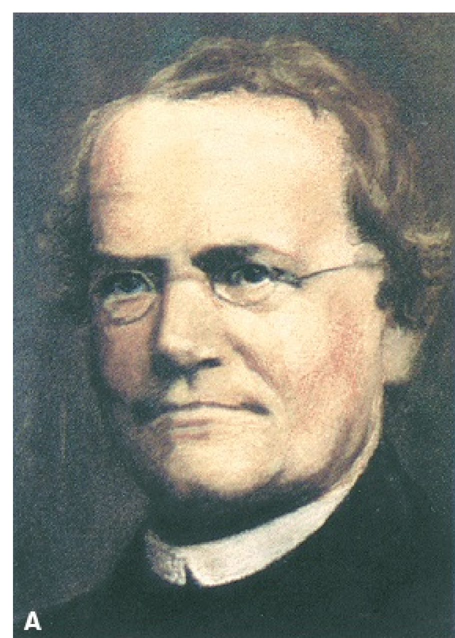




Figura 1.16 A. Gregor Johann Mendel (1822-1884). **B.** O Monastério em Brno, República Tcheca, atualmente um museu, onde Mendel realizou seus experimentos com ervilhas de jardim.

Abordagem genética

A abordagem genética consiste no "cruzamento" ou acasalamento entre populações de organismos de linhagens puras quanto a atributos contrastantes e, em sequência, seguindo a transmissão hereditária desses atributos, através das gerações subsequentes. "Linhagens puras" significa que uma população mantém, ao longo das gerações, apenas um dos atributos contrastantes, quando propagado isoladamente de outras populações. Por exemplo, a maioria das populações de moscas-das-frutas produz apenas indivíduos com olhos vermelhos geração após geração, não importando o ambiente em que estejam reproduzindo-se. Essas linhagens são puras para "olhos vermelhos". Algumas linhagens de laboratório de moscas-das-frutas produzem apenas indivíduos com olhos brancos e são, portanto, linhagens puras para olhos brancos (Capítulo 5).

Gregor Mendel estudou a transmissão de sete características variáveis nas ervilhas de jardim, cruzando populações de linhagens puras para atributos contrastantes (p. ex., plantas altas *versus* plantas baixas). Na primeira geração (chamada geração F_1, para "filial"), apenas um dos atributos parentais contrastantes foi observado; não havia indicação de mistura dos atributos parentais. No exemplo, a progênie (chamada *híbridos* F_1, porque representa um cruzamento entre duas formas diferentes) formada pelo cruzamento entre plantas altas e baixas, foi de plantas altas, independentemente de se o atributo alto foi herdado do genitor macho ou fêmea. Esses híbridos F_1 sofreram autopolinização, e ambos os atributos parentais foram encontrados entre os indivíduos de suas proles (chamada geração F_2), embora o caráter observado nos híbridos F_1 (plantas altas nesse exemplo) tenha sido 3 vezes mais comum do que o outro atributo. Novamente, não havia indicação de mistura dos atributos parentais (Figura 1.17).

Os experimentos de Mendel mostraram que os efeitos de um fator genético podem estar mascarados em um indivíduo híbrido, mas que esses fatores não são fisicamente alterados durante o processo de transmissão. Ele postulou que atributos variáveis estão especificados por fatores hereditários pares, que chamamos atualmente de "genes". Quando **gametas** (óvulos ou espermatozoides) são produzidos, os genes pareados controladores de uma característica particular são segregados um do outro e cada gameta recebe apenas um deles. A fertilização restaura a condição pareada. Se um organismo apresenta formas diferentes de genes pareados para uma característica, apenas uma delas é expressa na sua aparência, mas ambos genes serão transmitidos inalterados em igual número aos gametas produzidos. A transmissão desses genes é particulada, não misturada. Mendel observou que a herança de um par de atributos é independente da herança de outros atributos pares. Atualmente, sabemos que nem todos os pares de atributos são herdados independentemente uns dos outros; atributos diferentes que tendem

a ser heradados conjuntamente são chamados de geneticamente ligados (Capítulo 5). Estudos numerosos, particularmente da mosca-da-fruta, *Drosophila melanogaster*, mostraram que os princípios da herança, descobertos inicialmente em plantas, aplicam-se também aos animais.

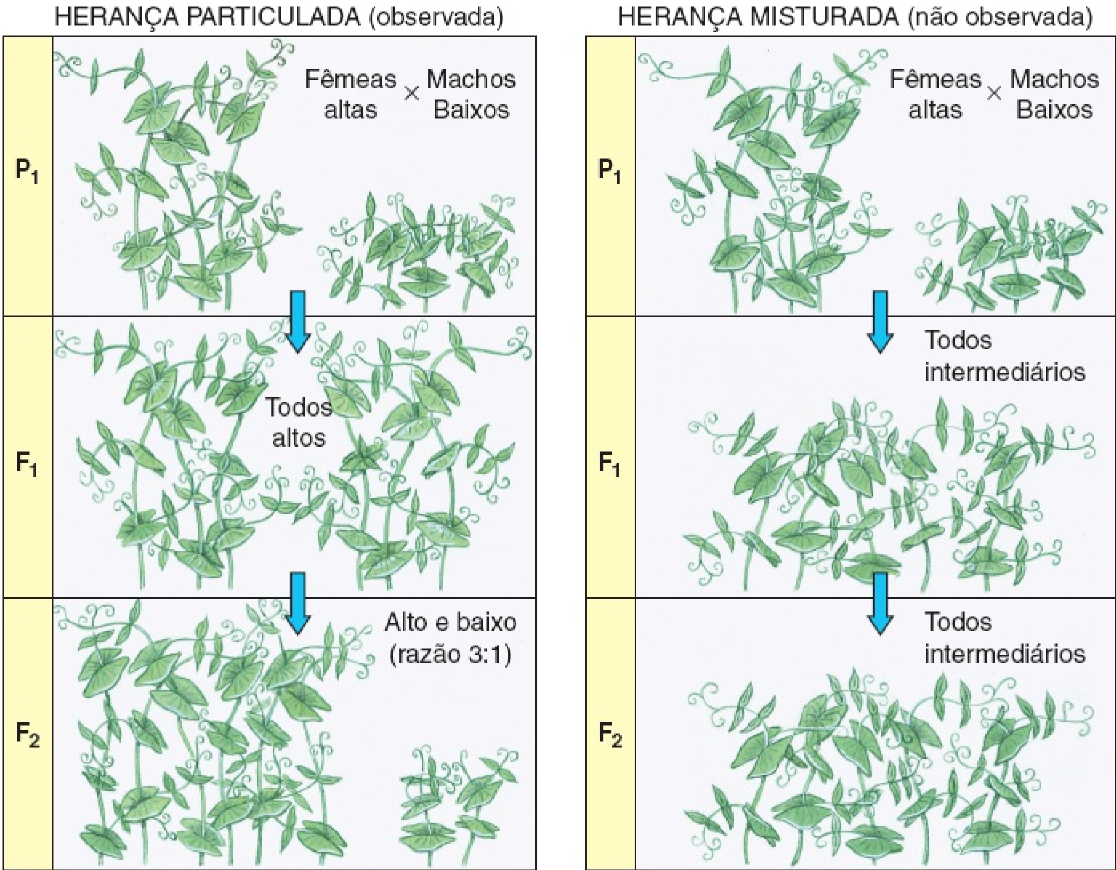


Figura 1.17 As diferenças nas previsões relacionadas com os resultados dos cruzamentos de Mendel entre plantas altas e baixas, no caso de herança particulada e herança por mistura. A previsão da herança particulada é confirmada e a da herança por mistura é refutada pelos resultados dos experimentos. Os experimentos recíprocos (cruzamento entre casais de plantas femininas baixas com plantas masculinas altas) produziram resultados similares. (P_1 = geração parental; F_1 = primeira geração filial; F_2 = segunda geração filial.)

Contribuições da biologia celular

Melhoramentos nos microscópios durante o século 19 permitiram aos citologistas estudar a produção de gametas pela observação direta dos tecidos reprodutivos. Entretanto, a interpretação das observações foi inicialmente difícil. Alguns biólogos proeminentes avançaram hipóteses, por exemplo, de que os espermatozoides eram vermes parasitos do sêmen (Figura 1.18). Essa hipótese foi logo refutada e a verdadeira natureza dos gametas foi esclarecida. Conforme os precursores dos gametas preparam-se para a divisão nos estágios iniciais da produção de gametas, o material nuclear condensa-se, e revela estruturas alongadas chamadas **cromossomos**. Os cromossomos ocorrem em pares que são em geral similares, mas não idênticos em aparência e conteúdo informacional. O número de cromossomos pares varia entre as espécies. Um membro de cada par é derivado do progenitor fêmea e o outro do progenitor macho. Os pares de cromossomos estão fisicamente associados e depois são segregados em células-filhas diferentes durante a divisão celular, que antecede a formação dos gametas (Figura 1.19). Cada gameta resultante recebe um cromossomo de cada par. Pares de cromossomos diferentes são separados em gametas independentes.

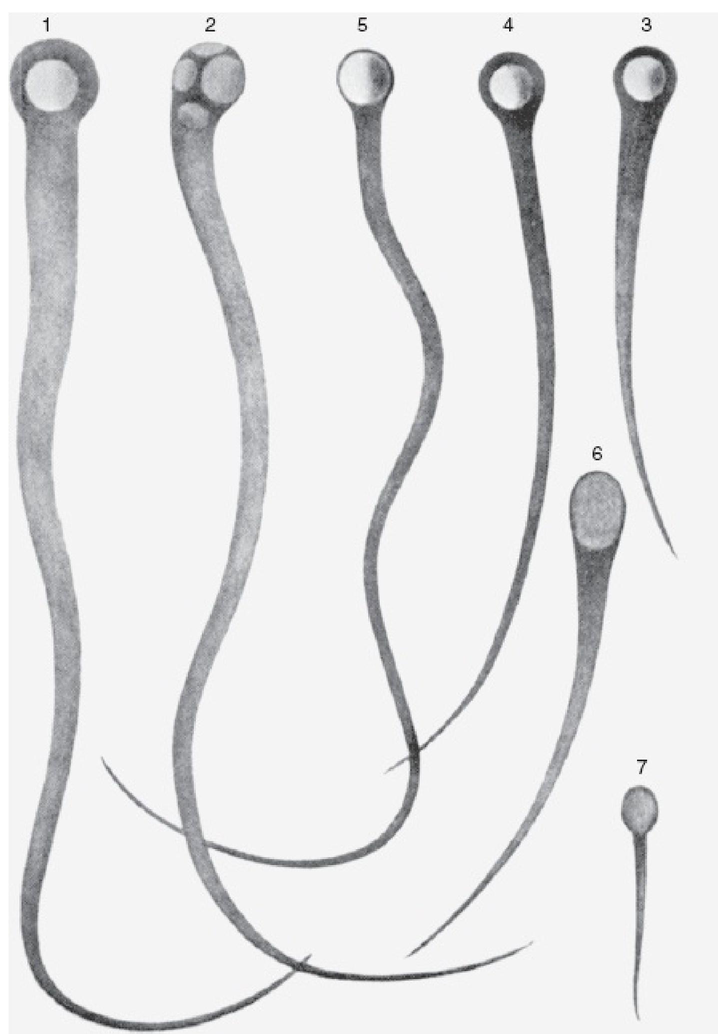


Figura 1.18 Desenho obtido da observação ao microscópio, no início do século 19, de espermatozoides de (1) porco-da-índia, (2) rato-branco, (3) ouriço, (4) cavalo, (5) gato, (6) carneiro e (7) cachorro. Alguns biólogos inicialmente os interpretaram como vermes parasitos do sêmen, mas, em 1824, Jean Prévost e Jean Dumas identificaram corretamente o seu papel na fertilização dos óvulos.

Como o comportamento do material cromossômico durante a formação dos gametas era paralelo àquele postulado para os genes de Mendel, Sutton e Boveri, de 1903 a 1904, lançaram a hipótese de que os cromossomos eram os portadores físicos do material genético. Essa hipótese foi recebida com grande ceticismo, quando proposta pela primeira vez. Uma longa série de testes projetados para refutá-la, não obstante, mostrou que suas previsões podiam ser apoiadas. Atualmente, a teoria cromossômica da herança está bem estabelecida.

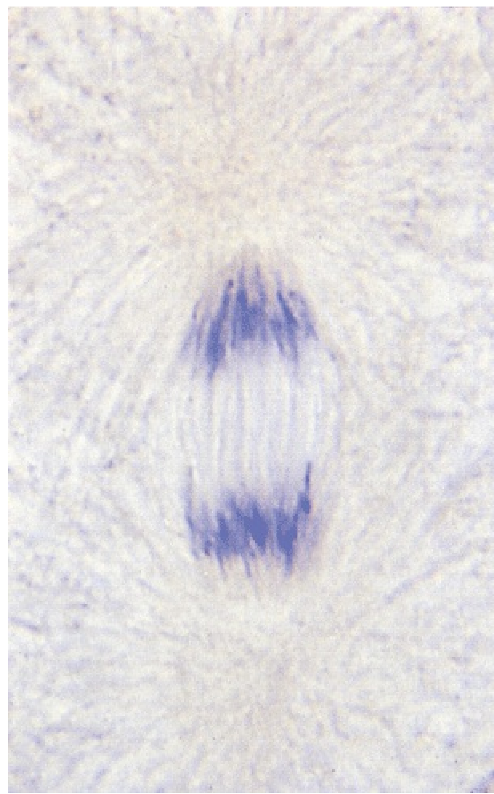


Figura 1.19 Cromossomos pareados separando-se antes da divisão nuclear no processo de formação de gametas.

Resumo

A zoologia é o estudo científico dos animais e uma parte da biologia, o estudo científico da vida. Os animais e a matéria viva em geral podem ser identificados pelos atributos adquiridos durante a sua longa história evolutiva. Os atributos mais notáveis da vida compreendem: unicidade química, complexidade e organização hierárquica, reprodução, posse de um programa genético, metabolismo, desenvolvimento, interação com o ambiente e movimento. Os sistemas biológicos compreendem uma hierarquia de níveis integrativos (molecular, celular, de organismo, populacional e de espécie), cada um dos quais demonstra propriedades emergentes específicas.

Os cientistas produzem conhecimento pela formulação e teste de hipóteses sobre suas observações do mundo natural. A ciência é guiada pelas leis naturais e suas hipóteses são passíveis de teste, experimentação e refutação. A ciência zoológica pode ser subdividida em duas categorias, as ciências experimentais e as ciências evolutivas. As ciências experimentais usam o método experimental para formular questões sobre como os animais realizam as funções básicas do seu metabolismo, desenvolvimento, comportamento e reprodução, incluindo investigações sobre os seus sistemas moleculares, celulares e populacionais. As ciências evolutivas utilizam o método comparativo para reconstruir a história da vida e, então, o usam para compreender como as diversas espécies e suas propriedades moleculares, celulares, dos organismos e populacionais emergiram através do seu tempo de evolução.

Uma hipótese que resiste a testes repetidos e explica muitos fenômenos diferentes ganha o *status* de teoria. Teorias poderosas que guiam extensos campos de pesquisa são chamadas “paradigmas”. Os principais paradigmas orientadores do estudo da zoologia são a teoria da evolução de Darwin e a teoria cromossômica da herança.

Os princípios estudados neste capítulo ilustram a unidade da ciência biológica. Todos os componentes dos sistemas biológicos são guiados e limitados pelas leis naturais. Os organismos vivos podem ser provenientes apenas de outros organismos, assim como novas células só podem ser produzidas a partir de células preexistentes. Os processos reprodutivos ocorrem em todos os níveis da hierarquia biológica e demonstram a hereditariedade e a variação. A interação de hereditariedade e variação em todos os níveis da hierarquia biológica produz mudança evolutiva e tem gerado a grande diversidade de vida animal documentada neste livro.

Questões de revisão

1. Por que é difícil definir a vida?

2. Quais são as diferenças químicas básicas que distinguem os sistemas vivos dos não vivos?
3. Descreva a organização hierárquica da vida. Como essa organização leva à emergência de novas propriedades nos diferentes níveis da complexidade biológica?
4. Qual é a relação entre hereditariedade e variação na reprodução dos sistemas biológicos?
5. Descreva como a evolução de organismos complexos é compatível com a segunda lei da termodinâmica.
6. Quais são as características essenciais da ciência? Descreva como os estudos evolutivos ajustam-se a essas características, enquanto o "criacionismo científico" ou a teoria do "projeto inteligente" não o conseguem.
7. Use os estudos de seleção natural em populações da mariposa britânica para ilustrar o método hipotético-dedutivo da ciência.
8. Como distinguimos os termos hipótese, teoria, paradigma e fato científico?
9. Confronte hipóteses da causalidade próximal com a da causalidade final, incluindo os métodos gerais para testar essas hipóteses.
10. Quais são as cinco teorias da evolução de Darwin (como identificadas por Ernst Mayr)? Quais são aceitas como fato e quais continuam a gerar controvérsia entre os biológos?
11. Qual o principal obstáculo com o qual a teoria da seleção natural de Darwin foi confrontada quando inicialmente proposta? Como foi superado?
12. Em que o neodarwinismo difere do darwinismo?
13. Descreva as contribuições respectivas da abordagem genética e da biologia celular à formulação da teoria cromossômica da herança.

Para aprofundar seu raciocínio. Explique a evolução darwiniana como uma propriedade emergente do nível populacional da organização biológica.

Referências selecionadas

Futuyma, D. J. 1995. Science on trial: the case for evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Uma defesa da biologia evolutiva como abordagem científica exclusiva para o estudo da diversidade da vida.*

Kitcher, P. 1982. Abusing science: the case against creationism. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Um tratado sobre como o conhecimento é adquirido na ciência e por que o criacionismo não se qualifica como ciência. Observe que a posição refutada neste livro de "criacionismo científico" é equivalente em conteúdo à posição denominada recentemente como "teoria do design inteligente".*

Kuhn, T. S. 1970. The structure of scientific revolutions, ed. 2, enlarged. Chicago, University of Chicago Press. *Um comentário controverso e influente sobre o processo da ciência.*

Lebo, L. 2008. The devil in Dover. New York, New Press/W. W. Norton. *Uma descrição detalhada e criteriosa do julgamento jurídico que revelou que o "design inteligente" era uma propaganda anti-científica.*

Mayr, E. 1982. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University Press. *Uma história interpretativa da biologia com referência especial à genética e à evolução.*

Medawar, P. B. 1989. Induction and intuition in scientific thought. London, Methuen & Company. *Um comentário sobre a filosofia básica e a metodologia da ciência.*

Moore, J. A. 1993. Science as a way of knowing: the foundations of modern biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Um relato dinâmico e abrangente sobre a história do pensamento biológico e sobre o funcionamento da vida.*

Perutz, M. F. 1989. Is science necessary? Essays on science and scientists. New York, E. P. Dutton. *Uma discussão geral da utilidade da ciência.*

Pigliucci, M. 2002. Denying evolution: creationism, scientism, and the nature of science. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Uma crítica da educação científica e da percepção pública de ciência.*

Rennie, J. 2002. 15 answers to creationist nonsense. Sci. Am. **287**:78-85 (July). *Um guia para os argumentos mais comuns usados por criacionistas contra a biologia evolutiva com explicações sucintas das lacunas científicas em suas*

afirmações.

[*] Mayr, E. 1985. Chapter 25 in D. Kohn, ed. *The Darwinian Heritage*. Princeton, Princeton University Press.

CAPÍTULO 2

A Origem e a Química da Vida



O suprimento abundante de água na Terra foi fundamental para a origem da vida.

Geração espontânea da vida?

Antigamente, era comum as pessoas pensarem que a vida surgia continuamente pela geração espontânea a partir de matéria não viva, além da reprodução dos genitores. Por exemplo, rãs pareciam surgir da terra úmida; ratos, de material putrefato; insetos, do orvalho; e moscas-varejeiras, de carne podre. Calor, umidade, luz do Sol, e até das estrelas, frequentemente foram mencionados como fatores estimuladores da geração espontânea de organismos vivos.

Entre os esforços iniciais para sintetizar organismos em laboratório está uma receita para produzir ratos dada pelo nutricionista de plantas belga Jean Baptiste van Helmont (1648): "Se você prensar uma peça de roupa de baixo manchada de suor, junto com um pouco de trigo em um vaso aberto, após 21 dias o odor muda e o fermento... transforma o trigo em rato. Mas o realmente notável é que os ratos que aparecem do trigo e da roupa de baixo não eram ratos pequenos, nem mesmo miniatura de adultos ou ratos abortados; o que emerge é um rato adulto!"

Em 1861, o grande cientista francês Louis Pasteur convenceu os cientistas de que organismos vivos não surgem espontaneamente de matéria não viva. Nos seus famosos experimentos, Pasteur introduziu material fermentável em um frasco com um gargalo longo em forma de S que permanecia aberto. O frasco e seu conteúdo foram então fervidos por um longo período, para matar quaisquer microrganismos porventura presentes. Logo após, o frasco era deixado em repouso e esfriado. Não ocorria fermentação porque todos os organismos que entravam pela abertura depositavam-se no gargalo retorcido e não

atingiam o material fermentado. Quando o gargalo do frasco era removido, os microrganismos do ar entravam imediatamente, alcançavam o material fermentável e proliferavam. Pasteur concluiu que a vida não poderia originar-se em ausência de organismos previamente existentes e de seus elementos reprodutivos, como ovos e esporos. Ao anunciar seus resultados para a Academia Francesa, Pasteur proclamou: "A doutrina da geração espontânea jamais se recuperará desse golpe mortal."

Todos os organismos compartilham um ancestral comum, mais provavelmente, uma população de microrganismos que viveram há aproximadamente 4 bilhões de anos foi o mais antigo ancestral comum universal (*last universal common ancestor* – LUCA) da vida na Terra. Esse ancestral comum, por sua vez, foi o produto da existência, por um longo período, de uma montagem pré-biótica de material não vivo, inclusive moléculas orgânicas e água, organizado em unidades autorreplicantes. Todos os organismos retêm uma composição química fundamental herdada do seu antigo ancestral comum.

De acordo com o modelo do *big-bang*, o universo, originado de uma bola de fogo primitiva, está se expandindo e esfriando desde o seu começo há 10 ou 20 bilhões de anos. O Sol e os planetas foram formados há, aproximadamente, 4,6 bilhões de anos, a partir de uma nuvem esférica de poeira cósmica e gases. A nuvem colapsou, sob a influência de sua própria gravidade, formando um disco rotatório. O material da parte central desse disco liberava energia gravitacional como radiação, enquanto se condensava para formar o Sol. A pressão da radiação para fora impediu um colapso da nébula sobre o Sol. O material que permaneceu em volta esfriou e, finalmente, produziu os planetas, inclusive a Terra (Figura 2.1).

O bioquímico russo Alexander I. Oparin e o biólogo britânico J. B. S. Haldane, durante a década de 1920, propuseram, em trabalhos independentes, que a vida se originara na Terra, após um período inconcebivelmente longo de "evolução molecular abiogênica". Em vez de argumentar que os primeiros organismos vivos originaram-se miraculosamente todos de uma vez, uma ideia que desencorajava a inquirição científica, Oparin e Haldane argumentaram que a forma de vida mais simples apareceu gradualmente pela montagem progressiva de pequenas moléculas em moléculas orgânicas mais complexas. As moléculas autorreplicáveis seriam produzidas, vindo finalmente a formar conjuntos de microrganismos vivos.

ÁGUA E VIDA

A origem e a manutenção da vida na Terra dependem fundamentalmente da água. A água é o mais abundante de todos os compostos nas células, compreendendo 60 a 90% da maioria dos organismos vivos. Apresenta várias propriedades extraordinárias que explicam o seu papel essencial nos sistemas vivos e sua origem. As pontes de hidrogênio que se formam entre as moléculas de água são a razão subjacente dessas propriedades (Figura 2.2).

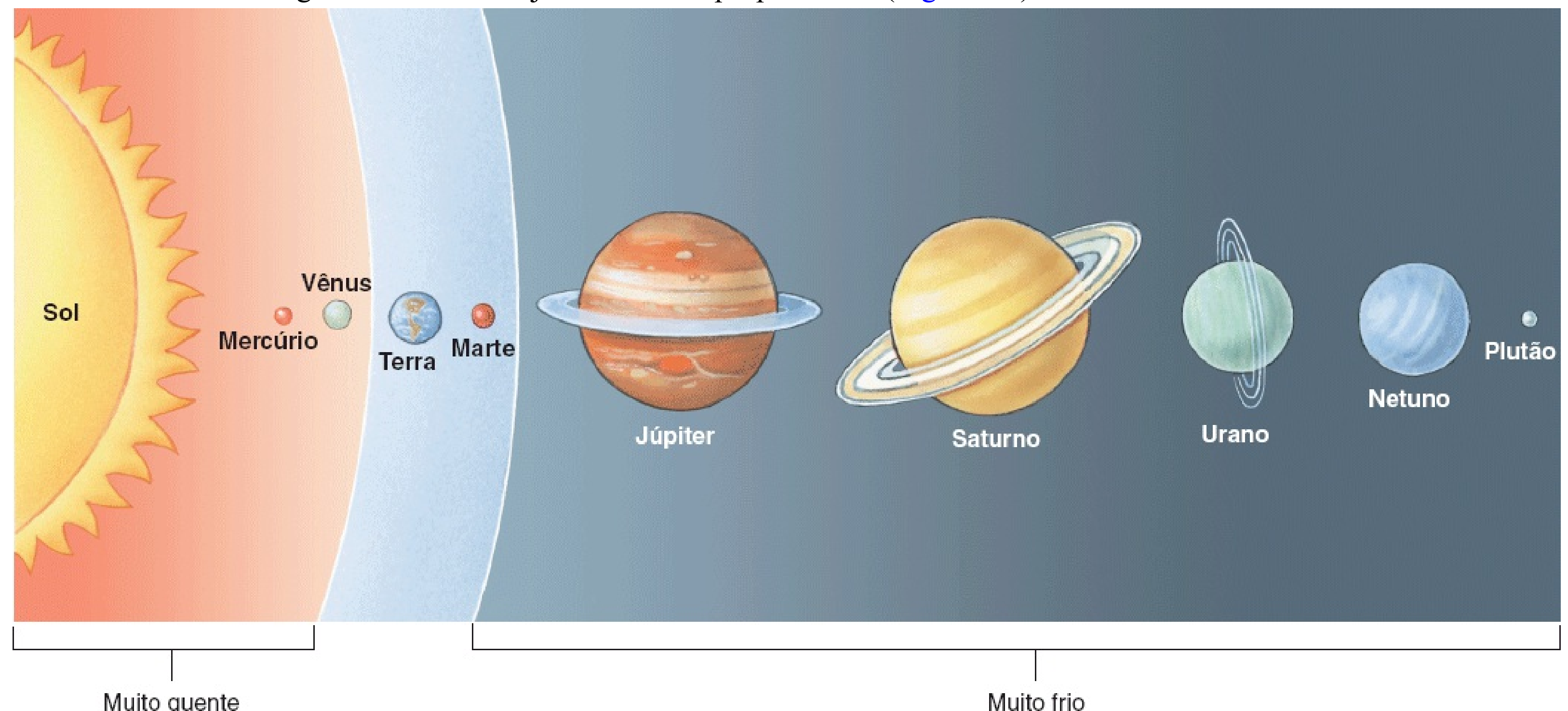


Figura 2.1 Sistema solar mostrando o estreito intervalo de temperatura condizente com a vida.

A água tem uma **capacidade de calor específico alta**: necessita-se 1 caloria* para elevar a temperatura de 1 g de água em 1°C, uma capacidade térmica superior a qualquer outro líquido, exceto a amônia. Grande parte dessa energia térmica é usada para romper algumas pontes de hidrogênio, aumentar a energia cinética (movimento molecular), e, em consequência, a

temperatura da água. Essa capacidade térmica elevada tem grande poder moderador das mudanças de temperatura no ambiente, protegendo dessa forma os organismos de flutuações térmicas extremas. A água também tem um **alto calor de ebulição**, necessitando mais de 500 calorias para converter 1 g de líquido em vapor de água. Todas as pontes de hidrogênio, entre a molécula de água e suas vizinhas, precisam ser rompidas antes que a molécula de água possa escapar da superfície e entrar no ar. Para os animais terrestres (e plantas), o resfriamento produzido pela evaporação da água é importante para expelir o excesso de calor.

Outra propriedade da água importante para a vida é seu **comportamento de densidade única** durante as mudanças de temperatura. Em geral, os líquidos tornam-se mais densos com o decréscimo da temperatura. A água, por sua vez, atinge a sua densidade máxima a 4°C, *enquanto ainda está no estado líquido*, tornando-se menos densa com a continuação do resfriamento (Figura 2.3). Dessa maneira, o gelo *flutua* em vez de afundar nos lagos. Se o gelo fosse mais denso que a água líquida, os corpos de água congelariam do fundo para a superfície no inverno, e poderiam não derreter completamente no verão. Tais condições limitariam severamente a vida aquática. As moléculas de água do gelo formam uma grade similar aos cristais, extensa e aberta (e assim menos densa), suportada pelas pontes de hidrogênio que conectam todas as moléculas. As moléculas nessa grade estão mais separadas e, portanto, menos densas do que na água líquida a 4°C.

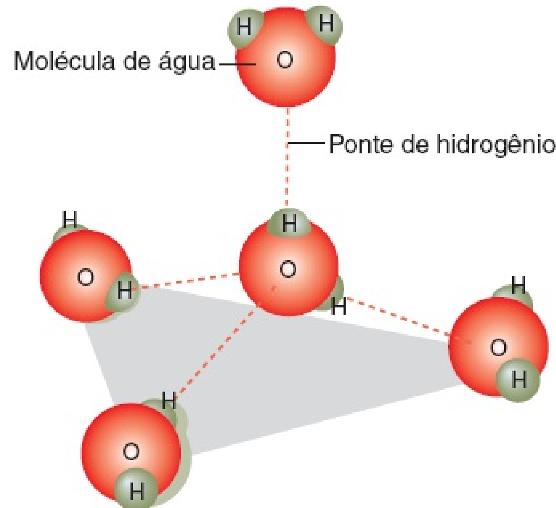


Figura 2.2 Geometria das moléculas de água. Cada molécula está ligada por pontes de hidrogênio (*linhas tracejadas*) a quatro outras moléculas. As linhas imaginárias unindo as moléculas como mostrado formam um tetraedro.

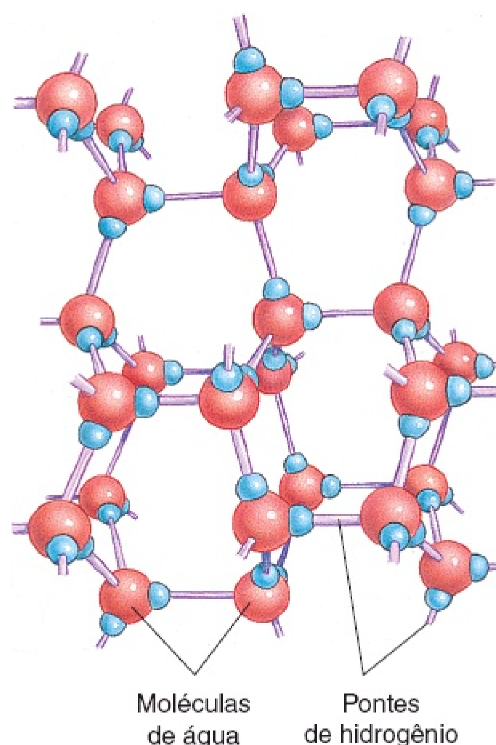


Figura 2.3 Quando a água congela a 0°C, as quatro cargas parciais de cada átomo na molécula interagem com

as cargas opostas dos átomos de outras moléculas de água. As pontes de hidrogênio entre todas as moléculas formam uma estrutura em rede cristalina, e as moléculas ficam mais afastadas (e, portanto, menos densas) do que a 4°C, quando algumas de suas moléculas não formam pontes de hidrogênio.

A água tem uma **alta tensão superficial**, excedendo a de todos os líquidos, exceto o mercúrio. As pontes de hidrogênio entre as moléculas produzem uma coesão que é importante para manter a forma e o movimento do protoplasma. A tensão superficial resultante cria um nicho ecológico (ver Capítulo 38) para insetos, como percevejos-d'água e besouros-d'água, que deslizam na superfície dos lagos (Figura 2.4). Apesar da sua tensão superficial alta, a água tem uma **baixa viscosidade**, que permite o movimento do sangue através de vasos capilares finíssimos e o do citoplasma no interior da célula.



Figura 2.4 Na interface ar-água, as moléculas de água são mantidas unidas por pontes de hidrogênio, criando uma elevada tensão superficial. Por isso, alguns insetos, como esse percevejo-d'água, podem literalmente andar sobre a água.

A água é um excelente **solvente.** Os sais dissolvem-se mais extensamente na água do que em qualquer outro solvente. A natureza dipolar da água produz essa propriedade, que faz as moléculas de água se orientarem ao redor das partículas carregadas dissolvidas. Por exemplo, quando cristais de NaCl dissolvem-se na água, os íons Na^+ e Cl^- separam-se (Figura 2.5). As zonas negativas dos dipolos da água atraem os íons Na^+, enquanto as positivas, os íons Cl^-. Essa orientação mantém os íons separados, promovendo a sua dissociação. Os solventes que não apresentam essa característica dipolar são menos efetivos em manter os íons separados. A ligação da água a moléculas dissolvidas de proteína é essencial para o funcionamento adequado delas.

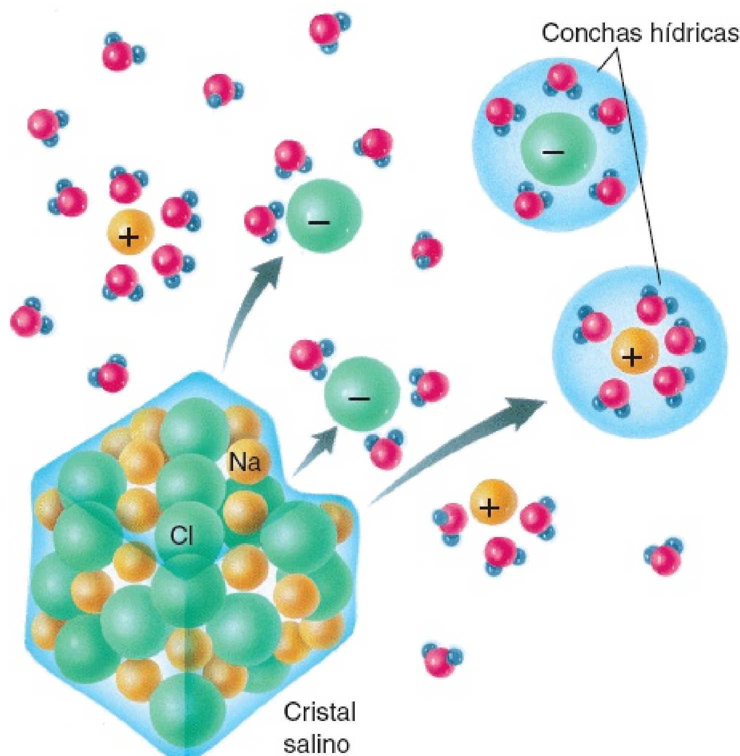
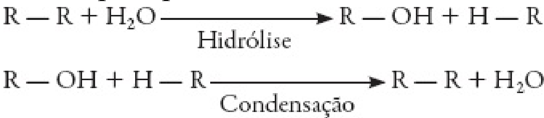


Figura 2.5 Quando um cristal de cloreto de sódio se dissolve na água, as extremidades negativas das moléculas dipolares da água rodeiam os íons Na^+, enquanto as positivas o fazem com relação aos íons de Cl^-. Os íons são

mantidos separados e não retornam à rede salina.

A água também participa de muitas reações químicas nos organismos vivos. Muitos compostos são quebrados em porções menores pela adição de uma molécula de água, um processo chamado **hidrólise.** De maneira similar, compostos longos podem ser sintetizados a partir de componentes menores pelo processo reverso da hidrólise, denominadas **reações de condensação.**



Uma vez que a água é um item crítico para o sustento da vida, a contínua procura por vida extraterrestre começa em geral pela busca de água. Planos para a ocupação humana da Lua dependem de encontrar água. Como dissemos, a NASA está noticiando que o gelo em duas crateras escuras próximas a dois polos da lua pode formar um "congelador lunar" para os futuros exploradores.

ESTRUTURA MOLECULAR ORGÂNICA DOS SISTEMAS VIVOS

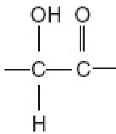
A evolução química no ambiente pré-biótico produziu compostos orgânicos simples que finalmente formaram os blocos de construção das células vivas. O termo "orgânico" refere-se amplamente aos compostos que contêm carbono. Muitos ainda contêm hidrogênio, oxigênio, nitrogênio, enxofre, fósforo, sais e outros elementos. O carbono tem uma grande habilidade de ligação a outros átomos de carbono, formando cadeias de tamanho e configuração variados. As combinações carbono/carbono introduzem a possibilidade de uma enorme variedade e complexidade na estrutura molecular. Os químicos identificaram mais de um milhão de compostos orgânicos.

Nós revisamos os tipos de moléculas orgânicas encontradas nos sistemas vivos e realizamos uma discussão aprofundada sobre suas origens na atmosfera redutora primitiva da Terra.

Carboidratos | A substância orgânica mais abundante da natureza

Os carboidratos são compostos de carbono, hidrogênio e oxigênio. Em geral, estão presentes nas moléculas na proporção 1 C: 2 H: 1 O e agrupados como H – C – OH. Os carboidratos funcionam no protoplasma principalmente como elementos estruturais e como uma fonte de energia química. A glicose é o mais importante desses carboidratos armazenadores de energia. Os exemplos mais familiares de carboidratos são os açúcares, amidos e a celulose (a estrutura lenhosa das plantas). A celulose ocorre na Terra em quantidades superiores a quaisquer outros materiais orgânicos combinados. Os carboidratos são sintetizados pelas plantas verdes a partir da água e do gás carbônico, com o auxílio da energia solar. Esse processo, chamado **fotossíntese**, é a reação da qual toda a vida depende, pois é o ponto inicial da formação dos alimentos.

Os carboidratos são habitualmente divididos em três classes: (1) **monossacarídios**, ou açúcares simples; (2) **dissacarídios**, ou açúcares duplos; e (3) **polissacarídios**, ou açúcares complexos. Açúcares simples são compostos de cadeias de carbono que contêm 4 carbonos (tetroses), 5 carbonos (pentoses) ou 6 carbonos (hexoses). Outros açúcares simples podem ter até 10 carbonos, mas esses não apresentam importância biológica. Os açúcares simples, como a glicose, a galactose e a frutose, apresentam um grupamento açúcar livre,



no qual o O com ligação dupla tanto pode estar combinado ao carbono terminal como ao não terminal de uma cadeia. A hexose **glicose** (também chamada dextrose) é particularmente importante para o mundo vivo. A glicose é frequentemente apresentada como uma cadeia reta (Figura 2.6A), mas na água tende a formar um composto cíclico (Figura 2.6B). O diagrama de "cadeira" (Figura 2.7) da glicose representa melhor a sua configuração verdadeira, mas todas as formas de glicose aqui representadas são quimicamente equivalentes. Outras hexoses de importância biológica incluem a galactose e a frutose, comparadas à glicose na Figura 2.8.

pH de Soluções Aquosas

Em água líquida pura (= água destilada), uma fração pequena das moléculas de água separa-se em íons hidrogênio (H^+) e hidroxila (OH^-); a concentração dos dois íons é de 10^{-7} moles/litro. Uma substância ácida, ao ser dissolvida na água, fornece íons H^+ para a solução, aumentando a sua concentração e causando um excesso

de íons H^+ sobre os íons OH^- na solução. Uma substância básica faz o inverso, contribui com íons OH^- para a solução, tornando-os mais comuns que os íons OH^+. O grau em que uma solução é ácida ou básica é crítico para a maioria dos processos celulares e requer quantificação e controle precisos; a estrutura e a função das proteínas dissolvidas, por exemplo, dependem fundamentalmente da concentração de H^+ na solução.

A escala de **pH** quantifica o grau em que a solução é ácida ou básica. O intervalo da escala vai de 0 a 14 e representa o crescimento inverso do logaritmo (base 10) da concentração de H^+ (em moles/litro) da solução. A água líquida pura, portanto, tem um pH de 7 (concentração de $H^+ = 10^{-7}$ moles/litros). Uma solução com pH = 6,0 tem uma concentração de H^+ 10 vezes maior do que a da água pura e é ácida, enquanto uma solução com pH = 8,0 tem uma concentração H^+ 10 vezes inferior à da água pura e é básica. Um concentrado fortemente ácido, como o ácido clorídrico (HCl, conhecido comercialmente como “ácido muriático”, usado para limpeza de alvenaria), tem uma concentração de H^+ de aproximadamente $1 = 10^0$ mol/litro, dando um pH de 0 (concentração de H^+ = 10.000.000 de vezes a da água pura). Uma base concentrada, como hidróxido de sódio (NaOH, usada comercialmente em compostos líquidos de limpeza), tem uma concentração de H^+ de aproximadamente 10^{-14} moles/litro, dando um pH de 14.

Um **tampão** é uma substância dissolvida (soluto) que faz a solução resistir às mudanças no pH porque remove os H^+ e OH^- adicionados da solução, ligando-se a eles e formando compostos. Dióxido de carbono dissolvido na forma de bicarbonato (HCO_3^-) é um tampão que ajuda a proteger o sangue humano (pH = 7,3 a 7,5) de mudanças no pH. Os íons H^+ são removidos da solução quando reagem com os íons bicarbonato para formar ácido carbônico, que então se dissocia em dióxido de carbono e água. O excesso de dióxido de carbono é removido durante a respiração (Capítulo 31). Íons OH^- são removidos da solução formando-se bicarbonato e íons hidrogênio, quando ocorre a reação reversa. O excesso de íons bicarbonato é secretado na urina (Capítulo 30), e os íons hidrogênio servem para aumentar o pH do sangue de volta aos níveis normais. Problemas graves de saúde podem ocorrer se o pH do sangue cair para 7,0 ou subir para 7,8.

Os dissacarídios são açúcares duplos formados pela ligação entre dois açúcares simples. Um exemplo é a maltose (açúcar de malte), composto de duas moléculas de glicose. Como mostrado na Figura 2.9, as duas moléculas de glicose estão unidas pela remoção de uma molécula de água, causando o compartilhamento de um átomo de oxigênio pelos dois açúcares. Todos os dissacarídios são formados dessa maneira. Dois outros dissacarídios comuns são a sacarose (açúcar comum ou de cana), formado pela união da glicose com a frutose, e a lactose (açúcar do leite), composto de glicose e galactose.

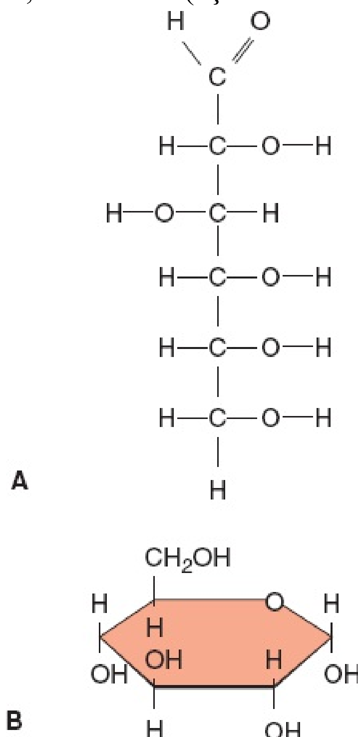


Figura 2.6 Duas maneiras de representar a fórmula estrutural do açúcar simples glicose. Em **A,** os átomos de carbono são mostrados na forma de uma cadeia aberta. Quando dissolvida em água, a glicose tende a assumir uma forma de anel como em **B.** Os átomos de carbono localizados em cada volta do anel não são normalmente mostrados.

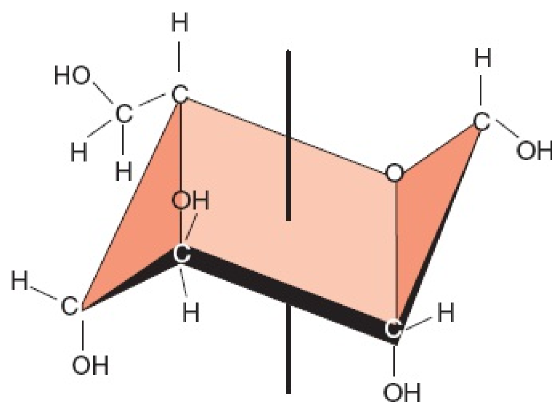


Figura 2.7 Representação de "cadeira" de uma molécula de glicose.

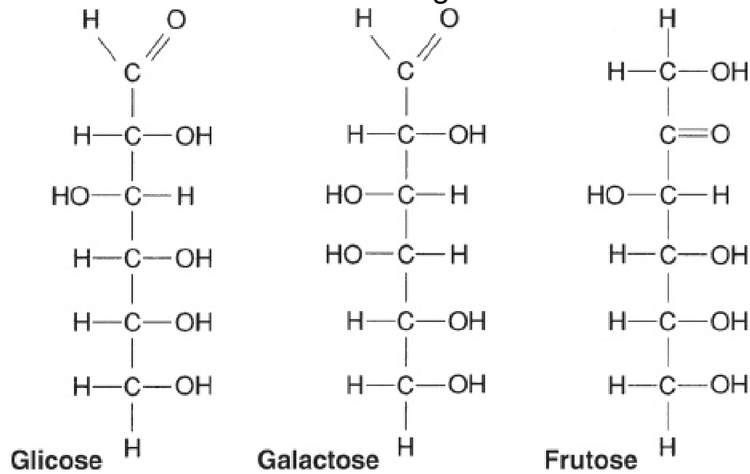


Figura 2.8 Estas três hexoses são os monossacarídios mais comuns.

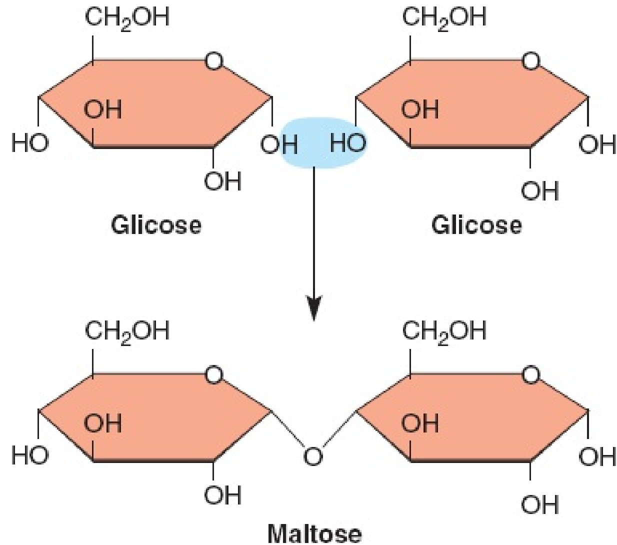


Figura 2.9 Formação de um açúcar duplo (dissacarídio maltose) a partir de duas moléculas de glicose, com a remoção de uma molécula de água.

Os polissacarídios são compostos de muitas moléculas de açúcares simples (habitualmente a glicose) unidas em cadeias longas chamadas polímeros. A sua fórmula empírica é frequentemente escrita como $(C_6 H_{10}O_5)_n$, em que *n* designa o número de subunidades de açúcares simples no polímero. O amido é um polímero comum no qual a maioria das plantas armazena o açúcar e é um alimento importante para os animais. A **quitina** é um importante polissacarídio estrutural no exoesqueleto de insetos e outros artrópodes (Capítulo 19). O **glicogênio** é um polímero importante para estocar açúcares entre os animais. É armazenado principalmente no fígado e nas células musculares dos vertebrados. Quando necessário, o glicogênio é convertido em glicose e levado pelo sangue aos tecidos. Um outro polímero é a **celulose**, o principal carboidrato estrutural das plantas.

Lipídios | Estoque de combustível e material de construção

Os lipídios são gorduras e substâncias similares. Eles são moléculas de polaridade baixa; consequentemente, são virtualmente insolúveis em água, mas solúveis em solventes orgânicos, como a acetona e o éter. Os três grupos principais de lipídios são os triglicerídios, os fosfolipídios e os esteroides.

Triglicerídios

Os triglicerídios ou gorduras verdadeiras são o principal combustível dos animais. As gorduras armazenadas são derivadas diretamente das gorduras da dieta ou indiretamente dos carboidratos da dieta, que são convertidos em gordura para armazenagem. As gorduras são oxidadas e liberadas na corrente sanguínea para atender à demanda dos tecidos, especialmente a dos músculos em atividade.

Os triglicerídios contêm glicerol e três moléculas de ácidos graxos. Os triglicerídios, portanto, são ésteres, uma combinação de um álcool (glicerol) e um ácido. Os ácidos graxos dos triglicerídios são simplesmente ácidos monocarboxílicos de cadeia longa; variam em tamanho, mas quase sempre apresentam cadeias com 14 a 24 carbonos. A produção de uma gordura típica pela união de glicerol e ácido esteárico é mostrada na Figura 2.10A. Nessa reação, três moléculas de ácidos graxos uniram-se aos grupos OH do glicerol para formar a estearina mais três moléculas de água.

Em sua maioria, os triglicerídios contêm dois ou três ácidos graxos diferentes unidos ao glicerol, e apresentam nomes muito longos, como miristol, esterol e glicerol (Figura 2.10B). Os ácidos graxos nesse triglicerídio estão **saturados;** cada carbono da cadeia está unido a dois átomos de hidrogênio. As gorduras saturadas são mais comuns em animais do que em plantas e, em geral, são sólidas à temperatura ambiente. Os **ácidos graxos insaturados,** típicos dos óleos vegetais, têm dois ou mais átomos de carbono unidos por ligações duplas: os carbonos não estão "saturados" com átomos de hidrogênio e podem se ligar a outros átomos. Os ácidos oleico e linoleico são dois ácidos graxos insaturados comuns (Figura 2.11). Gorduras vegetais, como o óleo de amendoim e o óleo de milho, tendem a permanecer líquidas em temperatura ambiente.

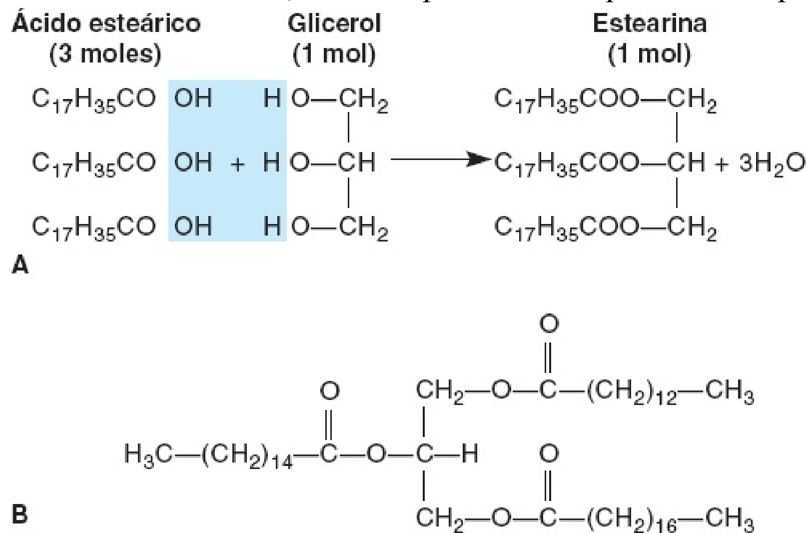
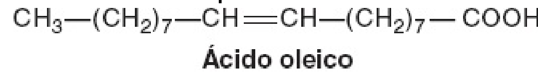


Figura 2.10 Gorduras neutras. **A.** Formação de uma gordura neutra a partir de três moléculas de ácido esteárico (um ácido graxo) e glicerol. **B.** Uma gordura neutra apresentando três ácidos graxos diferentes.



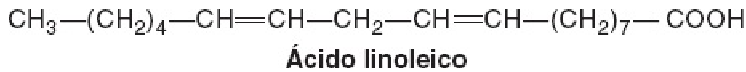


Figura 2.11 Ácidos graxos insaturados. O ácido oleico tem uma ligação dupla, e o ácido linoleico tem duas ligações duplas. O restante dos dois ácidos é saturado.

Fosfolipídios

Os fosfolipídios são componentes importantes da organização molecular dos tecidos, especialmente das membranas, ao contrário das gorduras, que são combustíveis e não desempenham função estrutural nas células. Assemelham-se aos triglicerídios na estrutura, diferindo por apresentarem um dos ácidos graxos substituído por ácido fosfórico e uma base orgânica. Um exemplo é a lecitina, um fosfolipídio importante da membrana dos nervos (Figura 2.12). Pelo fato de o grupo fosfato dos fosfolipídios ser eletricamente carregado, polarizado e portanto solúvel em água, e o restante da molécula ser apolar, os fosfolipídios podem ser uma ponte entre dois ambientes e unir moléculas solúveis em água, como as proteínas aos materiais insolúveis em água.

O termo **anfifílico** descreve compostos como os fosfolipídios, que são polares e solúveis em água em uma extremidade e não polares na outra. Experimentos em laboratório mostram que esses compostos apresentam uma tendência natural a unirem-

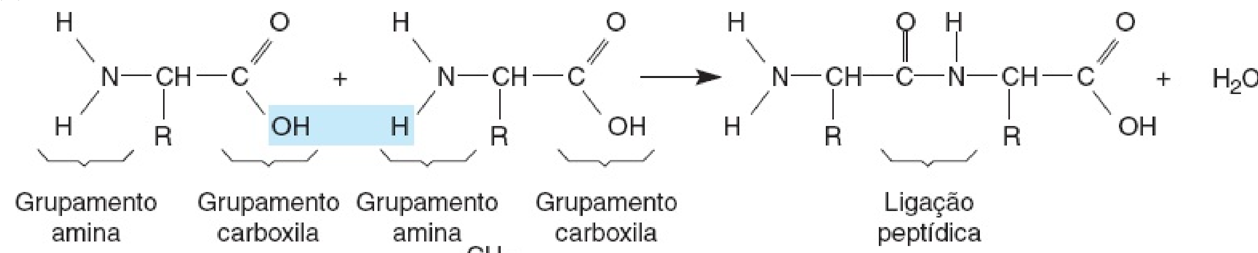
se em membranas semipermeáveis.

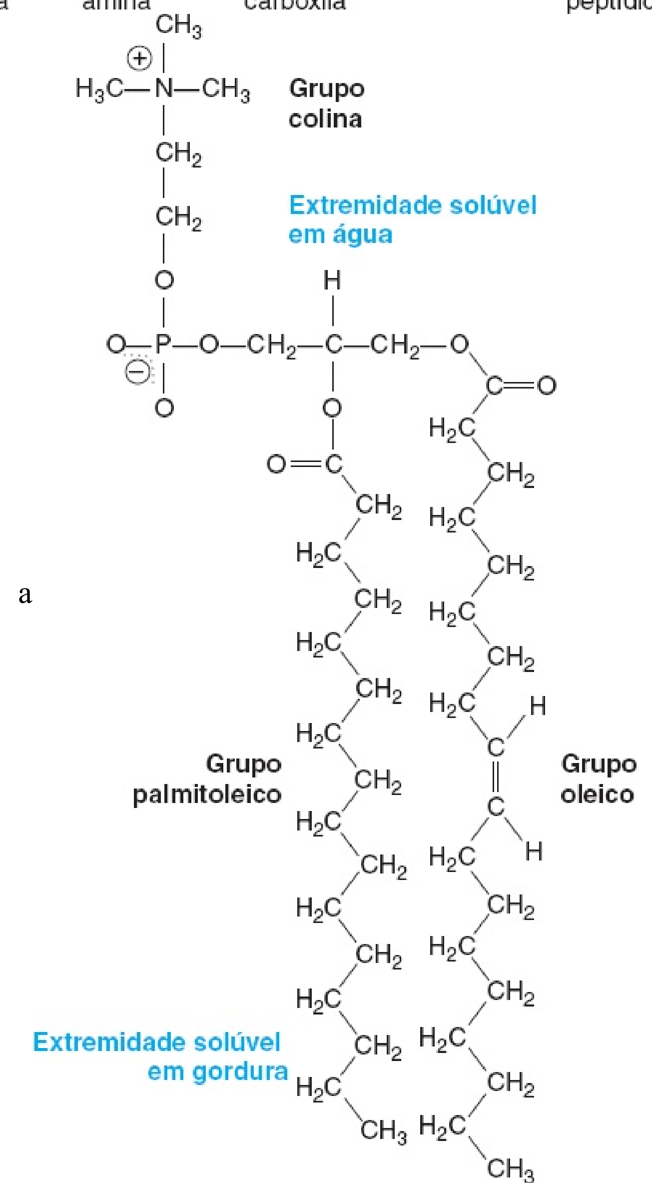
Esteroides

Os esteroides são alcoóis complexos. Embora estruturalmente diferentes das gorduras, apresentam propriedades similares, incluindo baixa polaridade. Os esteroides são um grande grupo de moléculas biologicamente importantes, como o colesterol (Figura 2.13), a vitamina D3, muitos hormônios adrenocorticais e os hormônios sexuais.

Aminoácidos e proteínas

As proteínas são moléculas grandes e complexas compostas de 20 tipos de aminoácidos (Figura 2.14). Os aminoácidos estão unidos por **ligações peptídicas** para formar polímeros longos, em forma de cadeia. Na formação de uma ligação peptídica, o grupo carboxila de um aminoácido liga-se ao grupo amina de outro, por uma ligação covalente, com eliminação de água, como mostrado aqui:





a

Figura 2.12 Lecitina (fosfatidilcolina): um fosfolipídio importante nas membranas dos nervos.

A combinação de dois aminoácidos por uma ligação peptídica forma um dipeptídio com um grupamento amina livre em uma extremidade e um grupamento carboxila livre na outra; assim, os aminoácidos adicionais podem ser unidos para produzir uma cadeia longa. Os 20 tipos diferentes de aminoácidos podem estar dispostos em uma imensa variedade de sequências de até várias centenas de unidades de aminoácidos, o que determina a grande diversidade de proteínas encontradas nos seres

vivos.

Uma proteína não é apenas uma longa cadeia de aminoácidos, mas uma molécula altamente organizada. Por conveniência, os bioquímicos reconhecem quatro níveis de organização proteica, chamadas de estruturas primária, secundária, terciária e quaternária.

A **estrutura primária** de uma proteína constitui a sequência de aminoácidos que compõe a cadeia polipeptídica. As ligações entre os aminoácidos de uma cadeia podem formar somente um número limitado de ângulos estáveis; por isso, os padrões estruturais assumidos pelas cadeias tendem a se repetir. Os ângulos formados pelas ligações fazem emergir a **estrutura secundária**, como em **alfa-hélice**, na qual a molécula realiza voltas na direção dos ponteiros de um relógio, como um parafuso (Figura 2.15). As espirais das cadeias são estabilizadas por pontes de hidrogênio, habitualmente entre um átomo de hidrogênio de um aminoácido e o oxigênio da ligação peptídica de outro, de uma volta adjacente da hélice.

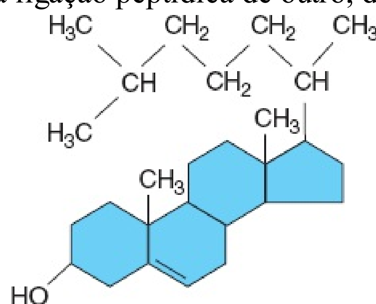
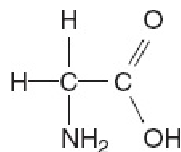
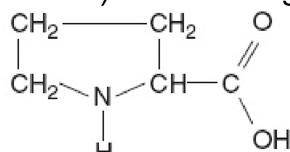
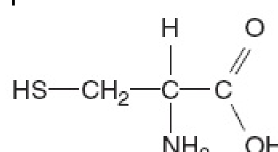
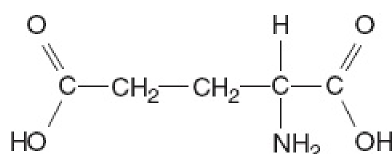


Figura 2.13 O colesterol é um esteroide. Todos os esteroides apresentam um esqueleto básico de quatro anéis (três anéis com 6 carbonos e um com 5 carbonos) com vários grupos unidos lateralmente.









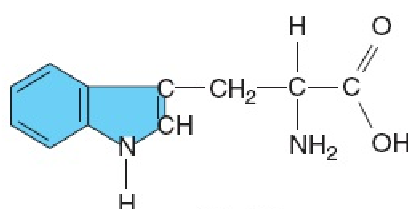


Figura 2.14 Cinco dos 20 tipos de aminoácidos.

As configurações em espiral e outras formadas pela cadeia polipeptídica curvam-se e dobram-se, dando à proteína uma configuração complexa, ainda que estável e tridimensional, reconhecida como **estrutura terciária** (Figura 2.15). As ligações químicas entre pares de aminoácidos em partes diferentes da cadeia polipeptídica estabilizam a estrutura terciária. Essas ligações se formam entre "grupos vizinhos", partes do aminoácido não envolvidas em ligações peptídicas. Um exemplo é a **ligação dissulfeto**, uma ligação covalente entre átomos de enxofre em dois aminoácidos cisteína que ficam lado a lado pelas dobras das cadeias peptídicas. Também estabilizam a estrutura terciária pontes de hidrogênio, ligações iônicas e ligações hidrofóbicas.

O termo **estrutura quaternária** descreve as proteínas com mais de uma cadeia polipeptídica. Um exemplo é a hemoglobina (substância transportadora do oxigênio no sangue) dos vertebrados com mandíbula, composta de quatro subunidades polipeptídicas unidas em uma única molécula de proteína (Figura 2.15).

As proteínas realizam muitas funções nos organismos vivos. Elas servem como esqueleto para o protoplasma e formam muitos componentes celulares. Muitas proteínas funcionam como **enzimas**, os catalisadores biológicos necessários a quase todas as reações químicas no corpo. As enzimas diminuem a quantidade de energia de ativação necessária para reações químicas específicas e permitem a ocorrência de processos vitais a temperaturas moderadas em vez de exigir temperaturas

altas. Elas controlam as reações pelas quais o alimento é digerido, absorvido e metabolizado. Promovem a síntese de materiais estruturais para o crescimento e reposição dos materiais perdidos pelo desgaste do corpo. Determinam, ainda, a liberação de energia usada na respiração, crescimento, contração muscular, atividades físicas e mentais e muitas outras atividades. A ação das enzimas é descrita no Capítulo 4.

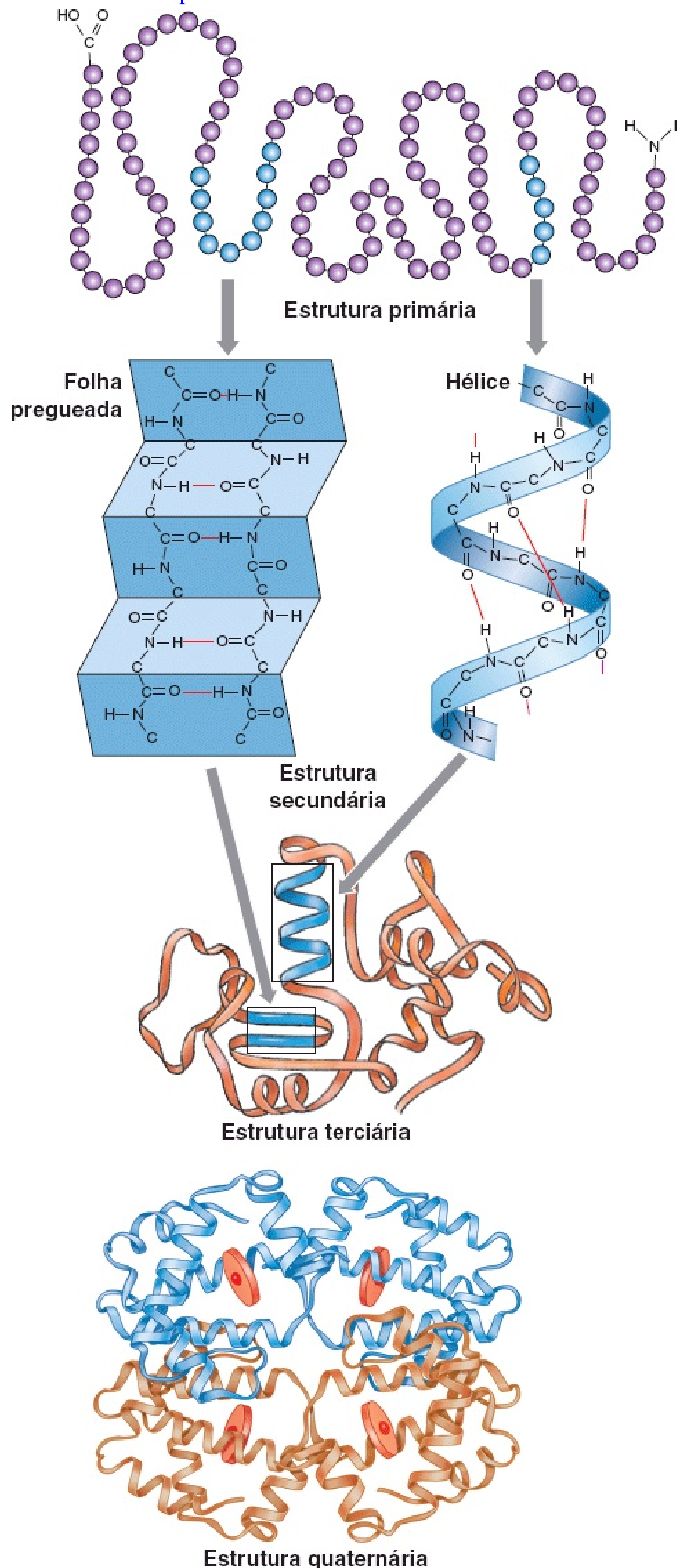


Figura 2.15 Estrutura das proteínas. A sequência de aminoácidos de uma proteína (*estrutura primária*) favorece a formação de pontes de hidrogênio entre aminoácidos vizinhos, produzindo voltas e dobras (*estrutura

secundária). Curvaturas e hélices fazem a cadeia dobrar-se sobre si mesma de maneira complexa (*estrutura terciária*). Em algumas proteínas, cadeias polipeptídicas individuais unem-se para formar uma molécula funcional composta por várias subunidades (*estrutura quaternária*). A estrutura quaternária mostrada é aquela da hemoglobina, que abrange dois polipeptídios alfa (azul) e dois polipetídeos beta (marrom), cada um dos quais se ligam à molécula heme (vermelho).

Um **príon** é uma partícula proteica infecciosa na qual uma proteína do organismo hospedeiro é torcida em uma estrutura tridimensional anormal. Após a infecção, o príon faz com que as cópias normais da proteína do hospedeiro sejam redobradas em uma forma anormal com resultados patológicos. Na doença da vaca louca, uma infecção por príon danifica gravemente os tecidos cerebrais e é fatal. As doenças neurológicas fatais associadas a príons transmissíveis ocorrem também em pessoas (p. ex., o kuru) e em ovelhas e cabras (*scrapie*).

Ácidos nucleicos

Os ácidos nucleicos são moléculas poliméricas complexas cuja sequência de bases nitrogenadas codifica a informação genética necessária à herança biológica. Eles armazenam as ordens para a síntese das enzimas e outras proteínas, sendo as únicas moléculas (com o auxílio de enzimas específicas) capazes de autorreplicação. Os dois tipos de ácidos nucleicos presentes nas células são o **ácido desoxirribonucleico (DNA)** e o **ácido ribonucleico (RNA).** Eles são polímeros de unidades que se repetem, denominados **nucleotídios**, formados por um açúcar, uma base nitrogenada e um grupo fosfato. Além do seu papel nos ácidos nucleicos, os nucleotídios têm um importante papel como transportadores de energia química no metabolismo celular (Capítulo 4). Por ser a estrutura dos ácidos nucleicos vital para o mecanismo da herança e da síntese de proteínas, informações detalhadas sobre os ácidos nucleicos são apresentadas no Capítulo 5.

EVOLUÇÃO QUÍMICA

Haldane e Oparin propuseram que a atmosfera terrestre primitiva consistia em compostos simples como água, dióxido de carbono, hidrogênio molecular, metano e amônia, mas não tinha o gás oxigênio (O_2, também chamado de “oxigênio molecular”). A natureza dessa atmosfera primitiva é crucial para o entendimento da origem da vida. Os compostos orgânicos formadores dos organismos vivos não podem ser sintetizados fora das células, nem são estáveis em presença de oxigênio molecular, que é abundante na atmosfera atual. A melhor evidência indica que a atmosfera primitiva continha apenas traços de oxigênio molecular. Essa atmosfera inicial era, portanto, redutora, consistindo primariamente em moléculas nas quais o hidrogênio excede o oxigênio; por exemplo, o metano (CH_4) e a amônia (NH_3) são compostos totalmente reduzidos. Esses compostos são chamados de redutores porque tendem a doar elétrons a outros compostos, “reduzindo-os” dessa maneira (Capítulo 4). Durante esse período, a Terra foi bombardeada por enormes cometas e meteoritos (100 km de diâmetro), gerando calor que continuamente vaporizou a água do mar.

Essa atmosfera redutora conduziu à síntese pré-biótica, indutora dos primórdios da vida, embora totalmente imprópria aos organismos hoje existentes. Haldane e Oparin propuseram que a radiação ultravioleta dessa mistura gasosa causou a formação de muitas substâncias orgânicas, como os açúcares e os aminoácidos. Haldane propôs que as moléculas orgânicas iniciais se acumularam nos oceanos primitivos para formar uma “sopa quente diluída”. A associação entre carboidratos, proteínas e ácidos nucleicos nesse caldo primordial pode ter acontecido para formar as primeiras estruturas capazes de guiar sua própria replicação.

Os compostos gasosos simples presentes na atmosfera primitiva, quando misturados com metano e amônia em sistema de vidro fechado e à temperatura ambiente, nunca reagem quimicamente entre si. Uma fonte contínua de **energia livre,** suficiente para superar as barreiras de ativação de reações, precisa ser fornecida para produzir uma reação química. A luz ultravioleta do Sol deve ter sido intensa sobre a Terra primitiva, antes da acumulação do oxigênio atmosférico; o ozônio, uma forma com três átomos de oxigênio, existente nas camadas superiores da atmosfera, atualmente impede que a maior parte da radiação ultravioleta atinja a superfície terrestre. Descargas elétricas podem ter fornecido energia adicional para a evolução química. A quantidade total de energia elétrica liberada pelos relâmpagos é pequena, quando comparada à de energia solar, mas sua quase totalidade é efetiva na síntese de compostos orgânicos em uma atmosfera redutora. Um único relâmpago através de uma atmosfera redutora gera uma grande quantidade de matéria orgânica. Tempestades de trovões podem ter sido uma das mais importantes fontes de energia para a síntese orgânica.

A atividade vulcânica amplamente distribuída é outra fonte de energia possível para a consecução da síntese orgânica. Uma hipótese sustenta, por exemplo, que a vida não se originou na superfície da Terra, mas nas profundezas dos oceanos, ao redor ou mesmo no interior de **fontes hidrotermais** (Capítulo 37). As chaminés hidrotérmicas são fontes de calor submarino; formadas pela infiltração de água do mar em fendas do leito marinho até que a água atinja as proximidades do magma. A água é superaquecida e expelida violentamente, carregando grande quantidade de moléculas dissolvidas das rochas superaquecidas. Essas moléculas incluem o sulfeto de hidrogênio, metano, íons ferro e íons sulfeto. As chaminés hidrotérmicas foram descobertas em vários pontos dos oceanos profundos, e teriam sido muito abundantes nos primórdios do planeta. É interessante que muitas sulfobactérias e bactérias termofílicas crescem, atualmente, em fontes termais.

Síntese pré-biótica de moléculas orgânicas pequenas

A hipótese Oparin-Haldane, sobre a formação de compostos orgânicos característicos da vida de moléculas mais simples presentes no ambiente pré-biótico, estimulou a realização de trabalhos experimentais para testá-la. Em 1953, Stanley Miller e Harold Urey, em Chicago, obtiveram sucesso ao simularem as condições presumivelmente prevalentes na Terra primitiva. Miller construiu um aparelho destinado a circular uma mistura de metano, hidrogênio, amônia e água pela qual passava uma faísca elétrica (Figura 2.16). A água no frasco foi aquecida para produzir vapor que auxiliava a circulação dos gases. Os produtos formados, após a descarga elétrica (representando os relâmpagos), eram condensados no condensador e coletados no tubo em forma de U e no frasco pequeno (simulador do oceano).

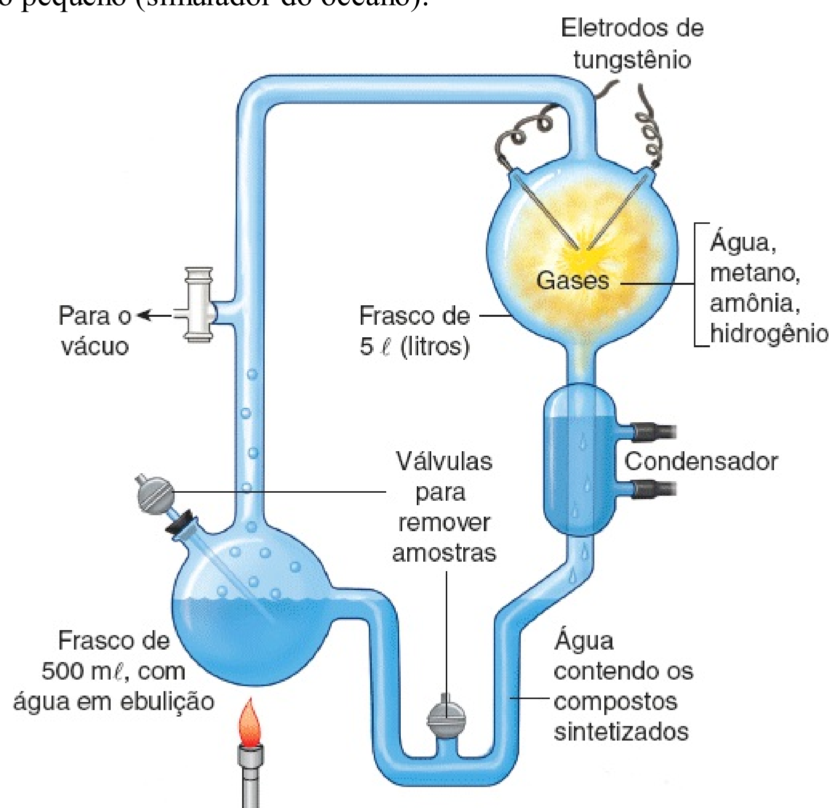




Figura 2.16 Dr. S. L. Miller, com uma réplica do aparato usado no seu experimento de 1953 sobre a síntese de aminoácidos obtida a partir de uma descarga elétrica através de uma atmosfera fortemente redutora.

Após uma semana de aplicação contínua de faíscas, aproximadamente 15% do carbono presente originalmente na “atmosfera reduzida” foi convertido em compostos orgânicos e coletado no “oceano”. A descoberta mais surpreendente foi a síntese de muitos compostos relacionados com a vida. Esses incluíram quatro aminoácidos comumente achados em proteínas, ureia e vários ácidos graxos simples. A natureza dessa síntese torna-se mais extraordinária quando consideramos a existência de milhares de compostos orgânicos conhecidos com estruturas não mais complexas do que a dos aminoácidos formados. A síntese de Miller ainda mostrou que a maioria dos relativamente poucos compostos formados era de compostos encontrados em organismos vivos. Esse resultado certamente não foi coincidência, sugerindo que a síntese pré-biótica na Terra primitiva pode ter ocorrido sob condições não muito diferentes das escolhidas por Miller para a simulação em laboratório.

Os experimentos de Miller foram criticados à luz da opinião corrente de que a atmosfera inicial da Terra era muito diferente da atmosfera fortemente redutora simulada por ele. Contudo, o trabalho de Miller estimulou muitos outros investigadores a repetir e ampliar o seu experimento. Os aminoácidos são sintetizados em várias misturas diferentes de gases, quando aquecidas (calor vulcânico), irradiadas com luz ultravioleta (radiação solar) ou submetidas a descargas elétricas (relâmpagos). As únicas condições necessárias à produção de aminoácidos consistiam em ser a mistura gasosa de natureza redutora e em haver exposição a uma fonte de energia violenta. Em outros experimentos, descargas elétricas foram passadas através de misturas de monóxido de carbono, nitrogênio e água, produzindo aminoácidos e bases nitrogenadas. Embora as taxas de reação sejam muito mais lentas do que nas atmosferas contendo metano e amônia e produzam uma comparação fraca, esses experimentos sustentam a hipótese de que primórdios químicos da vida podem ocorrer em atmosferas moderadamente redutoras. A necessidade da presença de metano e amônia, no entanto, originou proposições sobre a possibilidade da introdução dessas substâncias por cometas ou meteoritos, ou de sua síntese nas vizinhanças de chaminés hidrotérmicas.

Assim, os experimentos de muitos cientistas mostraram que moléculas intermediárias altamente reativas, como o ácido cianídrico, formaldeído e cianoacetileno, são formadas quando uma mistura de gases reduzida é submetida a uma descarga de energia violenta. Essas moléculas reagem com água, amônia ou nitrogênio para formar moléculas orgânicas mais complexas, incluindo aminoácidos, ácidos graxos, ureia, aldeídos, açúcares e bases nitrogenadas (purinas e pirimidinas), todos os tijolos necessários à síntese dos compostos orgânicos mais complexos da matéria viva. Evidências adicionais da síntese abiótica natural de aminoácidos surgiram do encontro de aminoácidos em meteoritos, como no meteorito Murchison que atingiu a Austrália em 1969.

Formação de polímeros

O próximo estágio na evolução química envolveu a união de aminoácidos, bases nitrogenadas e açúcares para produzir moléculas maiores, como as proteínas e ácidos nucleicos. Essas polimerizações são reações de condensação (desidratação), nas quais monômeros são unidos pela remoção de água (Capítulo 2). Tais sínteses não ocorrem com facilidade em soluções diluídas, porque o excesso de água tende a estimular reações direcionadas à decomposição (hidrólise). Em sistemas vivos, reações de condensação sempre ocorrem em um ambiente aquoso (celular) contendo enzimas apropriadas. Sem enzimas e energia suprida por ATP, as macromoléculas de sistemas vivos (proteínas e ácidos nucleicos) rapidamente se decompõem nos seus monômeros constituintes.

Nossa hipótese mais forte para a organização de polímeros biologicamente importantes é que eles ocorreram dentro dos limites de membranas semipermeáveis formadas por moléculas anfifílicas pequenas, com uma extremidade solúvel em água e outra que repele água. Reações catalisadas por superfícies de metal ou minerais produzem moléculas orgânicas anfifílicas. O trabalho de David Deamer e colegas mostra que membranas podem se autoformar a partir de misturas aquosas de anfifílicos orgânicos. Eles propuseram que o material extraterrestre caído na Terra primitiva foi uma fonte importante de tais compostos, comuns em meteoritos. Anfifílicos extraídos do meteorito Murchinson formam vesículas membranosas em soluções aquosas (Figura 2.17). Os ácidos graxos e alcoóis de cadeia longa que formam os componentes anfifílicos de membranas biológicas familiares ocorrem em meteoritos e foram sintetizados sob condições pré-bióticas simuladas. Assim, eles são possíveis componentes de membranas pré-bióticas.

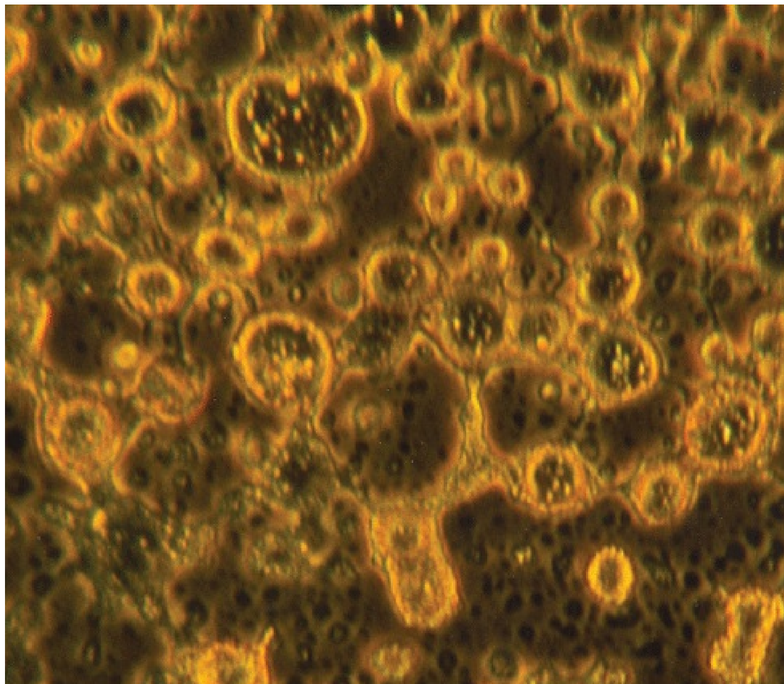


Figura 2.17 Micrografia que mostra as estruturas vesiculares membranosas formadas por moléculas anfifílicas extraídas do meteorito Murchison.

Em água líquida, moléculas anfifílicas pequenas podem associar-se espontaneamente através de interações hidrofóbicas organizando-se em membranas com uma ou duas camadas para formar vesículas ocas (Figura 2.17). As membranas semipermeáveis dessas vesículas concentram solutos no seu interior, proporcionando, portanto, condições que conduzem a síntese de desidratação de polímeros de aminoácidos ou nucleotídios por condensação. Tais vesículas internalizam e encapsulam moléculas de DNA de cadeia dupla em condições de laboratório.

Trabalhos iniciais de Sydney Fox mostraram que polipeptídios em soluções aquosas formam espontaneamente microesferas, as quais são similares em forma e tamanho às bactérias e podem proliferar por brotamento. Deamer e colegas contra-argumentam que vesículas formadas por ácidos graxos ou alcoóis de cadeias longas são um modelo melhor para as origens pré-celulares das membranas celulares do que o das microesferas proteinoides. Estas, aparentemente, não oferecem barreiras semipermeáveis necessárias à efetiva concentração de aminoácidos e nucleotídios para polimerização. As membranas semipermeáveis formadas a partir de ácidos graxos e alcoóis de cadeia longa fazem com que o interior de uma vesícula acumule aminoácidos e nucleotídios, promovendo a síntese de polipeptídios e ácidos nucleicos por desidratação.

ORIGEM DOS SISTEMAS VIVOS

O registro fóssil revela que a vida existia há 3,8 bilhões de anos. Portanto, a origem da forma de vida mais antiga pode ser estimada em aproximadamente 4 bilhões de anos. Os primeiros organismos vivos foram protocélulas, unidades autônomas delimitadas por membranas, com organização funcional complexa que permitia a atividade essencial de autorreprodução. Os sistemas químicos primitivos que descrevemos não apresentam essa propriedade essencial. O principal problema em entender a origem da vida é explicar como os sistemas químicos primitivos tornaram-se organizados em células vivas autônomas com autorreprodução.

Como vimos, uma longa evolução química na Terra primitiva produziu vários componentes moleculares das formas vivas. Em um estágio posterior de evolução, os ácidos nucleicos (DNA e RNA) começaram a se comportar como sistemas genéticos simples que dirigiram a síntese de proteínas, especialmente as enzimas. Entretanto, essa conclusão leva a um embaraçoso paradoxo do tipo galinha-ovo: (1) Como os ácidos nucleicos apareceram sem enzimas para sintetizá-los? (2) Como as enzimas poderiam ter evoluído sem ácidos nucleicos para codificar sua sequência de aminoácidos? Essas questões estão baseadas na aceitação do dogma de que apenas as proteínas poderiam atuar como enzimas. Uma evidência surpreendente, apresentada na década de 1980, indicou que o RNA, em alguns momentos, mostra atividade catalítica.

O RNA catalítico (ribozimas) pode mediar o processamento do RNA mensageiro (remoção de íntrons, Capítulo 5) e catalisar a formação de ligações peptídicas. Evidências vigorosas sugerem que a tradução do mRNA pelos ribossomos (Capítulo 5) não é catalisada por enzimas, mas pelo RNA do seu conteúdo.

Conclui-se que as primeiras enzimas e as primeiras moléculas com capacidade de autorreplicação poderiam ter sido RNA. Esse estágio está sendo chamado o “mundo RNA” pelos pesquisadores. O “mundo RNA” deve ter estado encapsulado por estruturas vesiculares membranosas possivelmente semelhantes às mostradas na Figura 2.17. Testar essa hipótese inclui organizar um conjunto de ribozimas funcionais no interior de vesículas membranosas em laboratório. As proteínas catalisadoras, contudo, têm várias vantagens importantes sobre o RNA, e o DNA é um veículo de informação genética mais estável do que o RNA; as primeiras protocélulas com enzimas proteicas e DNA devem ter sido mais estáveis do que as possuidoras só de RNA.

Uma vez atingido esse estágio de organização protocelular, a seleção natural (Capítulo 6) teria agido sobre esses sistemas primitivos autorreplicadores. Esse estágio foi crucial. Antes desse estágio, a biogênese foi moldada por condições ambientais favoráveis na Terra primitiva e pela natureza dos próprios elementos reagentes. Quando os sistemas com capacidade de autorreplicação passaram a responder às forças da seleção natural, eles começaram a evoluir. Os sistemas replicadores mais rápidos e mais bem-sucedidos foram favorecidos; dessa forma, replicadores mais eficientes evoluíram gradualmente. Seguiram-se a evolução do código genético e a síntese proteica completamente direcionada. O sistema agora atende aos requisitos para ser o ancestral comum de todos os organismos vivos.

Origem do metabolismo

As células vivas atuais são sistemas organizados com sequências complexas e altamente ordenadas de reações catalisadas por enzimas. Como se desenvolveu esse esquema metabólico enormemente complexo? A história exata dessa fase da evolução da vida é desconhecida. Apresentamos aqui um modelo da sequência de eventos mais simples que poderia explicar a origem das propriedades metabólicas observadas dos sistemas vivos.

Os organismos que podem sintetizar seu alimento a partir de fontes inorgânicas usando a luz ou outra fonte de energia são denominados **autótrofos** (Gr. *autos*, por si próprio, + *trophos,* alimento) (Figura 2.18). Os organismos sem essa habilidade precisam obter seus suprimentos de alimento diretamente do ambiente e são chamados de **heterótrofos** (Gr. *heteros,* diferente, + *trophos,* alimento). Os microrganismos iniciais postulados são às vezes chamados **heterótrofos primários**, pois dependiam de fontes ambientais para obter o seu alimento e existiram antes da evolução de quaisquer autótrofos. Eles foram provavelmente organismos anaeróbicos similares a bactérias do gênero *Clostridium*. Como a evolução química supriu quantidades generosas de nutrientes orgânicos na sopa pré-biótica, os organismos mais antigos não tinham que sintetizar seu próprio alimento.



Figura 2.18 Coala, um heterótrofo, comendo folhas de eucalipto, um autótrofo. A nutrição de todos os heterótrofos depende, direta ou indiretamente, dos autótrofos que capturam a energia do sol e sintetizam seus

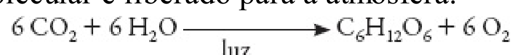
nutrientes.

Os autótrofos teriam tido uma vantagem seletiva imensa sobre os heterótrofos primários, em áreas onde os nutrientes orgânicos sofreram depleção. Mais provavelmente, a evolução dos organismos autótrofos exigiu a aquisição de atividades enzimáticas catalisadoras da conversão de moléculas inorgânicas em outras mais complexas como os carboidratos. As inúmeras enzimas do metabolismo celular apareceram quando as células começaram a utilizar proteínas em funções catalíticas.

Carl Woese contesta a visão tradicional de que os primeiros organismos eram heterótrofos primários. Ele pensa ser mais fácil visualizar as formas vivas primordiais como agregados moleculares associados a membranas que absorviam a luz visível e a convertiam com alguma eficiência em energia química. Assim, os primeiros organismos teriam sido autótrofos. Woese também sugere que o "metabolismo" inicial pode ter consistido em reações químicas numerosas catalisadas por cofatores não proteicos (substâncias necessárias ao funcionamento de muitas enzimas proteicas nas células vivas). Esses cofatores estariam associados a membranas.

Aparecimento da fotossíntese e do metabolismo oxidativo

A autotrofia evoluiu para a forma fotossintética que surgiu separadamente em vários grupos de bactérias evolutivamente distintos. Nas primeiras formas da fotossíntese bacteriana, os átomos de hidrogênio derivavam do sulfeto de hidrogênio ou gás hidrogênio. Mais tarde, as cianobactérias desenvolveram uma fotossíntese dependente da água, que foi transferida para um ancestral das plantas por endossimbiose (Capítulo 2). Na forma mais comum da fotossíntese, os átomos de hidrogênio, obtidos da água, reagem com dióxido de carbono retirado da atmosfera, para gerar açúcares e oxigênio molecular. A energia é armazenada na forma de ligações covalentes entre os átomos de carbono na molécula de açúcar. Os açúcares fornecem nutrição para o organismo, e o oxigênio molecular é liberado para a atmosfera.



$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{luz}]{} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Essa equação resume as muitas reações, atualmente conhecidas, do processo da fotossíntese. Indubitavelmente, essas reações não apareceram todas de uma vez, e outros compostos reduzidos, como o sulfeto de hidrogênio (H_2S), provavelmente foram as fontes iniciais de hidrogênio.

Gradualmente, o oxigênio produzido pela fotossíntese acumulou-se na atmosfera. Quando o oxigênio atmosférico atingiu aproximadamente 1% da sua concentração atual, o ozônio começou a acumular e a absorver radiação ultravioleta, restringindo muito, dessa maneira, a quantidade de luz ultravioleta que atingia a Terra. As terras e as águas superficiais foram então ocupadas pelos organismos fotossintéticos, aumentando a produção de oxigênio.

A acumulação do oxigênio atmosférico interferiria no metabolismo celular anaeróbico evoluído na atmosfera reduzida primitiva. Conforme a atmosfera vagarosamente acumulava o gás oxigênio (O_2), um novo e altamente eficiente tipo de metabolismo apareceu: o **metabolismo oxidativo (aeróbico).** Através do uso do oxigênio disponível como aceptor terminal de elétrons (Capítulo 4) e oxidação completa da glicose em dióxido de carbono e água, a maior parte da energia de ligação armazenada pela fotossíntese poderia ser recuperada. A maioria das formas vivas tornou-se completamente dependente do metabolismo oxidativo.

A nossa atmosfera atual é fortemente oxidante. Ela contém 78% de nitrogênio molecular, aproximadamente 21% de oxigênio livre, 1% de argônio e 0,03% de dióxido de carbono. Embora o tempo consumido na produção do oxigênio atmosférico seja muito debatido, a fonte mais importante de oxigênio é a fotossíntese. Quase todo o oxigênio atualmente produzido vem das cianobactérias (algas azul-esverdeadas), algas eucarióticas e plantas. Cada dia esses organismos combinam aproximadamente 400 milhões de toneladas de dióxido de carbono com 70 milhões de toneladas de hidrogênio para produzir 1,1 bilhão de toneladas de oxigênio. Os oceanos são a maior fonte de oxigênio. Quase todo o oxigênio produzido atualmente é consumido por organismos para respiração; do contrário, a quantidade de oxigênio na atmosfera dobraria em aproximadamente 3.000 anos. Como as cianobactérias fósseis pré-cambrianas assemelham-se às cianobactérias modernas, é razoável supor que o oxigênio que entrou na atmosfera primitiva veio de sua fotossíntese.

VIDA PRÉ-CAMBRIANA

O período Pré-Cambriano cobre o tempo geológico antes do início do período Cambriano, de 524 a 600 milhões de anos, aproximadamente. A maioria dos principais filos animais aparece nos registros fósseis nos poucos milhões de anos no início

do período Cambriano. Esse aparecimento tem sido denominado "Explosão do Cambriano", porque, antes desse período, a maioria dos depósitos fósseis não apresenta organismos unicelulares mais complexos do que bactérias unicelulares. Estudos moleculares comparativos (Capítulo 10) sugerem, atualmente, que a raridade dos fósseis pré-cambrianos pode representar fossilização pobre, em vez de ausência de diversidade animal nesse período. Não obstante, os animais apareceram relativamente tarde na história da vida na Terra. Quais foram as formas primitivas de vida geradoras da atmosfera oxidativa crítica para a evolução animal e da linhagem evolutiva da qual emergiriam os animais?

Procariotas e a era das cianobactérias (algas azul-esverdeadas)

Os primeiros organismos similares a bactérias proliferaram e geraram uma grande variedade de formas, algumas capazes de realizar fotossíntese. Destas evoluíram as **cianobactérias** produtoras de oxigênio, há aproximadamente 3 bilhões de anos.

As bacterias e as arqueas são denominadas **procariotas,** significando literalmente "antes do núcleo". Elas contêm uma única e longa molécula de DNA, não localizada em um núcleo circundado por membrana, mas em uma região nuclear, ou **nucleoide.** O seu DNA não está combinado com proteínas histonas e procariotas carecem de organelas com membranas como mitocôndrias, plastídios, aparelho de Golgi e retículo endoplasmático (ver Capítulo 3). Durante a divisão celular, o nucleoide divide-se e réplicas do DNA celular são distribuídas às células-filhas. Os procariotas não apresentam a organização e a divisão cromossômica (mitótica) vistas nos animais, fungos e plantas.

Carl Woese e seus colegas da Universidade de Illinois descobriram as diferenças evolutivas entre as bactérias (bactérias "verdadeiras") e as arqueobactérias, também chamadas Archaea (Capítulo 10). Embora os espécimes desses dois grupos, quando observados ao microscópio eletrônico, pareçam muito semelhantes, eles são bioquimicamente distintos. As arqueobactérias diferem fundamentalmente das bactérias quanto ao metabolismo celular e ausência de ácido murâmico nas paredes celulares, encontrado em todas as bactérias. A diferença mais notável entre os dois grupos emerge com o uso de uma das mais novas e poderosas ferramentas disponível aos evolucionistas, o sequenciamento dos ácidos nucleicos (Capítulo 2). Woese descobriu que as arqueobactérias diferem fundamentalmente das bactérias na sequência de bases do RNA ribossômico (Capítulo 5). Woese considera as arqueobactérias tão distintas das verdadeiras bactérias que elas deveriam ser consideradas como um domínio taxonômico separado, Archaea.

Os dados fósseis indicam que as cianobactérias produtoras de oxigênio passaram a ser encontradas com mais frequência nos oceanos há aproximadamente 2,5 bilhões de anos, fazendo com que a atmosfera se tornasse mais oxigenada nos 100 milhões de anos seguintes. O oxigênio reage com a água para produzir substâncias cáusticas, como superóxido e peróxido de hidrogênio, os quais pressionam as tolerâncias ecológicas das formas vivas existentes, incluindo muitas cianobactérias responsáveis pela produção de oxigênio molecular. Vários nomes concorrentes descrevem a destruição maciça de formas vivas resultante da intoxicação por oxigênio, as quais serão substituídas por outras adaptadas a um ambiente oxigenado; são eles: revolução do oxigênio, catástrofe do oxigênio, crise do oxigênio e grande evento de oxigenação (GOE). Um produto importante da evolução em uma atmosfera oxigenada foi a célula eucariótica, cujo metabolismo normalmente depende da reação de compostos orgânicos com oxigênio molecular.

O aparecimento dos eucariotas

Os **eucariotas** ("núcleo verdadeiro"; Figura 2.19) apresentam células com um núcleo circundado por membrana contendo **cromossomos** compostos de **cromatina.** Os constituintes da cromatina dos eucariotas incluem proteínas chamadas **histonas** e RNA, além do DNA. Algumas proteínas não histônicas estão associadas ao DNA dos procariotas e aos cromossomos dos eucariotas. Os eucariotas são geralmente maiores do que os procariotas e contêm muito mais DNA. A sua divisão celular em geral ocorre por alguma forma de mitose (Capítulo 3). No interior das células estão numerosas organelas com membranas, incluindo mitocôndrias, nas quais estão armazenadas as enzimas para o metabolismo oxidativo. Os eucariotas incluem os animais, os fungos, as plantas e numerosas formas unicelulares conhecidas como "protozoários" ou "protistas". A evidência fóssil sugere que os eucariotas unicelulares apareceram há pelo menos 1,5 bilhão de anos (Figura 2.20).

O sequenciamento molecular emergiu como uma abordagem muito bem-sucedida para a compreensão das genealogias ancestrais das formas de vida. As sequências de nucleotídios do DNA dos genes de um organismo são um registro das relações evolutivas, pois cada gene atual é uma cópia evoluída de outro existente há milhões, e mesmo bilhões, de anos. Os genes alteram-se por mutações ao longo do tempo, mas persistem, em geral, vestígios do gene original. Com

técnicas modernas pode-se determinar a sequência de nucleotídios em uma molécula inteira de DNA ou em pequenos fragmentos da molécula. Quando genes correspondentes são comparados entre dois organismos diferentes, a extensão em que os genes diferem pode ser correlacionada com o tempo transcorrido desde que os dois organismos divergiram de um ancestral comum. Comparações similares podem ser feitas com o RNA e as proteínas. Esses métodos também permitem aos cientistas sintetizar genes e proteínas que existiram há longo tempo e medir as propriedades bioquímicas de proteínas extintas.

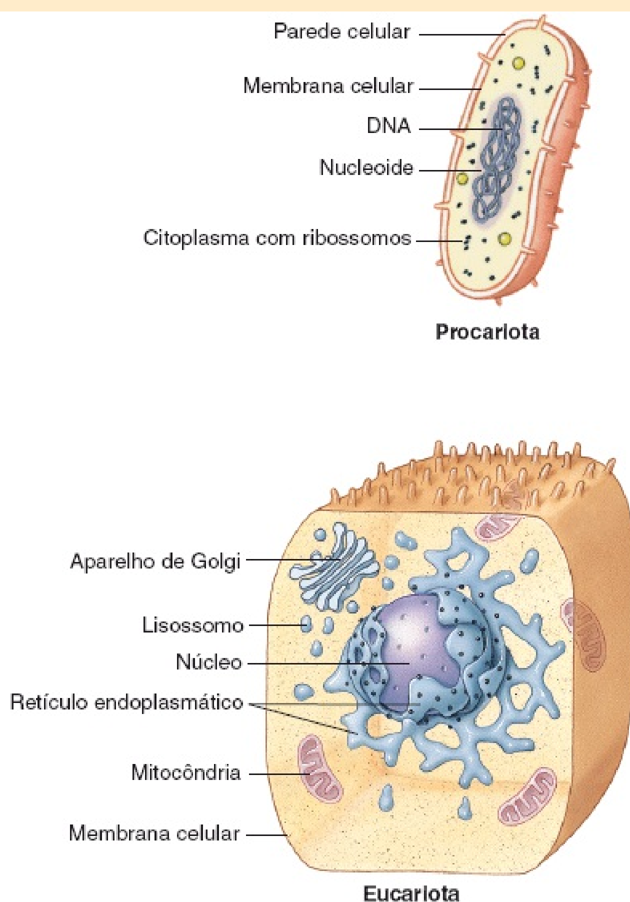


Figura 2.19 Comparação entre células procarióticas e eucarióticas. O tamanho das células procarióticas é de aproximadamente 10% daquele das eucarióticas.

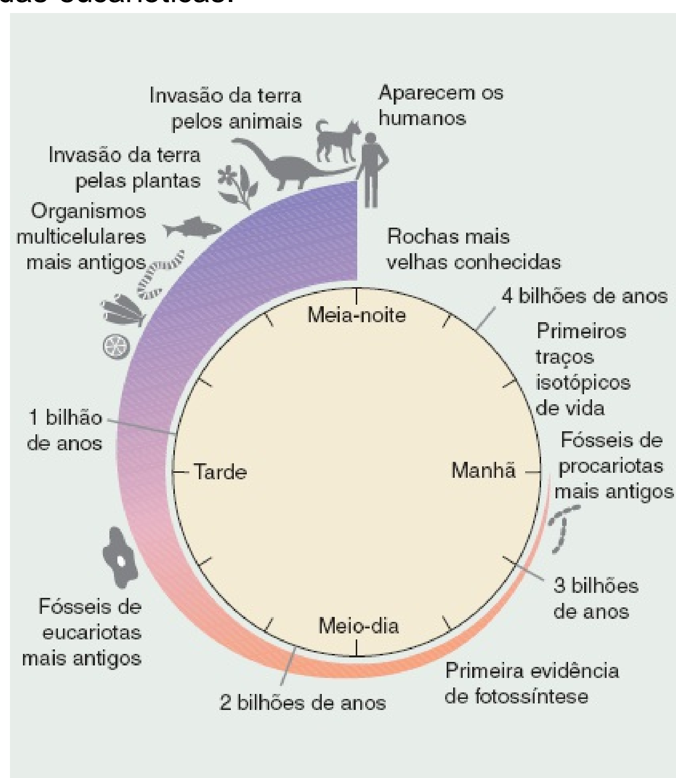


Figura 2.20 O relógio do tempo biológico. Há 1 bilhão de segundos, era o ano de 1977, e a maioria dos estudantes que estão usando este texto não havia nascido. Há 1 bilhão de minutos, o Império Romano atingia o

seu zênite. Há 1 bilhão de horas, os homens de Neandertal estavam vivos. Há 1 bilhão de dias, os primeiros hominídeos bípedes andaram sobre a Terra. Há 1 bilhão de meses, os dinossauros estavam no clímax de sua dispersão. Há 1 bilhão de anos, nenhum animal caminhava sobre a face da Terra.

Uma vez que a complexidade da organização dos eucariotas é muito maior do que a dos procariotas, é difícil a visualização do processo pelo qual um eucariota possa ter surgido de qualquer eucariota conhecido. A bióloga americana Lynn Margulis (Figura 2.21) e outros propuseram que os eucariotas não apareceram de um único procariota, mas foram derivados de uma **simbiose** ("vida conjunta") de dois ou mais tipos de bactérias. As mitocôndrias e os plastídios (organelas fotossintéticas encontradas apenas em células vegetais) contêm, cada um, o seu próprio DNA (além daquele do núcleo da célula), o qual tem algumas características procarióticas.



Figura 2.21 Dra. Lynn Margulis, cuja teoria endossimbiótica das origens das mitocôndrias e dos cloroplastos é fortemente apoiada por estudos de evolução molecular.

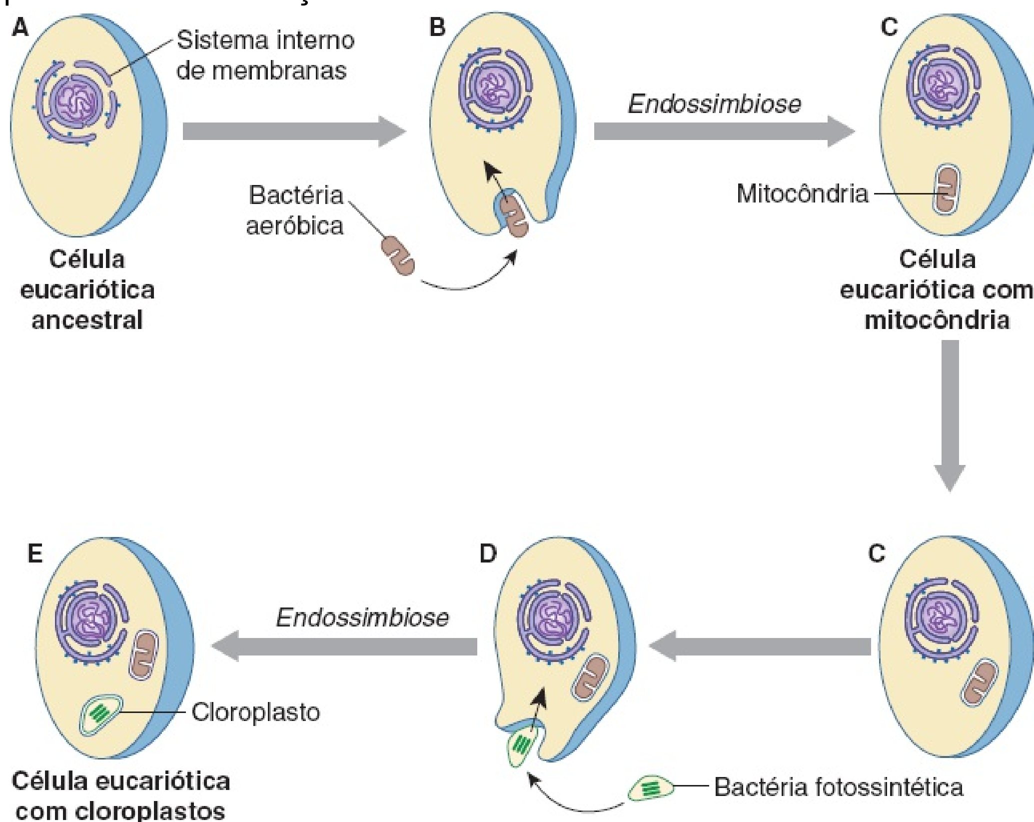


Figura 2.22 Diagrama esquemático da origem das organelas das células eucarióticas. **A.** Uma célula ancestral

derivada de uma célula procariótica precursora com a evolução de um sistema interno de membranas, incluindo uma membrana nuclear ao redor do material genômico. **B.** Célula da parte A engolfa uma bactéria aeróbica de maneira ameboide (Capítulo 11). **C.** A endossimbiose da célula hospedeira e a bactéria aeróbica transformam esta última em mitocôndrias. **D.** Uma célula com mitocôndrias engolfa uma cianobactéria fotossintetizante. **E.** A endossimbiose estável transforma a bactéria fotossintetizante em um cloroplasto. As etapas D e E pertencem somente aos eucariotas unicelulares fotossintetizantes (ver Capítulo 11) e às plantas. Os estágios A, B e D são condições hipotéticas não observadas hoje em dia. As células eucarióticas vivas que não dispõem de organelas, como a *Giardia*, parecem descender da condição C seguida da perda das mitocôndrias; seus genomas nucleares retêm traços dos genes cujos produtos têm uma função mitocondrial em outros eucariotas.

Os núcleos, os plastídios e as mitocôndrias contêm genes codificadores de RNA ribossômico. As comparações entre as sequências de bases desses genes mostram que os DNAs nucleares, dos plastídios e mitocondriais representam linhagens evolutivas distintas. O DNA dos plastídios e das mitocôndrias está mais próximo do DNA das bactérias do que do DNA nuclear eucariótico na sua história evolutiva (Capítulo 10). Os plastídios estão evolutivamente mais próximos das cianobactérias, e as mitocôndrias, de outro grupo de bactérias (*Rickketsia*), consistente com a hipótese simbiótica das origens eucarióticas. As mitocôndrias contêm as enzimas do metabolismo oxidante, e os plastídios realizam a fotossíntese (um plastídio com clorofila é um cloroplasto). É fácil ver como uma célula hospedeira capaz de acomodar tais hóspedes no seu citoplasma teria obtido um sucesso evolutivo enorme.

A teoria endossimbiótica propõe que uma população ancestral às células eucarióticas derivou-se e era similar a bactérias **anaeróbicas** (desprovidas de metabolismo oxidativo) e evoluiu um núcleo e outras membranas intracelulares (Figura 2.22) por meio de invaginações da membrana. Células dessas populações adquiriram, por ingestão ou parasitismo, bactérias aeróbicas desprovidas de digestão e que vieram a residir no citoplasma da célula hospedeira (Figura 2.22). A bactéria aeróbica endossimbiótica teria metabolizado o oxigênio, que é tóxico para o seu hospedeiro anaeróbico, e este deve ter dado aos residentes aeróbicos alimento e proteção física. Essa relação mutuamente benéfica produziu seleção para as células hospedeiras e seus residentes evoluírem de maneira a tornar suas relações permanentes. Entre os resultados evolutivos dessa seleção deveriam estar a compactação dos residentes endossimbióticos aeróbicos e a perda de genes cujas funções seriam redundantes com aquelas do genoma nuclear do hospedeiro (ou o reverso).

Os dados obtidos para testar esse mecanismo proposto mostram que suas condições são razoáveis. O registro fóssil mostra que bactérias aeróbicas e anaeróbicas estavam bem estabelecidas por volta de 2,5 bilhões de anos atrás e que as células contendo núcleo e membranas internas apareceram pela primeira vez nesse período de tempo. Algumas formas anaeróbicas, nucleadas, sem mitocôndrias, estão vivas atualmente, incluindo o parasito humano *Giardia intestinalis*, embora representem provavelmente descendentes de linhagens que, inicialmente, tinham mitocôndrias e as perderam em vez de linhagens cujos ancestrais jamais as apresentaram. Há evidências de células eucarióticas contendo mitocôndrias datadas de aproximadamente 1,2 bilhão de anos. Foram introduzidas experimentalmente bactérias em eucariotas unicelulares e propagadas como uma unidade simbiótica por muitas gerações. Tais experimentos mostraram ainda que a célula hospedeira pode se tornar dependente das bactérias residentes por proteínas cujas funções eram desempenhadas originalmente pelas populações hospedeiras, antes da endossimbiose experimental.

Além de sustentar que as mitocôndrias e plastídios originaram-se de bactérias simbiontes, Lynn Margulis argumenta que o flagelo, os cílios (estruturas de locomoção) e mesmo o fuso mitótico dos eucariotas originaram-se de uma bactéria do tipo espiroqueta. De fato, ela sugeriu que essa associação (espiroqueta e sua nova célula hospedeira) tornou a evolução da mitose possível. As evidências oferecidas por Margulis de que as organelas são parceiras originais de uma célula ancestral são atualmente aceitas pela maioria dos biólogos. Essa junção de organismos díspares para produzir evolutivamente novas formas é chamada de simbiogênese.

Os primeiros eucariotas foram sem dúvida unicelulares e muitos foram autótrofos fotossintéticos. Algumas dessas formas perderam sua habilidade fotossintética e tornaram-se heterótrofos, alimentando-se de autótrofos e de procariotas. Conforme as cianobactérias começaram a ser colhidas, a sua densa vegetação filamentosa diminuiu, dando espaço a outros organismos.

Apareceram carnívoros que comiam herbívoros. Logo se estabeleceu um ecossistema equilibrado de carnívoros, herbívoros e de produtores primários. Os herbívoros, comendo os autótrofos, liberaram espaço, encorajando uma diversidade maior de produtores, o que, por seu turno, estimulou a evolução de consumidores novos e mais especializados. Desenvolveu-se uma pirâmide ecológica com os carnívoros no topo da cadeia alimentar (Capítulo 38).

A explosão da atividade evolutiva que se seguiu ao fim do Pré-cambriano e início do Cambriano não tem precedentes. Alguns investigadores aventam a hipótese de que a explicação para a "explosão cambriana" repousa na acumulação de oxigênio na atmosfera em um nível limiar crítico. Animais maiores, multicelulares, exigiam a eficiência aumentada do metabolismo oxidativo; concentrações limitadas de oxigênio não poderiam ter sustentado esses padrões.

Resumo

Os organismos vivos mostram uma notável uniformidade nos seus constituintes químicos e metabolismo, refletindo a sua descendência comum de um ancestral antigo.

A aparição da vida na Terra não ocorreria sem água, o componente primário das células vivas. A estrutura única da água e sua capacidade de formar pontes de hidrogênio entre moléculas de água adjacentes são responsáveis por suas propriedades especiais: solvência, capacidade calorífica elevada, ponto de ebulição, tensão superficial e estado sólido com densidade inferior àquela do estado líquido.

A vida também depende, de maneira crucial, da química do carbono. O carbono é especialmente versátil em se ligar consigo mesmo e com outros átomos e é o único elemento capaz de formar as moléculas longas encontradas nos organismos vivos. Os carboidratos são compostos primariamente de carbono, hidrogênio e oxigênio agrupados como H–C–OH. Os carboidratos mais simples são os açúcares, atuando como fontes imediatas de energia nos sistemas vivos. Os monossacarídios, ou açúcares simples, podem se ligar para formar dissacarídios ou polissacarídios, servindo como formas de armazenamento de açúcar, ou realizar função estrutural. Os lipídios constituem outra classe de moléculas longas que apresentam cadeias de compostos de carbono; as gorduras ocorrem principalmente como triglicerídios, fosfolipídios e esteroides. As proteínas são moléculas longas compostas de aminoácidos unidos por ligações peptídicas. Muitas proteínas funcionam como enzimas que catalisam reações biológicas. Cada tipo de proteína tem uma estrutura primária, secundária, terciária e, frequentemente, uma quaternária, decisiva para o seu funcionamento. Os ácidos nucleicos são polímeros de unidades nucleotídicas compostas de um açúcar, uma base nitrogenada e um grupo fosfato. Eles contêm o material da herança e funcionam na síntese de proteínas.

Os experimentos de Louis Pasteur, na década de 1860, convenceram os cientistas de que os organismos não se originavam de matéria inorgânica. Cerca de 60 anos mais tarde, A. I. Oparin e J. B. S. Haldane proporcionaram uma explicação para a pergunta: Como um ancestral comum a todas as formas vivas poderia ter surgido de matéria não viva há quase 4 bilhões de anos? A origem da vida aconteceu após um longo período de "evolução molecular abiogênica" sobre a Terra, quando moléculas orgânicas acumularam-se lentamente em uma "sopa primordial". A atmosfera da Terra era redutora, com pouco ou nenhum oxigênio livre presente. A radiação ultravioleta, descargas elétricas de relâmpagos ou energia de fontes hidrotermais poderiam ter provido energia para a formação inicial das moléculas orgânicas. Stanley Miller e Harold Urey demonstraram a plausibilidade da hipótese de Oparin-Haldane por meio de experimentos simples, mas engenhosos. A concentração de reagentes necessária para a síntese inicial de moléculas orgânicas possivelmente ocorreu no interior de vesículas formadas pela agregação de moléculas de ácidos graxos e alcoóis de cadeia longa em membranas pré-celulares. Provavelmente, o RNA foi a biomolécula primordial realizadora das funções de codificação da informação e catálise. Quando sistemas com capacidade de autorreplicação estabeleceram-se, a evolução provavelmente aumentou a sua diversidade e complexidade por seleção natural.

Supõe-se que os primeiros organismos foram primariamente heterótrofos, vivendo da energia armazenada em moléculas dissolvidas na sopa primordial. A evolução posterior produziu organismos autotróficos, capazes de sintetizar os seus próprios nutrientes orgânicos (carboidratos) a partir de materiais inorgânicos. Os autótrofos são mais protegidos contra uma depleção de compostos orgânicos do ambiente do que os heterótrofos. O oxigênio molecular começou a se acumular na atmosfera como um produto final da fotossíntese, processo autotrófico sintetizador de açúcares e oxigênio pela reação entre água e dióxido de carbono. As cianobactérias aparentemente foram as primeiras responsáveis pela geração de oxigênio atmosférico no início da

história da vida. O acúmulo de oxigênio atmosférico gerou uma transformação na biota da terra. Intoxicou muitas formas suscetíveis e favoreceu outras que, se não pudessem absorver o oxigênio, podiam, pelo menos, tolerá-lo. O metabolismo aeróbico deu origem às células eucarióticas.

As arqueas e as bactérias não têm organelas nem núcleo rodeados por membranas no seu citoplasma. O termo "procariota" é usado tradicionalmente para designar esse grau de organização celular, mas os "procariotas" não formam um grupo monofilético.

Os eucariotas aparentemente surgiram de uniões simbióticas de dois ou mais tipos de procariotas. O material genético (DNA) dos eucariotas ocorre em um núcleo cercado por membrana, bem como nas mitocôndrias e alguns plastídios. Estas últimas organelas assemelham-se a bactérias, e o seu DNA está mais relacionado com o de certas bactérias do que com o dos genomas nucleares eucarióticos.

Questões de revisão

1. Explique as propriedades da água apresentadas a seguir e diga como elas são conferidas pela natureza bipolar da molécula de água: calor específico alto; calor de vaporização elevado; comportamento único da densidade; tensão superficial alta; capacidade de ser um bom solvente para íons de sais.
2. Qual era a composição da atmosfera da Terra quando da origem da vida, e como ela diferia da atmosfera atual?
3. Revisando os experimentos de Miller e Urey descritos neste capítulo, explique quais fases correspondem a: observações, hipótese, dedução, previsão, dados e controle (o método científico está descrito no Capítulo 1).
4. Explique o significado dos experimentos de Miller-Urey.
5. Cite três prováveis fontes energéticas alimentadoras das reações formadoras de compostos orgânicos na Terra primitiva.
6. Qual mecanismo poderia ter concentrado moléculas orgânicas no interior de uma membrana semipermeável no mundo pré-biótico de maneira que poderiam ocorrer reações de polimerização?
7. Cite dois carboidratos simples, dois de reserva e um carboidrato estrutural.
8. Compare lipídios e carboidratos e enumere diferenças características entre suas estruturas moleculares.
9. Explique as diferenças entre as estruturas primária, secundária, terciária e quaternária de uma proteína.
10. Quais são os ácidos nucleicos importantes em uma célula e de que unidades são eles construídos?
11. Estabeleça a distinção entre os seguintes termos: heterótrofo primário, autótrofo e heterótrofo secundário.
12. Qual é a origem do oxigênio na atmosfera atual e qual o seu significado metabólico para os organismos vivos contemporâneos?
13. Faça a distinção entre procariotas e eucariotas.
14. Descreva a visão de Margulis sobre a origem procariótica dos eucariotas.
15. O que foi a "explosão cambriana" e como você poderia explicá-la?

Para aprofundar seu raciocínio. Por que nosso conhecimento sobre a origem da vida será sempre mais especulativo do que o nosso conhecimento sobre a evolução da diversidade da vida subsequente?

Referências selecionadas

Berg, J. M., T. L. Tymoczko, and L. Stryer. 2007. Biochemistry, ed. 6. New York, W. H. Freeman. *Um livro didático atual e completo de bioquímica.*

Deamer, D., J. P. Dworkin, S. A. Sanford, M. P. Bernstein, and L. J. Allamandola. 2002. The first cell membranes. Astrobiology **2**:371-381. *Uma boa explicação de como as moléculas anfifílicas podem se unir às vesículas propostas como a origem das membranas celulares.*

Falkowski, P. G., and A. Knoll (eds.). 2007. Evolution of the Primary Producers in the Sea. Amsterdam, The Netherlands, Elsevier Academic Press. *Os capítulos abrangem as origens da fotossíntese do oxigênio, as origens das células eucarióticas e mitocôndrias.*

Fenchel, T. 2002. Origin and early evolution of life. Oxford, Oxford Univ. Press. *Uma revisão das teorias atuais da origem e primeira diversificação das formas vivas.*

Gesteland, R. F., and J. F. Atkins (eds.). 1999. The RNA world. Cold Spring Harbor, New York, Cold Spring Harbor

Laboratory Press. *Evidência de que houve um período no qual o RNA participava tanto da catálise quanto da transmissão de informações genéticas.*

Glansdorff, N., Y. Xu, and B. Labedan. 2008. The last universal common ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner. Biology Direct **3:**29. *Argumenta que o ancestral recente mais comum da vida foi uma comunidade de procariotas com um genoma de RNA.*

Kasting, J. F. 1993. Earth's early atmosphere. Science **259:**920-926. *A maioria das investigações concorda que havia pouco ou nada de oxigênio na atmosfera nos primórdios da Terra, ocorrendo um aumento significativo há cerca de 2 bilhões de anos.*

Lehninger, A. L., D. L. Nelson, and M. M. Cox. 2008. Lehninger principles of biochemistry, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Co. *Livro didático sobre bioquímica apresentado de forma clara e aperfeiçoada.*

Lodish, H., A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudira, D. Baltimore, and J. Darnell. 2008. Molecular cell biology, ed. 6. New York, W. H. Freeman & Co. *Tratamento completo; inicia-se com os princípios básicos, como energia, reações químicas, ligações, pH e biomoléculas e, a seguir, biologia molecular avançada.*

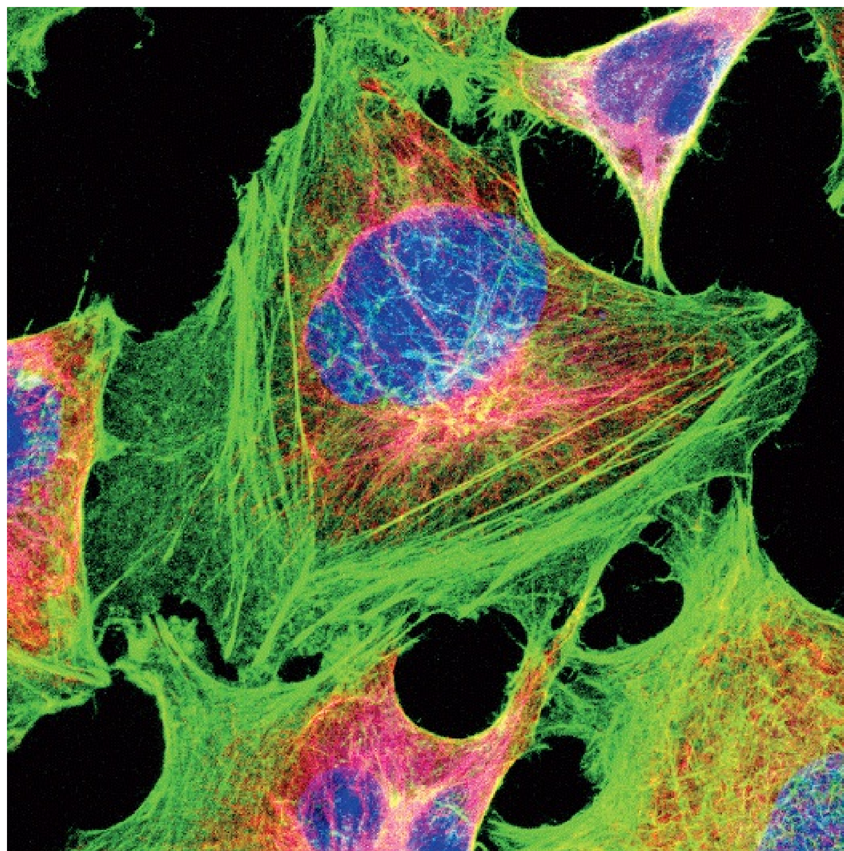
Margulis, L. 1998. Symbiotic planet: a new look at evolution. New York, Basic Books. *Uma discussão importante sobre simbiogênese na evolução.*

Morris, S. C. 1998. The crucible of creation: the Burgess shale and the rise of animals. Oxford, Oxford Univ. Press. *Um importante resumo que correlaciona a evidência molecular e fóssil.*

[*] Uma caloria é definida como a quantidade de calor necessária para aquecer 1 g de água de 14,5 a 15,5°C. Embora a caloria seja a unidade de calor tradicional e amplamente utilizada nas publicações e tabelas, ela não faz parte do Sistema Internacional de Unidades (o sistema SI) que utiliza o joule (J) como unidade de energia (1 cal = 4,184 J).

CAPÍTULO 3

Células como Unidades da Vida



A microscopia de fluorescência de fibroblastos em cultura revela detalhes celulares. Núcleo (azul), microfilamentos (verde) e microtúbulos (rosa).

O tecido da vida

É notável que as formas vivas, de amebas e algas unicelulares a baleias e sequoias gigantes, sejam constituídas por um único tipo de unidade de construção: as células. Todos os animais e plantas são compostos de células e produtos celulares. Novas células surgem da divisão de células preexistentes, e a atividade de um organismo multicelular como um todo é a soma das atividades e interações das células que o constituem. A teoria celular, proposta inicialmente por Schleiden e Schwann, é, dessa forma, outro dos grandes conceitos unificadores da biologia.

A energia que suporta virtualmente todas as atividades vitais flui da luz solar, capturada pelas plantas verdes e algas e transformada pela fotossíntese em energia de ligação química. Essa energia é uma forma de energia potencial que pode ser liberada quando a ligação é rompida e usada para realizar tarefas elétricas, mecânicas e osmóticas na célula. Finalmente, toda a energia é dissipada em calor de acordo com a segunda lei da termodinâmica, que estabelece que a natureza prossegue em direção a um estado de maior desordem molecular, ou entropia. Assim, o alto grau de organização molecular nas células vivas é atingido e mantido apenas enquanto essa organização é alimentada por energia. Ver Capítulo 4, ensaio de abertura.

Novas técnicas da microscopia de fluorescência revelam o tecido da vida celular com detalhes sem precedentes, conforme mostrado na fotografia.

CONCEITO DE CÉLULA

Há mais de 300 anos, o cientista inglês e inventor Robert Hooke, usando um microscópio composto primitivo, observou

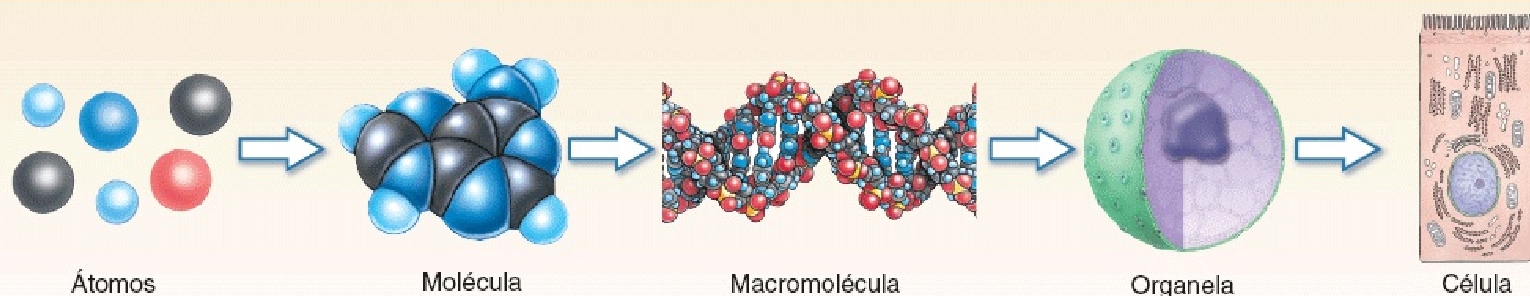
cavidades em forma de caixa em cortes de cortiça e folhas. Ele chamou esses compartimentos “pequenas caixas ou células”. Nos anos seguintes à primeira demonstração, por Hooke, dos poderes notáveis do microscópio ante a Sociedade Real de Londres, em 1663, os biólogos começaram a aprender, gradualmente, que células eram muito mais que recipientes simples preenchidos por “sucos”.

As células são o tecido da vida (Figura 3.1) e são estruturas complexas que formam as unidades básicas de todos os organismos vivos. Em organismos unicelulares, todas as funções vitais são desempenhadas entre os limites de um pacote microscópico. Em organismos multicelulares, como o do ser humano, as células interagem, cada qual executando seu papel especializado em uma associação organizada. Não há vida sem células. A ideia de que uma célula representa a estrutura básica e a unidade funcional da vida é um importante conceito unificador da biologia.

As células são pequenas e a maioria invisível a olho nu, com exceção de alguns ovos, as maiores células conhecidas (em volume). Consequentemente, nossa compreensão sobre as células acompanhou os avanços técnicos no poder de resolução dos microscópios. O microscopista holandês Antoni van Leeuwenhoek enviou cartas à Sociedade Real de Londres, contendo descrições detalhadas de numerosos organismos que ele observara usando lentes de alta qualidade construídas por ele próprio (1673-1723). No início do século 19, o projeto melhorado dos microscópios permitiu aos biólogos visualizar objetos de apenas 1 µm e criaram uma base para a **teoria celular** - que estabelece que todos os organismos vivos são compostos por células.

Matthias Schleiden, um botânico alemão, em 1838, anunciou que todos os tecidos vegetais eram compostos por células. Um ano depois, um de seus compatriotas, Theodor Schwann, descreveu células animais como semelhantes às células das plantas, uma compreensão atrasada por muito tempo porque as células animais são circundadas por uma membrana plasmática quase invisível em lugar de uma parede celular distinta, característica de células vegetais. Assim, credita-se a Schleiden e Schwann a teoria unificadora celular que guiou uma nova era de exploração produtiva em biologia celular. Um outro alemão, Rudolf Virchow, reconheceu que todas as células são provenientes de outras preexistentes (1858).

Em 1840, J. Purkinje introduziu o termo **protoplasma** para descrever o conteúdo celular. A princípio pensou-se que o protoplasma fosse uma mistura granular similar a um gel com propriedades vitais especiais; as células foram vistas como bolsas de uma sopa espessa contendo um núcleo. Depois, o interior das células ficou crescentemente mais visível conforme os microscópios, a técnica de cortes e a coloração de tecidos foram sendo melhorados. Em lugar de ser uma sopa granular uniforme, o interior de uma célula é composto de numerosas **organelas** celulares associadas a uma rede de membranas. Os componentes de uma célula são tão altamente organizados, estrutural e funcionalmente, que descrever seu conteúdo como “protoplasma” é o mesmo que descrever o conteúdo do motor de um automóvel como “autoplasma”.



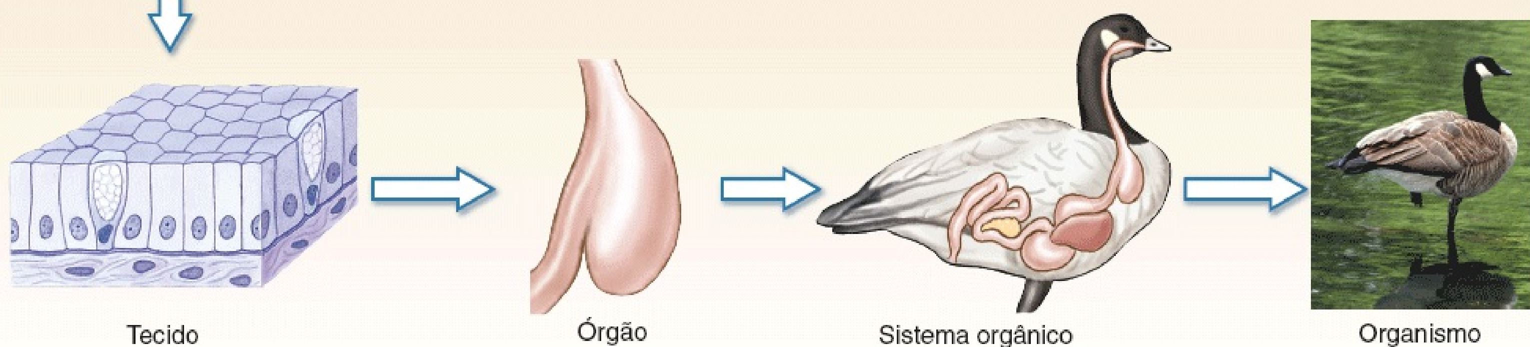


Figura 3.1 Organização biológica de átomos simples a organismos complexos. Os átomos de moléculas e macromoléculas associam-se em organelas no interior de cada célula. As células agrupam-se em tecidos, órgãos e sistemas orgânicos para formar um organismo multicelular complexo.

Como as células são estudadas

Os microscópios ópticos com todas as suas variações e modificações, nos últimos 300 anos, contribuíram mais para a investigação biológica do que qualquer outro instrumento. Eles continuam a contribuir mais de 50 anos depois da invenção do microscópio eletrônico. A microscopia eletrônica proporcionou uma vasta ampliação sobre nossa avaliação da organização celular interna, e modernas técnicas bioquímicas, imunológicas, físicas e moleculares contribuíram enormemente para nossa compreensão da estrutura e da função das células.

Os microscópios eletrônicos empregam magnetismo para dirigir um feixe de elétrons através da ou sobre a superfície de objetos examinados. O comprimento de onda do feixe de elétrons é aproximadamente 0,00001 do comprimento da luz branca ordinária, permitindo ampliações e resoluções muito maiores.

Na preparação para exame sob o microscópio eletrônico de transmissão, os espécimes são cortados em fatias extremamente finas (10 a 100 nm de espessura) e tratados com “corantes eletrônicos” (íons de elementos como ósmio, chumbo e urânio) para aumentar o contraste entre estruturas diferentes. Os elétrons passam através de um espécime, e as imagens são vistas em uma tela fluorescente e fotografadas (Figura 3.2).

Já os espécimes preparados para microscopia eletrônica de varredura não são cortados nem atravessados por elétrons. O espécime inteiro é bombardeado com material de alta densidade eletrônica, como ouro e platina, e bombardeado por elétrons, causando a reflexão de alguns elétrons e emissão de elétrons secundários. Uma imagem tridimensional aparente é registrada na fotografia. A capacidade de ampliação dos instrumentos de varredura não é tão grande quanto a dos microscópios de transmissão, mas muito foi aprendido com eles sobre as características da superfície de organismos e células, assim como sobre estruturas internas revestidas por membranas. Exemplos de eletromicrografia de varredura são mostrados nos Capítulos 7, 8 e 31.

Um nível ainda maior de resolução pode ser alcançado com cristalografia de raios X e espectroscopia de ressonância

magnética nuclear (RMN). Essas técnicas revelam a grande relação entre a forma das biomoléculas e a relação entre os átomos que as compõem. Ambas as técnicas exigem muito trabalho, mas a espectroscopia de RMN não requer a purificação e a cristalização da substância, e as moléculas podem ser observadas em solução.

Os avanços nas técnicas de estudo das células (citologia) não estão limitados às melhorias nos microscópios, mas incluem métodos novos de preparação de tecidos e coloração para estudo microscópico, bem como contribuições da bioquímica moderna e da biologia molecular. As células podem ser rompidas com a maioria das organelas permanecendo intacta e depois centrifugadas em um gradiente de densidade (Figura 3.3), e preparações relativamente puras de cada organela podem ser recuperadas. Assim, as funções bioquímicas de várias organelas podem ser estudadas separadamente.

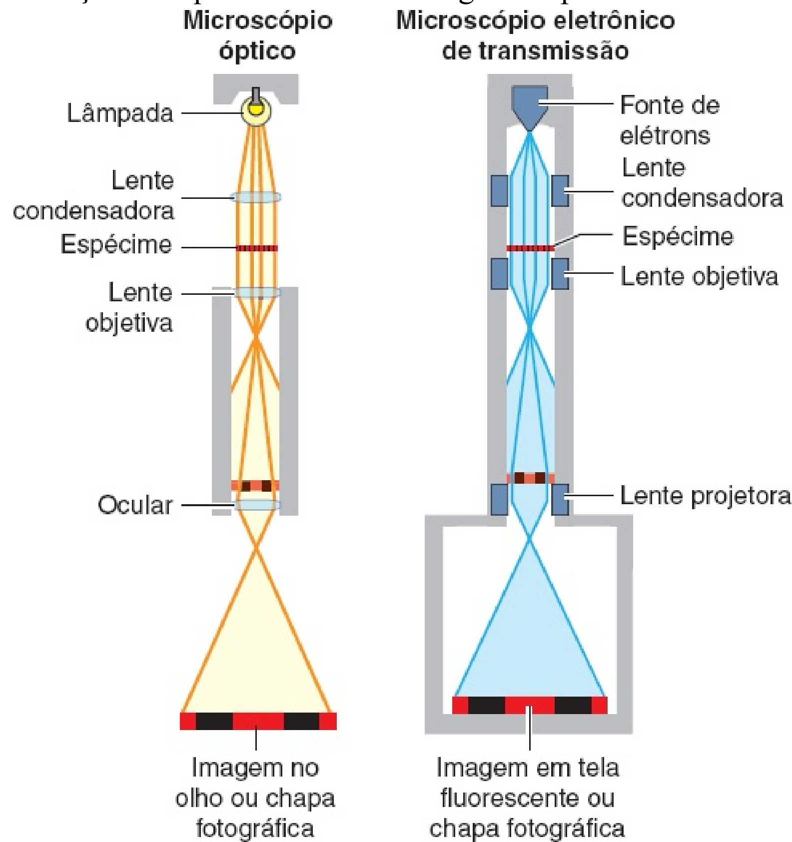


Figura 3.2 Comparação entre padrões ópticos de microscópios ópticos e eletrônicos. Para facilitar a comparação, o esquema do microscópio óptico foi invertido de sua orientação normal com a fonte luminosa abaixo e a imagem acima. No microscópio eletrônico, as lentes são magnetos para focalizar o feixe de elétrons.

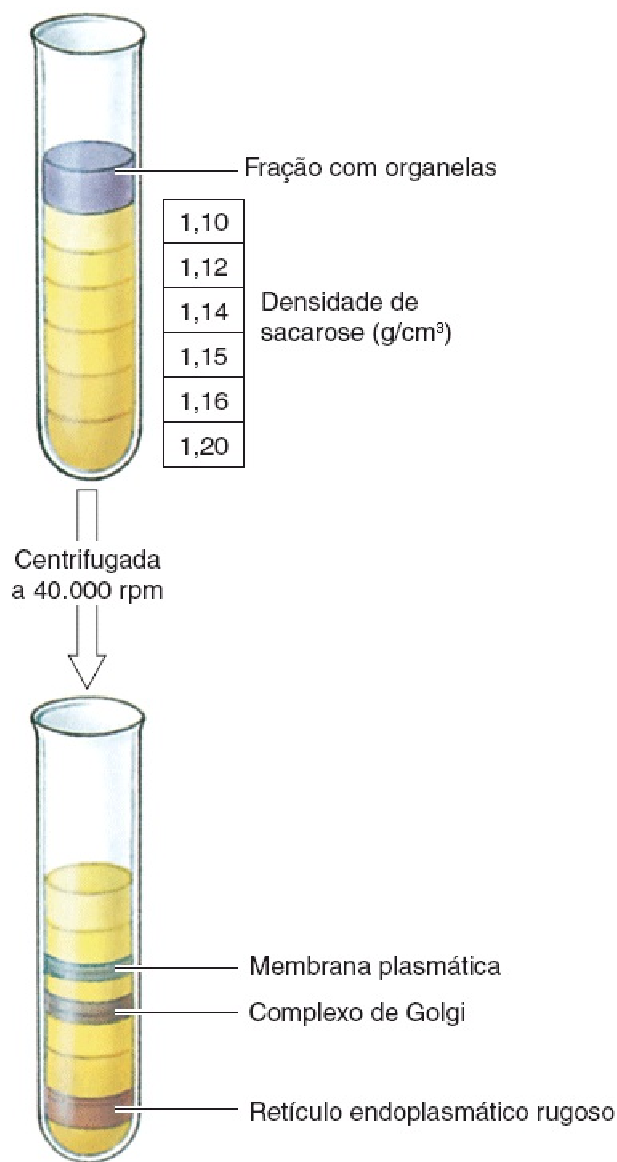


Figura 3.3 Separação das organelas celulares em um gradiente de densidade por ultracentrifugação. O gradiente é formado por deposição de camadas de soluções de sacarose em um tubo de centrífuga, colocando-se cuidadosamente a preparação da mistura de organelas no topo. O tubo é então centrifugado a 40.000 rotações por minuto por várias horas, e as organelas separam-se no tubo de acordo com sua densidade.

O DNA e vários tipos de RNA podem ser extraídos e estudados. Muitas enzimas podem ser purificadas e suas características determinadas. Usamos isótopos radioativos para estudar muitas reações e vias metabólicas celulares. Técnicas cromatográficas modernas podem separar produtos e intermediários quimicamente semelhantes. Uma determinada proteína celular pode ser extraída e purificada e seus anticorpos específicos preparados (ver Capítulo 35). Quando o anticorpo é combinado a uma substância fluorescente usada para "corar" células, o complexo combina-se com a proteína de interesse e seu local preciso nas células pode ser determinado (ver Figura 3.13A, mais adiante). Devido ao desenvolvimento desses corantes fluorescentes e da microscopia confocal, hoje podemos visualizar as células em 3D e observar, em tempo real, processos celulares, como a divisão celular.

ORGANIZAÇÃO CELULAR

Se fôssemos restringir nosso estudo de células a cortes de tecidos fixados, seríamos levados à impressão errônea de que as células são estruturas estáticas, inativas e rígidas. Na realidade, o interior da célula está em um estado de constante fluxo. A maioria das células está modificando continuamente sua forma; suas organelas movem-se e reagrupam-se em um citoplasma abundante em grânulos de amido, glóbulos de gordura e vesículas de vários tipos. Essa descrição é derivada de estudos de culturas de células vivas com fotografias intermitentes e vídeo. No nível submicroscópico, o rápido tráfego molecular através dos canais ou portadores de proteína (ver Capítulo 3) da membrana plasmática e as transformações de energia metabólica dentro das organelas celulares são representativos dos fenômenos dinâmicos que ocorrem em uma maneira altamente ordenada

e regulada durante o funcionamento celular.

Células procarióticas e eucarióticas

Já descrevemos o plano celular radicalmente diferente de procariotas e eucariotas (Capítulo 2). Uma distinção fundamental, expressa nos seus nomes, é a ausência do núcleo circundado por membrana nos procariotas e presente em todas as células dos eucariotas. Entre outras diferenças, as células eucarióticas têm muitas organelas membranosas (Quadro 3.1).

Apesar dessas diferenças, de importância suprema em estudos citológicos, os procariotas e eucariotas têm muito em comum. Ambos têm DNA, usam o mesmo código genético e sintetizam proteínas. Muitas moléculas específicas, como o ATP, executam papéis semelhantes em ambos. Essas semelhanças fundamentais implicam uma ascendência comum. A discussão a seguir está restrita às células eucarióticas, as quais compõem todos os animais.

Componentes das células eucarióticas e suas funções

Tipicamente, células eucarióticas estão envolvidas em uma fina **membrana plasmática** que apresenta permeabilidade seletiva (Figura 3.4). A organela mais proeminente é o **núcleo** esférico, ou ovoide, envolvido por *duas* membranas, o **envoltório nuclear** (Figura 3.4). O material celular localizado entre a membrana plasmática e o envoltório nuclear é coletivamente chamado de **citoplasma**. Dentro do citoplasma estão muitas organelas, como a mitocôndria, complexo de Golgi, centríolos e retículo endoplasmático. As células vegetais, tipicamente, contêm **plastídios**, alguns dos quais são organelas fotossintéticas e apresentam externamente à membrana uma parede celular que contém celulose.

O **modelo do mosaico fluido** é o conceito atualmente aceito para descrever a estrutura da membrana plasmática. Através da microscopia eletrônica, a membrana plasmática aparece como duas linhas escuras, cada uma com, aproximadamente, 3 nm de espessura de cada lado de uma zona clara (Figura 3.5). A membrana tem uma espessura de 8 a 10 nm. Essa imagem é o resultado de uma bicamada de fosfolipídios, duas camadas de moléculas de fosfolipídios, com suas extremidades hidrossolúveis orientadas para fora (hidrofílica) e as lipossolúveis para dentro (hidrofóbica) da membrana (Figura 3.6). Uma característica importante da bicamada fosfolipídica é ser fluida, dando flexibilidade à membrana, permitindo às moléculas fosfolipídicas movimentos laterais livres dentro da própria monocamada. Moléculas de colesterol entremeiam-se na porção lipídica da bicamada (Figura 3.6). Elas tornam a membrana ainda menos permeável aos íons e às moléculas solúveis em água e diminuem sua flexibilidade.

Quadro 3.1 **Comparação entre células procarióticas e eucarióticas.**

Característica	Célula procariótica	Célula eucariótica
Tamanho celular	Maioria pequena (1 a 10 μm)	A maioria grande (10 a 100 μm)
Sistema genético	DNA com algumas proteínas associadas; molécula de DNA simples e circular no nucleoide; o nucleoide não é envolvido por membrana	O DNA está associado a proteínas em cromossomos lineares complexos dentro de núcleo envolvido por membrana. DNA mitocondrial circular e nos cloroplastos
Divisão celular	Direta por fissão binária ou brotamento; sem mitose	Alguma forma de mitose; muitas com centríolos; fuso mitótico presente
Sistema sexual	Ausente na maioria; se presente, altamente modificado	Presente na maioria; parceiros machos e fêmeas; gametas que se fundem formando zigotos
Nutrição	A maioria por absorção; alguns fotossintéticos	Absorção, ingestão, alguns fotossintéticos

Metabolismo da energia	Sem mitocôndrias; enzimas oxidativas ligadas à membrana celular; não embaladas separadamente; grande variação no padrão metabólico	Mitocôndrias presentes; enzimas oxidativas no interior delas; padrão de metabolismo oxidativo mais unificado
Movimento intracelular	Nenhum	Correntes citoplasmáticas, fagocitose, pinocitose
Flagelos/cílios	Se presentes, sem o padrão microtubular "9 + 2"	Com padrão microtubular "9 + 2"
Parede celular	Contém cadeias dissacarídicas com peptídios em ligação cruzada em bactérias, mas não em arqueas. As arqueobactérias apresentam lipídios das membranas ligados a ésteres	Se presente, não se observam polímeros de dissacarídios ligados a peptídios

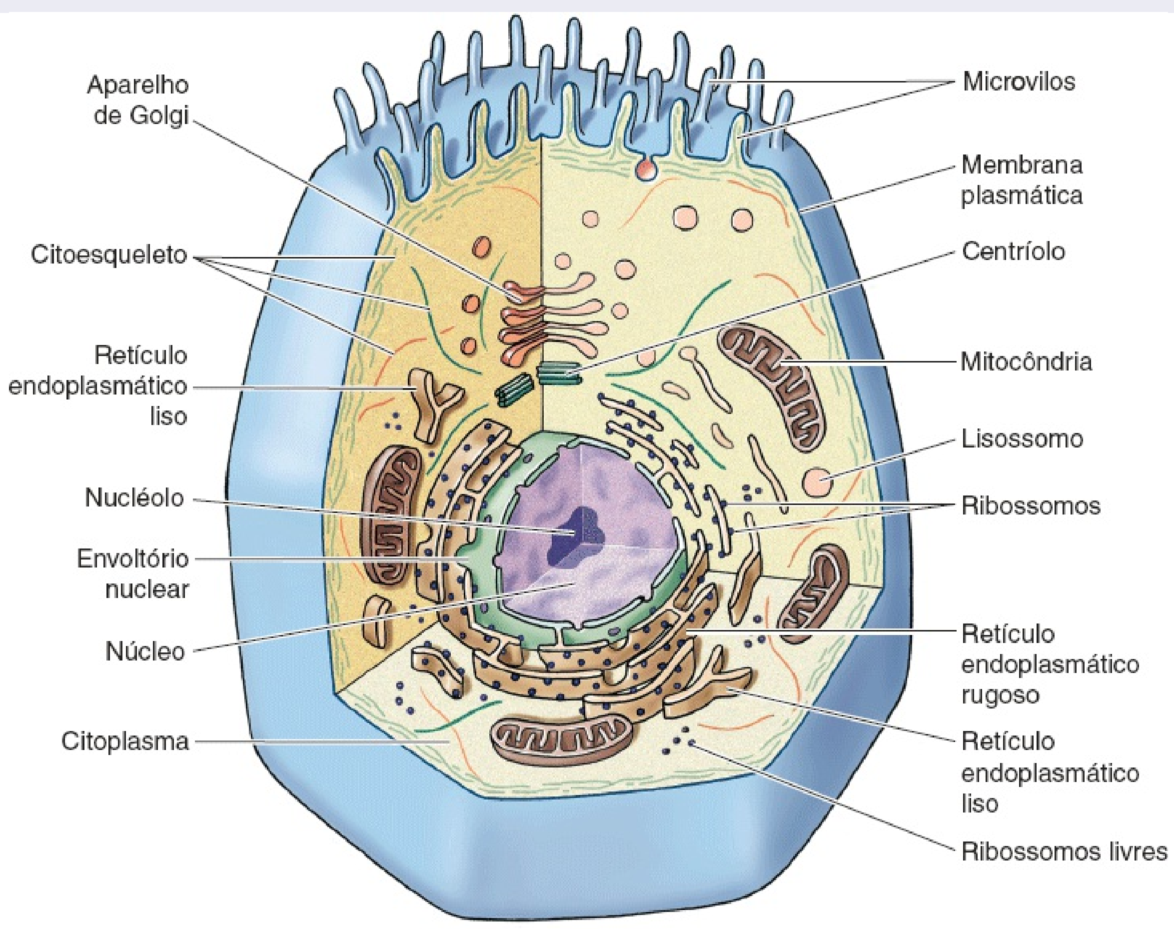


Figura 3.4 Modelo geral de uma célula com suas principais organelas, tal como pode ser vista em um microscópio eletrônico.

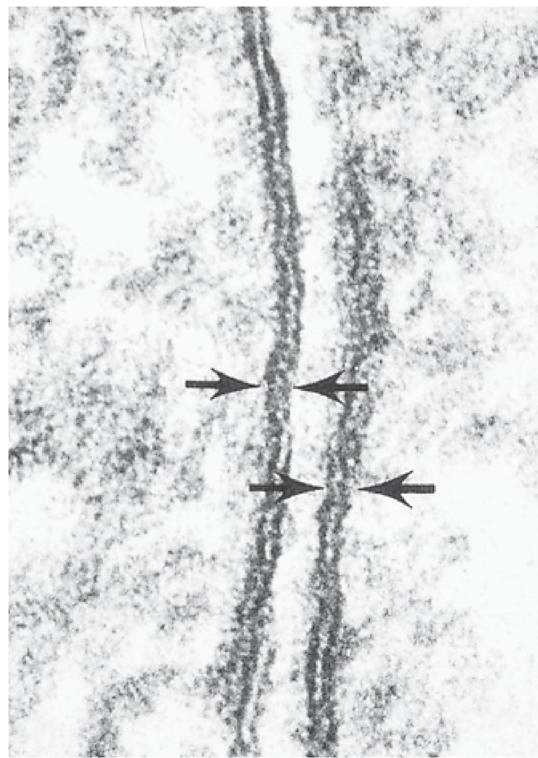


Figura 3.5 Membrana plasmática de duas células adjacentes. Cada membrana (*entre as setas*) mostra um padrão típico de coloração escuro-claro-escuro (325.000×).

As glicoproteínas (proteínas ligadas a carboidratos) são componentes essenciais da membrana plasmática (Figura 3.6). Algumas dessas proteínas catalisam o transporte através da membrana de substâncias como íons (ver adiante, Função da membrana). Outras agem como receptores específicos para várias moléculas ou como marcadores celulares altamente específicos. Por exemplo, o reconhecimento de substâncias invasoras ou não, que permite ao sistema imunológico reagir (ver Capítulo 35), baseia-se em proteínas desse tipo. Alguns agregados de moléculas de proteína formam poros ou canais pelos quais moléculas polares pequenas podem entrar (ver junções comunicantes e canais, adiante). Como as moléculas de fosfolipídios, a maioria das glicoproteínas pode se mover lateralmente na membrana, mais frequentemente associadas às moléculas fosfolipídicas circundantes que formam jangadas.

Os envoltórios nucleares contêm quantidades inferiores de colesterol às das membranas plasmáticas, e os poros de proteínas complexas (Figura 3.7) permitem movimento de moléculas selecionadas entre núcleo e citoplasma, e vice-versa. Os núcleos contêm **cromossomos** lineares suspensos no **nucleoplasma**. Os cromossomos normalmente são fitas de **cromatina** flexíveis e frouxamente condensadas; são compostos de um complexo de DNA e proteínas ligadas a ele. O DNA dos cromossomos carrega a informação genética que codifica o RNA celular e as moléculas de proteína (ver Capítulo 5). Os cromossomos lineares tornam-se condensados e visíveis como estruturas discretas apenas durante a divisão celular (ver adiante para mitose e Capítulo 5 para meiose). O **nucléolo** é composto de porções especializadas de certos cromossomos que se colorem caracteristicamente de escuro. Os nucléolos levam múltiplas cópias da informação do DNA para sintetizar o RNA ribossômico. Após a transcrição do DNA, o RNA ribossômico combina-se com proteína para formar as duas subunidades dos **ribossomos**, que se separam do nucléolo e passam ao citoplasma através dos poros do envoltório nuclear. Os ribossomos são locais de síntese de proteínas ou polipeptídios. Eles realizam essa função livres no citoplasma, quando fabricam polipeptídios para uso local ou no núcleo. Alternativamente, aderem ao **retículo endoplasmático (RE**) quando da fabricação de polipeptídios destinados à membrana plasmática, lisossomos ou para exportação celular.

Figura 3.6 Diagrama que ilustra o modelo do mosaico fluido de uma membrana plasmática.

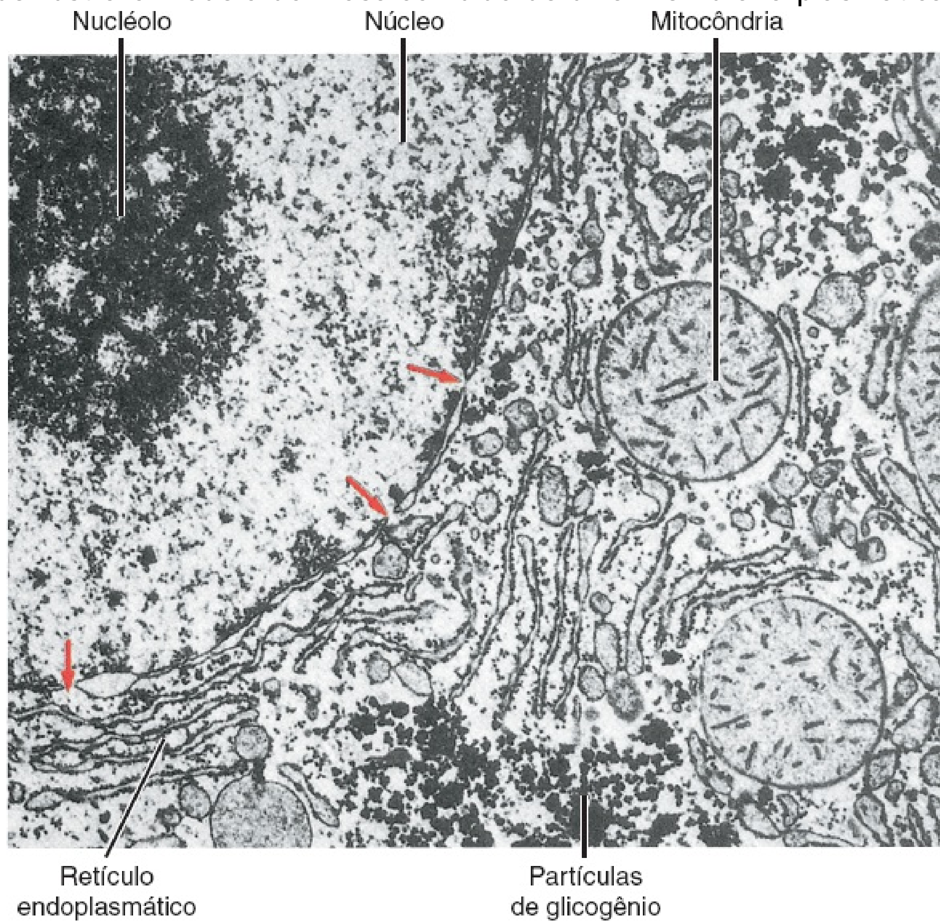


Figura 3.7 Eletromicrografia de parte de uma célula hepática de rato, mostrando uma porção do núcleo (*esquerda*) e o citoplasma circundante. O retículo endoplasmático e a mitocôndria são visíveis no citoplasma e os poros (*setas*) podem ser vistos no envoltório nuclear (14.000×).

A membrana externa do envoltório nuclear é contínua com um **sistema endomembranoso** citoplasmático, composto por retículo endoplasmático (RE) (Figuras 3.7 e 3.8), **complexo** ou **aparelho de Golgi, lisossomos**, membrana plasmática e as vesículas que passam entre eles. O espaço entre as membranas do envoltório nuclear comunica-se com o espaço entre as membranas do RE (**cisternas**). As membranas do RE podem ser cobertas por ribossomos nas superfícies externas, sendo então

denominadas **RE rugoso**. Esse é um dos locais da síntese de polipeptídios já mencionado aqui. Os polipeptídios sintetizados no RE rugoso entram nas cisternas de RE ou membrana e são destinados à incorporação na membrana plasmática (Figura 3.9), para exportação pela célula ou para uso nos lisossomos. Quando os ribossomos estão ausentes, pode ser chamado **RE liso**. O RE liso funciona na síntese de lipídios e fosfolipídios, bem como um local de destoxificação no interior das células.

O **complexo de Golgi** (Figuras 3.9 e 3.10) é composto de uma pilha de vesículas membranosas que funcionam na modificação e embalagem de polipeptídios e produtos proteicos produzidos pelo RE rugoso. As vesículas não sintetizam polipeptídio ou proteína, mas podem acrescentar carboidratos complexos às moléculas. Pequenas vesículas da membrana do RE que contêm polipeptídio ou proteína destacam-se e fundem-se com sacos na face *cis* ou de formação do complexo de Golgi. Durante o processo de modificação, os polipeptídios ou proteínas movem-se através das cisternas do Golgi até atingirem a face *trans* ou de maturação do complexo (Figuras 3.9 e 3.10). Finalmente, as vesículas são liberadas da face *trans* do complexo e os seus conteúdos podem ser expelidos da célula, como produtos de secreção provenientes de células glandulares. Algumas vesículas podem conter polipeptídios ou proteínas transmembrana, para incorporação na membrana plasmática, como as proteínas receptoras ou de transporte. Outras podem conter enzimas que permanecem na mesma célula que as produzem. Tais vesículas são chamadas **lisossomos** (literalmente, "corpo solto", corpo capaz de causar lise, ou desintegração) (Figura 3.10). As enzimas neles presentes estão envolvidas na quebra de material estranho, incluindo bactérias englobadas pela célula. Os lisossomos também destroem células feridas ou doentes e componentes celulares danificados. Suas enzimas são tão poderosas que matam as células que os formaram se for rompida uma quantidade suficiente de membranas dos lisossomos. Em células normais, as enzimas permanecem envoltas de maneira segura dentro da membrana protetora. Vesículas de lisossomos podem verter suas enzimas em um corpo maior envolvido por membrana, que contenha uma partícula de alimento ingerida, o **vacúolo digestivo**, ou **fagossomo** (ver Figura 3.21), como no caso de eucariotas unicelulares (ver Capítulo 11).

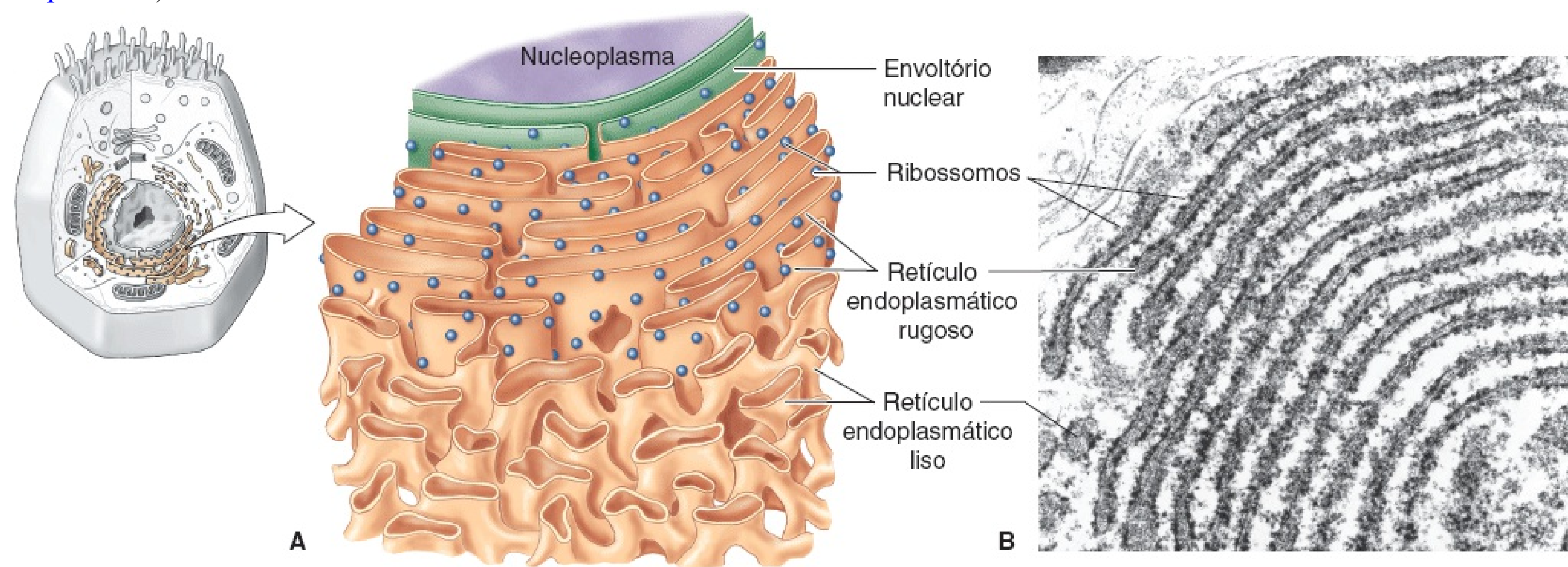


Figura 3.8 Retículo endoplasmático. **A.** O retículo endoplasmático é contínuo com o envoltório nuclear. Pode ter ribossomos associados (retículo endoplasmático rugoso) ou não (retículo endoplasmático liso). **B.** Eletromicrografia que mostra o retículo endoplasmático rugoso (28.000×).

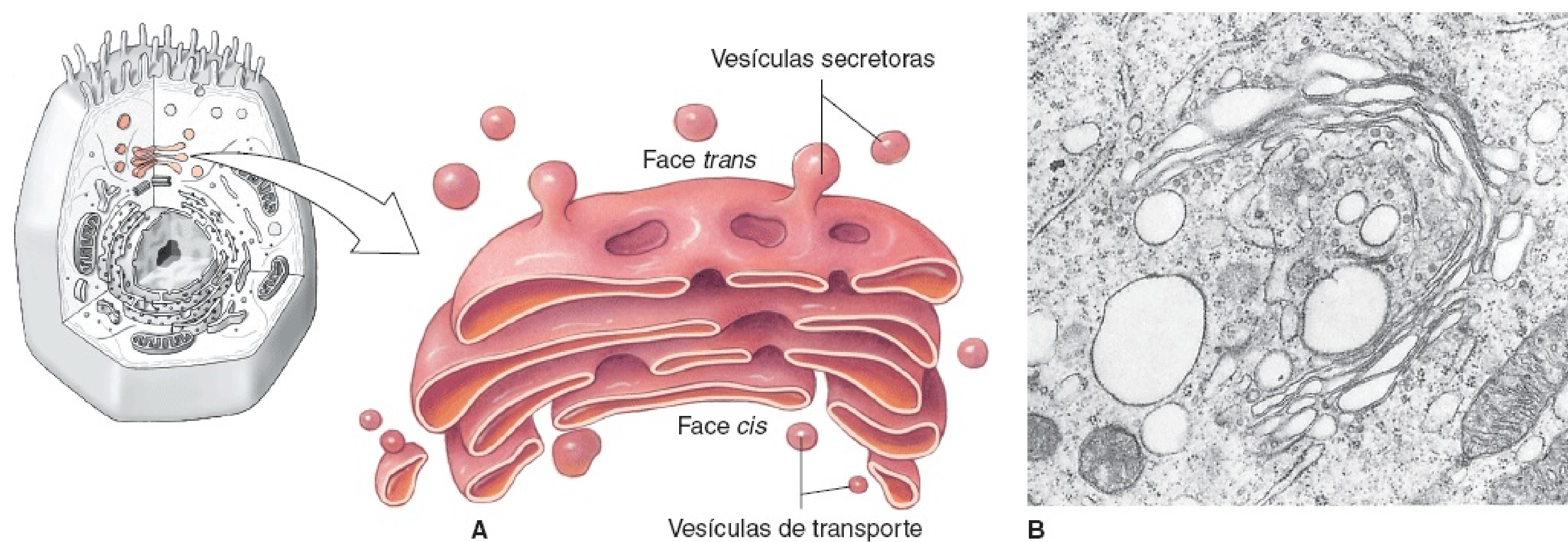


Figura 3.9 Complexo de Golgi (= corpo ou aparelho de Golgi). **A.** As cisternas achatadas do complexo de Golgi têm enzimas que modificam polipeptídios ou proteínas sintetizadas pelo retículo endoplasmático rugoso. **B.** Eletromicrografia de um complexo de Golgi (46.000×).

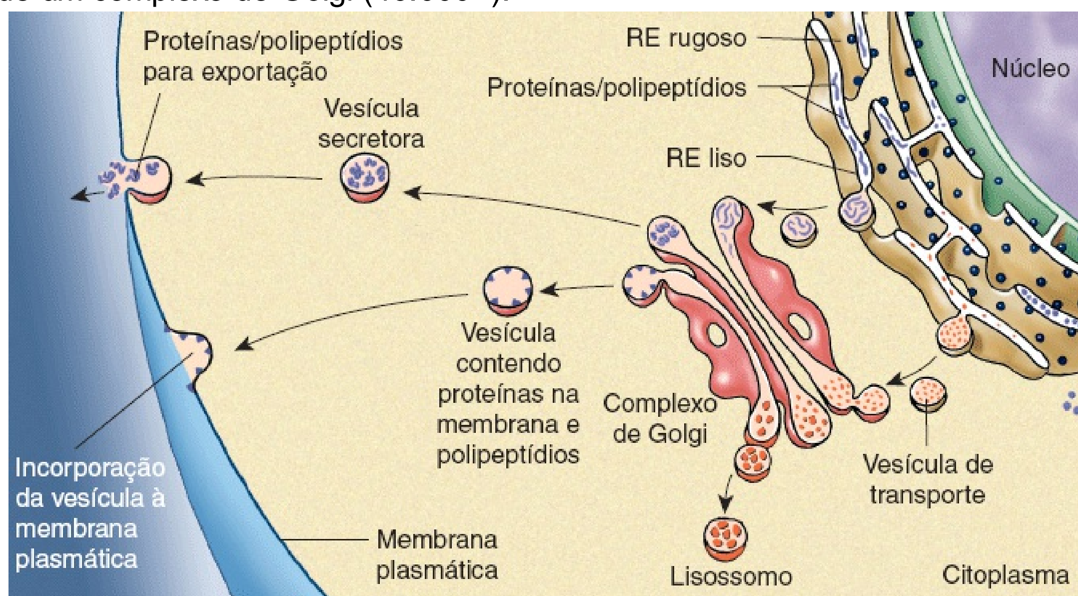


Figura 3.10 Sistema de endomembranas – sistema em células eucarióticas para reunir, isolar e secretar polipeptídios e proteínas para exportação celular, lisossomos ou incorporação na membrana plasmática.

As **mitocôndrias** (Figura 3.11) são organelas conspícuas presentes em quase todas as células eucarióticas. Apresentam formas, número e tamanhos diversificados; algumas são em forma de bastão e outras são mais ou menos esféricas. Podem estar distribuídas uniformemente pelo citoplasma, ou mais localizadas, perto da superfície da célula ou outras regiões onde há elevada atividade metabólica. Uma mitocôndrias é composta por membrana dupla. A membrana externa é lisa, enquanto a interna dobra-se em numerosas projeções lamelares ou tubulares chamadas **cristas** (Figura 3.11), que aumentam a área da superfície interna onde as reações químicas acontecem. Essas estruturas características tornam a mitocôndria facilmente identificável entre as outras organelas. Frequentemente, são chamadas "casas de força" da célula, porque as enzimas localizadas nas cristas catalisam os passos do fornecimento de energia para o metabolismo aeróbico (ver Figura 4.14). A maior parte do ATP (trifosfato de adenosina) da célula, a molécula de transferência de energia mais importante em todas as células, é produzida nessa organela. As mitocôndrias são autorreplicantes. Contêm um genoma circular minúsculo, similar ao dos procariotas, mas muito menor, e DNA que especifica algumas proteínas mitocondriais, mas não todas.

Células eucarióticas apresentam caracteristicamente um sistema de túbulos e filamentos que formam um **citoesqueleto** (Figuras 3.12 e 3.13). Esse sistema fornece suporte, mantém a forma celular e, em muitas células, providencia os meios para locomoção e translocação de organelas dentro de uma célula. O citoesqueleto é composto por microfilamentos, microtúbulos e filamentos intermediários. Os m**icrofilamentos** são estruturas lineares, finas, observadas distintamente em alguns grupos de protozoários, onde facilitam a locomoção celular (ver Capítulo 9), bem como em algumas células, como as células

musculares, onde causam a contração celular (ver Capítulo 29). Eles são feitos de uma proteína chamada **actina**. Várias dúzias de outras proteínas (denominadas proteínas de ligação à actina ou ABP) combinam-se com a actina e determinam sua configuração e comportamento em tipos celulares específicos. Uma ABP é a **miosina**, cuja interação com a actina causa contração em células musculares e outras (Capítulo 29). Microfilamentos de actina também são utilizados para mover moléculas e organelas através do citoplasma e movimentar o RNA mensageiro (Capítulo 5) do núcleo para posições específicas no interior do citoplasma. A actina e as proteínas ligadas à actina também são importantes no movimento de vesículas entre o RE, o complexo de Golgi e a membrana plasmática ou lisossomos nos processos de movimento celular (ver Figura 11.11) e no processo de endocitose e exocitose (mais adiante). Os **microtúbulos**, maiores do que os microfilamentos, são estruturas tubulares ocas compostas por uma proteína chamada **tubulina** (Figura 3.13). Cada molécula de tubulina é na realidade um dímero composto por duas proteínas globulares. As moléculas estão unidas cabeça com cauda para formar um filamento, e 13 filamentos agregam-se para formar um microtúbulo. Como as subunidades de tubulina em um microtúbulo estão sempre ligadas cabeça com cauda, as suas extremidades do microtúbulo diferem química e funcionalmente. Uma extremidade (chamada extremidade mais) adiciona e elimina subunidades de tubulina mais rapidamente que a outra extremidade (chamada extremidade menos). Os microtúbulos exercem um papel vital no movimento dos cromossomos em direção às células-filhas durante o processo de divisão celular (adiante) e são importantes na arquitetura, organização e transporte intracelular. Além disso, os microtúbulos formam parte essencial da estrutura de cílios e flagelos (ver próxima seção e Capítulo 11, Eucariotas unicelulares). Os microtúbulos estão dispostos radialmente em relação a um centro organizador de microtúbulos, o **centrossomo**, próximo ao núcleo. Os centrossomos não estão envolvidos por membrana. Dentro dos centrossomos, encontra-se um par de **centríolos** (Figuras 3.4 e 3.14), os quais são compostos de microtúbulos. Cada centríolo de um par situa-se em ângulos retos um com o outro, e é um cilindro pequeno com nove tripletos de microtúbulos. Eles se autorreplicam antes da divisão celular. Embora as células das plantas superiores não tenham centríolos, um centro organizador de microtúbulos está presente. Os **filamentos intermediários** são maiores do que os microfilamentos, porém menores do que os microtúbulos. Há seis subtipos bioquimicamente distintos de filamentos intermediários, e sua composição e arranjo dependem do tipo celular em que ocorrem. Esses filamentos resistem à compressão das células e auxiliam a manter as células unidas. Predominam, principalmente, em células epiteliais associadas a desmossomos (ver mais adiante).

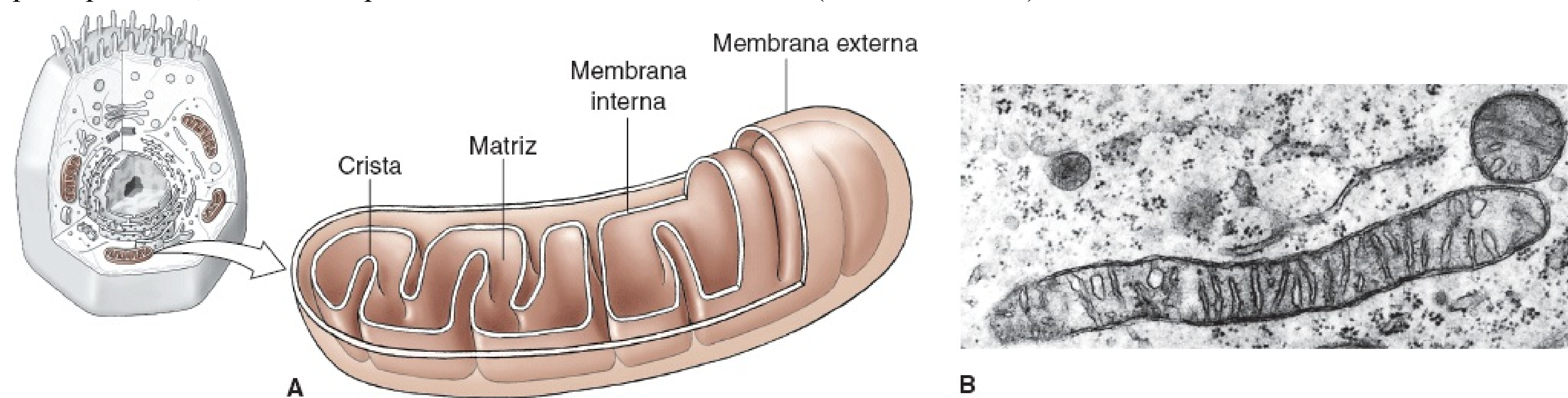


Figura 3.11 Mitocôndria. **A.** Estrutura de uma mitocôndria típica. **B.** Eletromicrografia de uma mitocôndria em seção longitudinal (no alto, à direita) e transversal (organela em posição inferior) (30.000×).

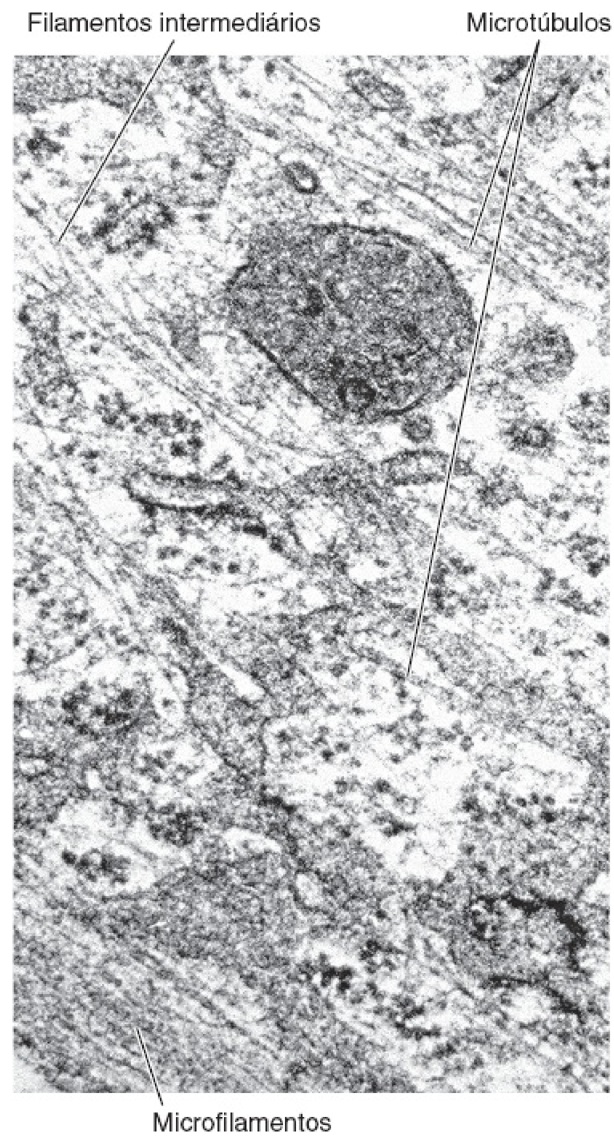


Figura 3.12 Citoesqueleto de uma célula mostrando sua natureza complexa. Três elementos do citoesqueleto estão visíveis, em ordem crescente de diâmetro: microfilamentos, filamentos intermediários e microtúbulos (66.600×).

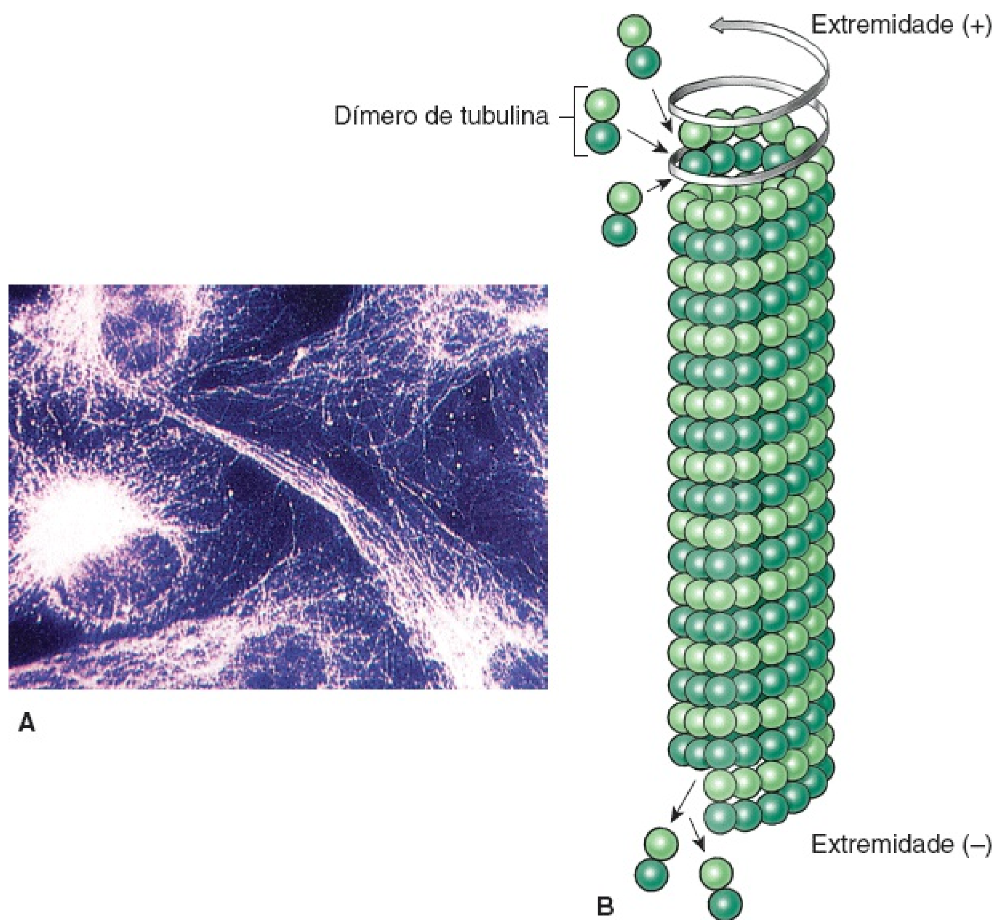


Figura 3.13 A. Os microtúbulos de células renais de um *hamster* jovem tornaram-se visíveis mediante uma preparação com proteínas fluorescentes que se ligam especificamente à tubulina. **B.** Um microtúbulo é composto por 13 filamentos de moléculas de tubulina, e cada molécula é um dímero. Os dímeros de tubulina são adicionados e removidos da extremidade (+) do microtúbulo mais rapidamente do que da extremidade (–).

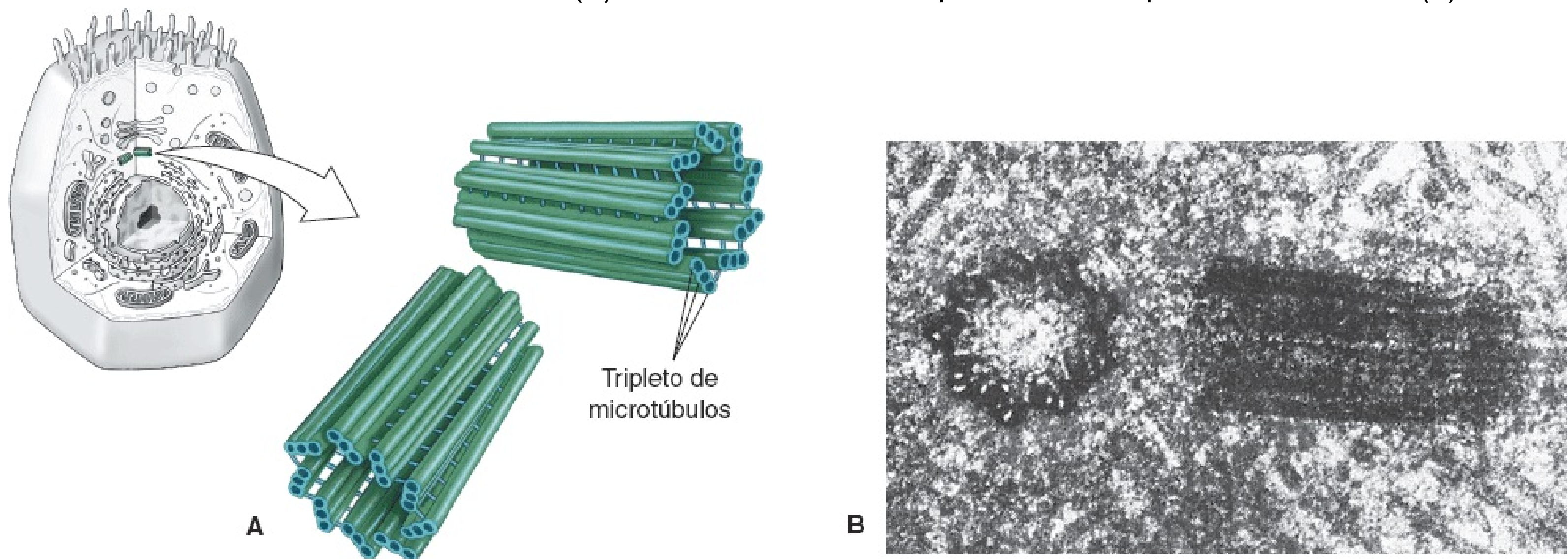


Figura 3.14 Centrossomo. **A.** Cada centrossomo contém um par de centríolos e cada centríolo é composto por nove tripletos de microtúbulos dispostos cilindricamente. **B.** Eletromicrografia de um par de centríolos, um em seção longitudinal (*direita*) e outro em seção transversal (*esquerda*). Os centríolos normalmente se orientam em ângulo reto um em relação ao outro.

Superfícies celulares e suas especializações

A superfície livre de células epiteliais (que revestem a superfície de uma estrutura, um tubo ou cavidade; ver Capítulo 9) algumas vezes apresenta **cílios** ou **flagelos**. Estes são expansões da superfície celular dotadas de motilidade que podem ser usados para varrer os materiais para longe da célula. Essa técnica é usada durante a alimentação em alguns eucariotas unicelulares (Capítulo 11) e em esponjas (Capítulo 12). Muitos eucariotas unicelulares e alguns organismos multicelulares

pequenos são inteiramente propelidos por eles em meio líquido (Capítulos 11, 13). Os flagelos são o meio de locomoção para as células reprodutivas masculinas da maioria dos animais (ver Capítulo 7) e muitas plantas. Além da sua função no movimento celular e no movimento dos fluidos ao redor da célula, já foi proposto que os cílios desempenham papel integral na sinalização celular, tanto durante o desenvolvimento como no organismo adulto, desde um simples eucariota até um mamífero.

Os padrões de batimento de cílios e flagelos são diferentes (ver Capítulo 29 e Figura 29.12), mas sua estrutura interna é a mesma. Com poucas exceções, as estruturas internas de cílios e flagelos locomotores são compostas por um cilindro longo com nove pares de microtúbulos envolvendo um par central (ver Figura 29.11). Na base de cada cílio e flagelo, há um **corpo basal (cinetossomo)**, estruturalmente idêntico ao centríolo. Os mecanismos de movimentos dos cílios e flagelos estão descritos no Capítulo 29.

Muitas células não se movem por cílios ou flagelos, mas por **movimento ameboide**, usando **pseudópodes**. Alguns grupos de eucariotas unicelulares (Capítulo 11), células migratórias de embriões de animais multicelulares e algumas células de animais adultos multicelulares, como glóbulos brancos sanguíneos, exibem movimento ameboide. Correntes citoplasmáticas que fluem pela montagem e desmontagem de microfilamentos de actina projetam um processo citoplasmático (pseudópode) externamente à superfície da célula. O fluxo contínuo na direção do pseudópode leva organelas até o processo, seguido pelo restante da célula, e esta se movimenta na sua totalidade. Alguns pseudópodes especializados têm núcleos de microtúbulos (ver Capítulo 11) e o movimento é efetuado pela montagem e desmontagem de subunidades de tubulina.

Células que revestem a superfície de uma estrutura (células epiteliais; ver Capítulo 9) ou células arranjadas em fardos em um tecido podem ter complexos juncionais especializados entre elas. As membranas de duas células na região mais próxima à extremidade livre parecem fundir-se, formando uma **junção oclusiva** (Figura 3.15A). Elas são formadas por feixes de proteínas transmembrana que se ligam fortemente entre células adjacentes. Em geral, há um espaço de cerca de 20 nm entre as membranas de células adjacentes; entretanto, as junções oclusivas fecham essa lacuna e funcionam como seladores que previnem a passagem de moléculas entre células de um lado e outro de uma camada celular. O número de feixes de proteínas transmembrana nas junções oclusivas determina o quão unidas estão as células adjacentes umas às outras. Por exemplo, junções oclusivas entre células intestinais forçam moléculas absorvidas dos conteúdos intestinais a passar através das células epiteliais durante a absorção (ver Capítulo 32), em vez de passar por entre elas. As **junções aderentes** (Figura 3.15A) ocorrem logo abaixo das junções oclusivas. Elas são similares às junções oclusivas pelo fato de circundarem a célula. Diferem por não selarem células adjacentes. Na verdade, as proteínas transmembrana estão unidas através de um pequeno espaço intercelular. No interior das células adjacentes, as proteínas transmembrana ligam-se aos microfilamentos de actina e assim, indiretamente, ligam os citoesqueletos de duas células adjacentes. Junções aderentes modificadas ocorrem entre células musculares cardíacas, que mantêm as células unidas enquanto o coração bate durante toda a vida de um organismo (Capítulo 31). Em vários pontos embaixo das junções oclusivas e aderentes nas células epiteliais, ocorrem pequenos discos elipsoides na membrana plasmática de cada célula adjacente. Parecem atuar como pontos de solda e são chamados **desmossomos** (Figura 3.15A). De cada desmossomo, um tufo de filamentos intermediários estende-se para o citoplasma, ligando os desmossomos dentro de uma célula, e proteínas transmembrana de ligação estendem-se através da membrana plasmática para o espaço intercelular, para ligar os discos desmossomais de células adjacentes. Os desmossomos não são selantes, mas parecem aumentar a resistência do tecido. Boa quantidade é encontrada entre as células da pele de vertebrados (Capítulo 29). Os **hemidesmossomos** (Figura 3.15A) ocorrem na base das células e as ancoram às camadas de tecido conjuntivo adjacente, e as **junções comunicantes** (Figura 3.15A), em vez de servir como pontos de ligação, possibilitam meios para comunicação intercelular. Formam estreitos canais entre as células, o citoplasma torna-se contínuo e moléculas pequenas e íons podem passar de uma célula à outra. Junções comunicantes podem ocorrer entre células epiteliais, nervosas e musculares (ver Capítulo 9).

Uma outra especialização das superfícies celulares ocorre quando as membranas plasmáticas de células adjacentes dobram-se e se encaixam como um zíper. Essas dobras são especialmente comuns em células epiteliais dos túbulos renais (ver Capítulo 30) e servem para aumentar a área de absorção ou secreção. Os limites distais ou apicais de algumas células epiteliais, como vistas ao microscópio eletrônico, mostram **microvilos** arranjados de forma regular. São projeções pequenas

em forma de dedos que consistem em evaginações tubulares da membrana plasmática, contendo citoplasma com feixes de microfilamentos de actina (Figura 3.15A e B). Eles são vistos claramente revestindo o intestino, onde aumentam muito a superfície de absorção e digestão (ver Capítulo 32). Essas especializações normalmente são denominadas como bordas em escova devido à sua aparência quando vistas em um microscópio óptico.

Função da membrana

A inacreditavelmente fina, mas robusta, membrana plasmática que envolve todas as células é vitalmente importante na manutenção da integridade celular. As membranas plasmáticas (também chamadas plasmalemas) são estruturas dinâmicas que apresentam atividade e seletividade notáveis, outrora entendidas erroneamente como estruturas particularmente estáticas que mantinham os limites celulares definidos e impediam o vazamento de seus conteúdos. São barreiras permeáveis que separam o interior da célula do ambiente externo. Regulam o fluxo do tráfego molecular para dentro e fora da célula, e são responsáveis por muitas das propriedades funcionais inigualáveis das células especializadas, como permitir a comunicação com o fluido extracelular que as circunda e com as outras células.

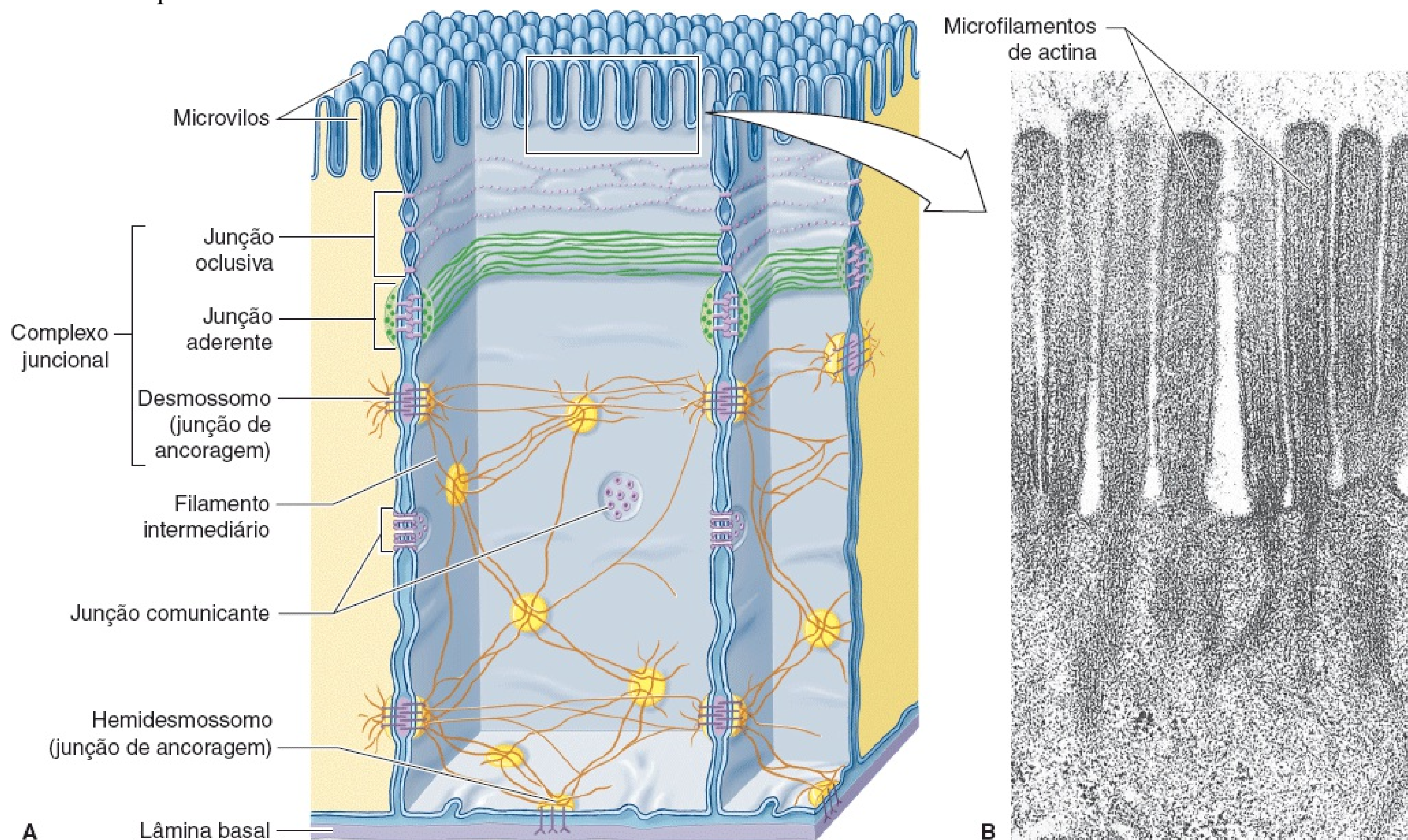


Figura 3.15 A. Tipos e locais de junções são mostrados em células do epitélio colunar. Microfilamentos de actina (mostrados em verde) e filamentos intermediários (laranja) unem as junções aderentes e os desmossomos ao citoesqueleto. **B.** Eletromicrografia de microvilos (59.000×).

Membranas celulares internas delimitam várias organelas e dividem a célula em numerosos compartimentos. Se todas as membranas presentes em 1 g de tecido hepático fossem estendidas, cobririam 30 m^2! Membranas internas compartilham muitas das características estruturais das membranas plasmáticas e são o local para a maioria das reações enzimáticas celulares e dos sistemas de comunicação internos.

Uma membrana plasmática age como um porteiro selecionador para entrada e saída das muitas substâncias envolvidas no metabolismo celular. Algumas substâncias a atravessam com facilidade, ou entram lentamente e com dificuldade, e ainda outras simplesmente não a penetram. Como as condições extracelulares são diferentes e mais variáveis do que as intracelulares, é necessário que a passagem de substâncias pela membrana seja rigorosamente controlada.

Reconhecemos três modos principais pelos quais uma substância pode atravessar a membrana celular: (1) por **difusão** ao longo de um gradiente de concentração; (2) por um **sistema de transporte mediado**, no qual a substância liga-se a um local

específico de uma proteína transmembrana que ajuda a passagem através da membrana; e (3) por **endocitose**, na qual a substância é incluída dentro de uma vesícula que se forma na membrana e desprende-se dentro da célula.

Difusão

A **difusão** é um movimento de partículas ou moléculas de uma área de concentração alta para uma área de concentração baixa, tendendo assim a igualar a concentração ao longo da área de difusão. Se uma célula viva cercada por uma membrana é imersa em uma solução com concentração mais alta de moléculas de soluto do que o fluido interno da célula, forma-se imediatamente um gradiente de concentração entre os dois fluidos. Assumindo-se que a membrana é permeável ao soluto, há um movimento líquido de soluto para o interior, o lado com a concentração mais baixa. O soluto difunde-se "ladeira abaixo" pela membrana até suas concentrações se igualarem nos dois lados.

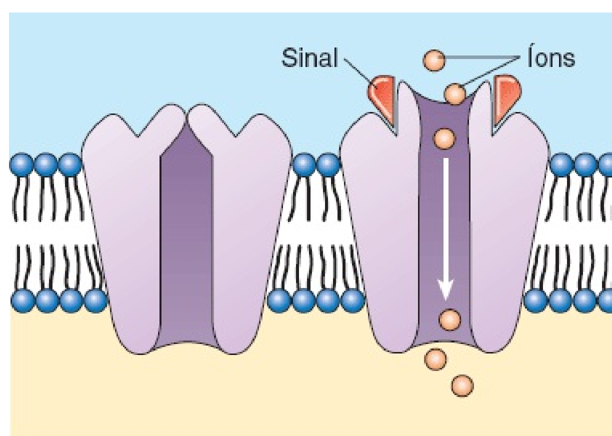
A maioria das membranas celulares apresenta **permeabilidade seletiva**, normalmente permeáveis à água, mas variam nos graus de permeabilidade ou impermeabilidade a solutos. Na difusão livre, é essa seletividade que regula o tráfego molecular. Como regra, gases (como oxigênio e gás carbônico), ureia e solutos lipossolúveis (como gorduras, similares e álcool; ver Capítulo 2) são os únicos solutos que podem difundir-se livremente através de membranas biológicas. Muitas moléculas solúveis em água e a água atravessam membranas prontamente; por isso tais movimentos não podem ser explicados por difusão simples. Açúcares, água, eletrólitos e macromoléculas movem-se através das membranas por sistemas de transporte mediados.

Difusão através de canais

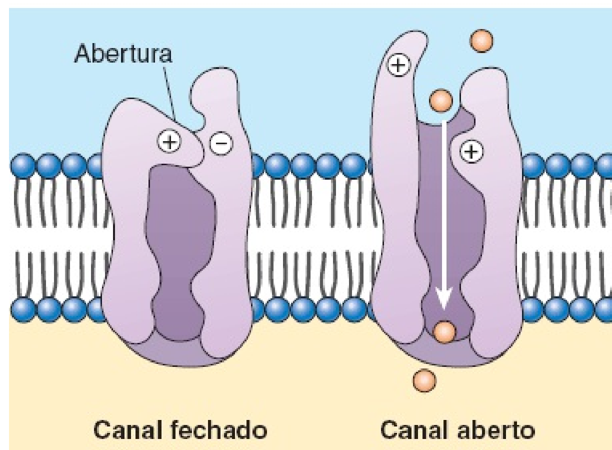
A água e os íons dissolvidos, eletricamente carregados, não podem difundir-se através do componente fosfolipídico da membrana plasmática. Em vez disso, eles passam através de canais especializados criados por proteínas transmembrana. Íons e água movem-se através desses canais por difusão. Os canais iônicos permitem a difusão de íons de determinado tamanho e carga. Eles podem permitir a difusão de íons a qualquer momento ou podem ser **canais com barreira**, requerendo um sinal para sua abertura ou fechamento. Canais com barreira para íons abrem ou fecham quando uma molécula sinalizadora liga-se a um local específico da proteína transmembrana (**canais iônicos com barreira química**; Figura 3.16A), quando a carga iônica muda através da membrana plasmática (**canais iônicos com barreira de voltagem**, Figura 3.16B); ou quando a membrana é retorcida (**canais iônicos com barreira mecânica**). A difusão de íons através de canais é a base do mecanismo de sinalização do sistema nervoso (ver Capítulo 33) e nos músculos (ver Capítulo 29). Canais para a passagem de água são as **aquaporinas**, e vários tipos delas já foram descobertos. Elas são especialmente importantes no sistema digestivo, para absorção da água dos alimentos (ver Capítulo 32), e nos rins, para reabsorção de água durante a formação da urina (ver Capítulo 30).

Osmose

Se colocamos uma membrana entre duas concentrações desiguais de um soluto para o qual a membrana seja impermeável, a água flui pela membrana da solução mais diluída para a mais concentrada. As moléculas de água movem-se no gradiente de concentração através da membrana da área onde as moléculas de *água* estão mais concentradas para o outro lado da membrana onde as moléculas de água estão menos concentradas. Isto é **osmose** – difusão de moléculas de água através de uma membrana.



A. Canal de íons com barreira química



B. Canal de íons com barreira de voltagem

Figura 3.16 Os canais com barreira precisam de um sinal para abrir (ou fechar). **A.** Os canais iônicos com barreira química abrem (ou fecham) quando uma molécula sinalizadora liga-se a um local específico da proteína transmembrana. Nesta figura, a ligação das moléculas sinalizadoras abre o canal para permitir a passagem de íons. **B.** Os canais de íon com barreira de voltagem abrem (ou fecham) quando a carga iônica na membrana plasmática muda. Nesta figura, a mudança da carga iônica na membrana abre o canal.

A água flui através da membrana plasmática via osmose porque, com frequência, o citoplasma e o ambiente externo mostram concentrações diferentes. O processo de osmose pode ser facilmente demonstrado usando-se glóbulos vermelhos (ver adiante). Se forem colocados em um frasco com água pura, após um certo tempo, incham e rompem-se (lise). Isto ocorre por causa da pressão no interior da célula em virtude do movimento de água para dentro dela – a membrana celular não consegue resistir à alta pressão e sofre ruptura. Internamente, o citoplasma celular contém grandes macromoléculas, sais e moléculas de água, enquanto o recipiente contém apenas moléculas de água. Assim, a concentração de água é menor internamente na célula, pois o espaço é ocupado por macromoléculas que não se difundem e íons salinos. Um gradiente de concentração existe para as moléculas de água no sistema. A água difunde-se da região de concentração mais alta (água pura no recipiente) para a de concentração mais baixa de moléculas de água no interior da célula (Figura 3.17A). No experimento descrito, a região de concentração mais alta de moléculas de água (no recipiente) é denominada **hipotônica** em relação ao citoplasma pelos baixos níveis (ou não) de íons de sal ou de macromoléculas no recipiente, enquanto o citoplasma é **hiperosmótico** à água do recipiente pela presença de altos níveis de macromoléculas e íons de sal. A pressão que resiste ao fluxo de água para o interior do citoplasma é denominada **pressão osmótica**.

Se os glóbulos vermelhos fossem colocados em uma solução de água e sais similar à concentração do citoplasma, a solução seria **isotônica** ou **isosmótica** ao citoplasma e não haveria movimento resultante da água (Figura 3.17B). Se fossem colocados em solução de água e sais em concentração superior (**hipertônica**) à do citoplasma das células, então as moléculas de água deveriam fluir para fora do citoplasma e a célula colapsaria (Figura 3.17C). O citoplasma seria **hiposmótico** em relação à solução do recipiente pela presença de poucas macromoléculas e íons de sais no recipiente.

O conceito de osmose é muito importante para entender como os animais controlam o seu ambiente interno de fluido e de

soluto (ver Capítulo 30). Por exemplo, os eucariotas unicelulares apresentam um vacúolo contrátil que funciona na osmorregulação (ver Capítulo 11). Em particular, as formas de água doce acumulam água por osmose por causa de seu citoplasma ser hiperosmótico (concentração alta de solutos) comparado ao seu ambiente imediato. O vacúolo contrátil é preenchido rapidamente com esse excesso de água e a expele através da membrana plasmática por exocitose (ver mais adiante e no Capítulo 11). A osmorregulação é crítica para peixes ósseos marinhos que mantêm uma concentração sanguínea de um terço da concentração da água do mar. Eles são hiposmóticos em relação à água do mar. Se um peixe, como o salmão, nadar em um estuário e depois rio acima em direção à água doce, ele atravessará uma região onde a concentração de seus solutos sanguíneos será igual à do ambiente (isosmótica), então entrará na água doce, onde os solutos de seu sangue são hiperosmóticos aos do ambiente. Ele deve ter mecanismos fisiológicos para evitar a perda de água no mar e ganhar água do rio (ver Capítulo 30).

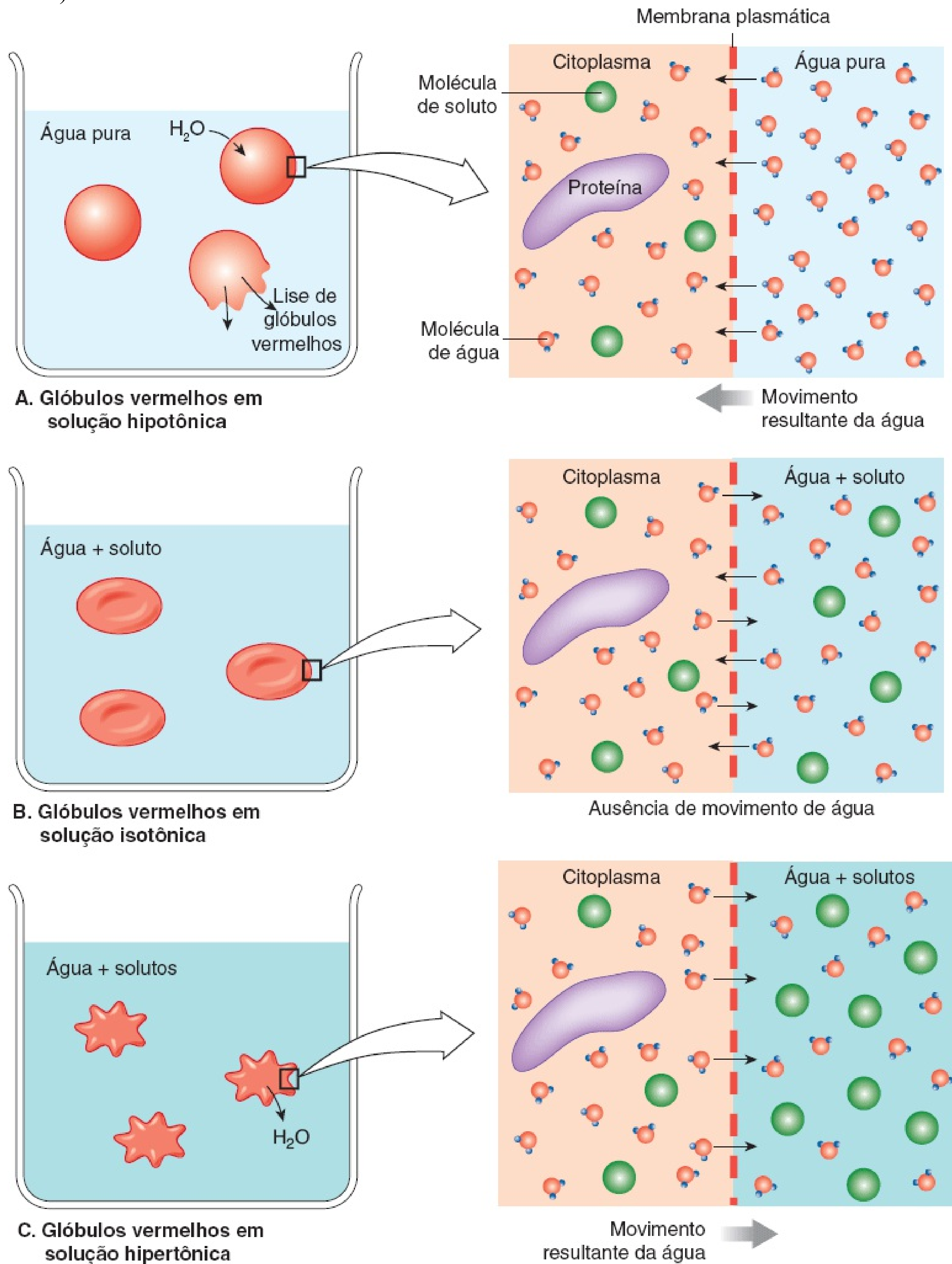


Figura 3.17 Experimento com glóbulos vermelhos mostrando o processo de osmose. **A.** Glóbulos vermelhos colocados em um béquer com água pura (uma solução hipotônica). As moléculas de água movem-se para o interior dos glóbulos vermelhos através da membrana plasmática de uma área de alta concentração para uma área de baixa concentração. Os glóbulos vermelhos incham e se rompem. **B.** Glóbulos vermelhos colocados em um béquer com solução isotônica. Como a concentração de água é igual dos dois lados da membrana, não há movimento resultante de água. **C.** Glóbulos vermelhos colocados em uma solução hipertônica. A concentração de moléculas de água agora é superior no interior das células, e a água move-se do interior das células para o béquer e as células colapsam.

Transporte mediado por transportador

A membrana plasmática é uma barreira efetiva à difusão livre da maioria das moléculas com importância biológica, ainda assim, é essencial que tais materiais entrem e saiam da célula. Nutrientes, como os açúcares, e materiais para o crescimento, como os aminoácidos, precisam entrar na célula e dejetos do metabolismo precisam sair. Tais moléculas utilizam um sistema de transporte mediado composto de proteínas transmembrana chamadas **transportadores**. Os transportadores habilitam moléculas de soluto a atravessar a bicamada fosfolipídica (Figura 3.18A). Normalmente, são bastante específicos, reconhecendo e transportando um grupo limitado de substâncias químicas ou, talvez, até mesmo uma única substância.

Em concentrações altas de soluto, os sistemas de transporte mediados apresentam um efeito de saturação. Isto simplesmente significa que a taxa de influxo alcança um máximo além do qual o aumento da concentração de soluto não tem nenhum efeito adicional (Figura 3.18B). Isto é uma evidência de que o número de transportadores disponível na membrana é limitado. Quando todos os transportadores estão ocupados pelos solutos, a taxa de transporte atinge um máximo e não pode ser aumentada. A difusão simples não apresenta tal limitação; quanto maior a diferença nas concentrações entre os solutos nos dois lados da membrana, mais rápido é o influxo.

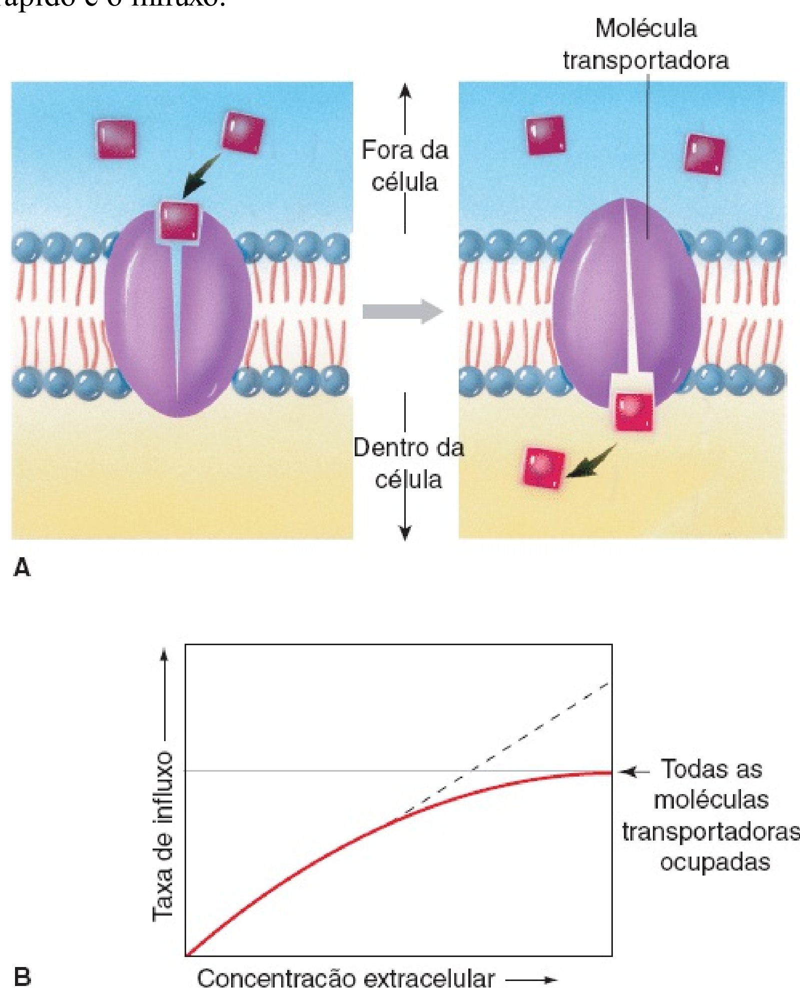


Figura 3.18 Transporte ou difusão facilitada. **A.** Uma molécula de proteína transportadora liga-se a uma molécula a ser transportada (substrato) em um lado da membrana plasmática, muda a sua forma e libera a molécula no outro lado. O transporte facilitado ocorre na direção de um gradiente de concentração. **B.** A taxa de transporte aumenta com o aumento da concentração do substrato até que todas as moléculas transportadoras estejam

ocupadas.

São reconhecidos dois tipos distintamente diferentes de mecanismos de transporte mediado por transportador: (1) **difusão facilitada** ou **transporte facilitado**, na qual um transportador ajuda a difusão de uma molécula através da membrana, caso contrário esta não poderia penetrá-la; e (2) **transporte ativo**, pelo qual é provida energia do ATP ao sistema transportador para mover moléculas em direção oposta a um gradiente de concentração (Figura 3.19). A difusão ou transporte facilitado, portanto, difere do transporte ativo por patrocinar movimento na direção de um gradiente de concentração e não exigir nenhuma energia metabólica do ATP para ativar o sistema de transporte.

Em muitos animais, a difusão facilitada ajuda o transporte da glicose (açúcar do sangue) para células do corpo que a oxidam como a fonte de energia principal para a síntese de ATP. A concentração de glicose é maior no sangue do que nas células que a consomem, o que favorece a difusão para o interior das células, mas a glicose é uma molécula solúvel em água, que não penetra por si só nas membranas celulares rápido o bastante para sustentar o metabolismo de muitas células; o sistema de transporte mediado por transportadores aumenta o influxo de glicose.

No transporte ativo, as moléculas são movidas contra as forças de difusão passiva. O transporte ativo sempre envolve consumo de energia (do ATP) porque os materiais são transportados contra o gradiente de concentração. Entre os sistemas de transporte ativo mais importantes em todos os animais estão os que mantêm gradientes de íons de sódio e potássio entre as células e o fluido extracelular circunvizinho ou ambiente externo. A maioria das células animais requer uma concentração interna alta de íons potássio para a síntese proteica nos ribossomos e para certas funções enzimáticas. A concentração de íons potássio pode ser de 20 a 50 vezes maior dentro da célula que fora dela. Por outro lado, íons sódio podem estar 10 vezes mais concentrados fora da célula do que no seu interior. O gradiente de sódio forma a base para a geração de sinais elétricos no sistema nervoso dos animais (ver Capítulo 33). Os dois gradientes iônicos são mantidos pelo transporte ativo dos íons potássio para dentro e dos sódio para fora da célula. Em muitas células, o bombeamento de sódio para o exterior é unido ao bombeamento do potássio para o interior; ambos são realizados pela mesma molécula transportadora. Entre 10 e 40% de toda a energia produzida pela célula é consumida pela **bomba de sódio-potássio** (Figura 3.19).

Endocitose

Endocitose, a ingestão de material pelas células, é um termo coletivo que descreve três processos semelhantes: fagocitose, pinocitose e endocitose mediada por receptores (Figura 3.20). São vias de internalização específica de partículas sólidas, moléculas pequenas, íons e macromoléculas, respectivamente. Todos consomem energia e assim podem ser considerados formas de transporte ativo.

A **fagocitose**, que significa literalmente “alimentação celular”, é um método de alimentação comum entre as formas unicelulares (ver Capítulo 11): esponjas (ver Capítulo 12), cnidários (ver Capítulo 13) e hirudíneos (ver Capítulo 14). Também é o modo pelo qual glóbulos brancos (leucócitos) englobam resíduos celulares, micróbios invasores ou outros patógenos no sangue. Durante a fagocitose, uma área da membrana plasmática, coberta externamente com receptores específicos e internamente com actina e proteínas associadas à actina, forma uma bolsa que envolve o material sólido. A vesícula envolvida por membrana, o vacúolo digestivo ou fagossomo, separa-se então da superfície da célula e passa ao citoplasma, onde se funde com lisossomos, seu conteúdo é digerido pelas enzimas lisossômicas e os produtos úteis são absorvidos através da membrana dos lisossomos por difusão ou transporte mediado por transportadores.

A **pinocitose** é semelhante à fagocitose a não ser pela pequena área superficial de membrana invaginada, formando vesículas minúsculas. Depressões invaginadas e vesículas são chamadas **cavéolas**. Receptores específicos para a molécula ou íon a ser englobado concentram-se na superfície da cavéola. Aparentemente, a pinocitose funciona na assimilação de pelo menos algumas vitaminas, hormônios e fatores de crescimento. Os lisossomos fundem-se com as cavéolas, provocando a digestão dos conteúdos antes de sua absorção pelo citoplasma. Os mecanismos similares podem ser importantes na translocação de substâncias de um lado a outro da célula (ver “exocitose” na próxima seção), como ocorre durante algumas trocas com capilares (ver Capítulo 31). Essa variação da pinocitose é chamada **transcitose**. Neste caso, os conteúdos das cavéolas permaneceriam totalmente inalterados, à medida que são translocados através da célula.

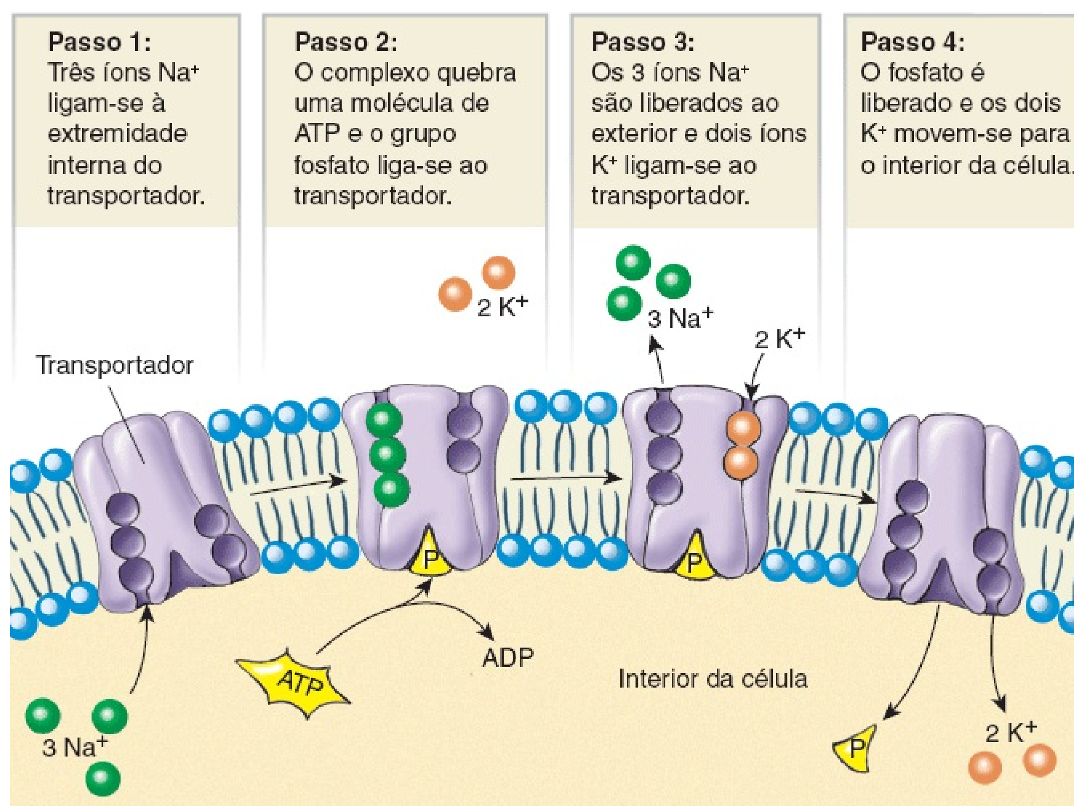


Figura 3.19 Uma bomba de sódio-potássio, movida por energia do ATP, mantém os gradientes normais desses íons através da membrana celular. A bomba atua por uma série de mudanças de conformação na molécula do transportador. *Passo 1*. Três íons Na^+ ligam-se à extremidade interna do transportador, produzindo uma mudança na conformação (forma) do complexo proteico. *Passo 2*. O complexo liga-se à molécula de ATP e a quebra e o fosfato liga-se ao complexo. *Passo 3*. A ligação do grupo fosfato ao complexo proteico induz uma segunda mudança conformacional, passando os três íons Na^+, através da membrana, onde agora estão posicionados para o exterior. Essa nova conformação tem uma afinidade muito baixa por íons Na^+, que se dissociam e difundem-se para o exterior, mas tem uma alta afinidade por íons K^+ e liga dois deles tão logo esteja livre dos íons Na^+. *Passo 4*. A ligação dos íons K^+ ocasiona outra mudança de conformação no complexo, desta vez levando a uma dissociação do fosfato ligado. Livre do fosfato, o complexo reverte à sua conformação original, com os dois íons K^+ expostos no lado interno da membrana. Essa conformação tem uma baixa afinidade por íons K^+, assim eles são liberados e o complexo assume a conformação inicial (Passo 1), com alta afinidade por íons Na^+.

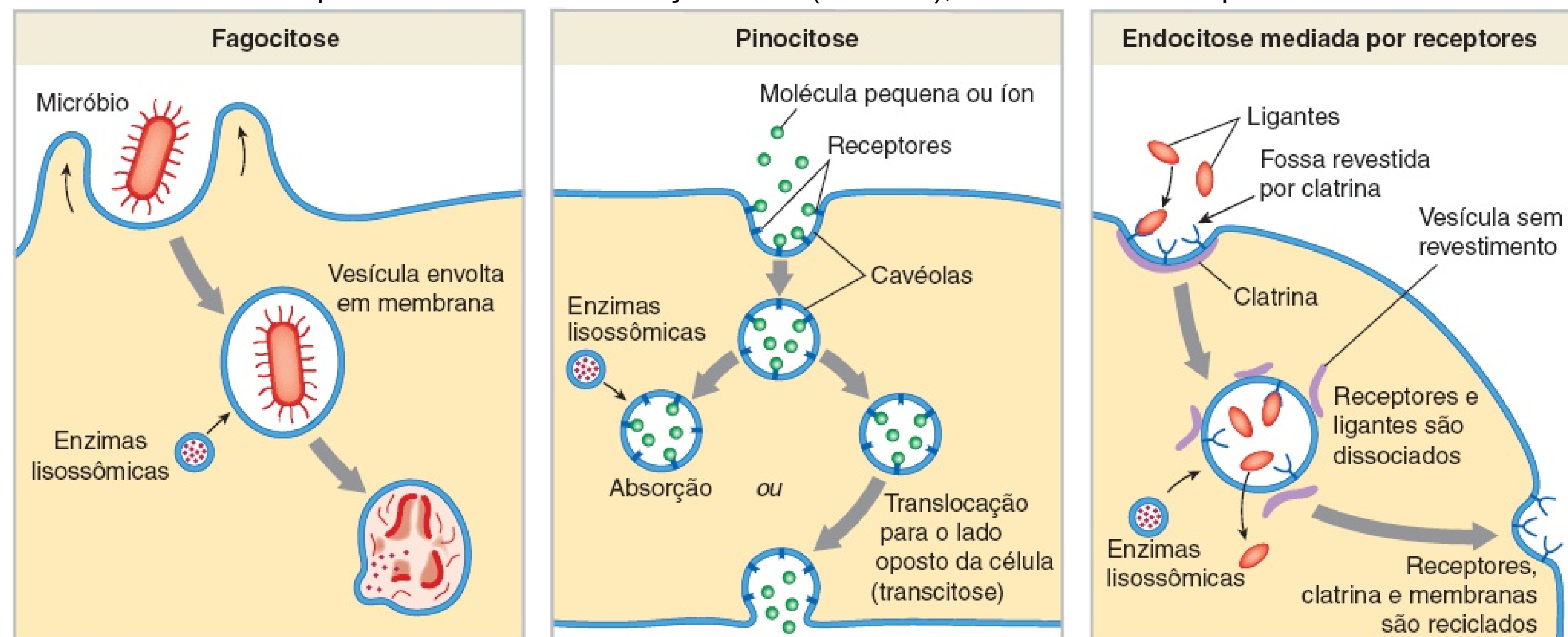


Figura 3.20 Três tipos de endocitose. Na fagocitose, a membrana celular liga-se a uma partícula grande e alonga-se para englobá-la, formando uma vesícula rodeada por membrana, um vacúolo digestivo ou fagossomo.

Na pinocitose, áreas pequenas da membrana plasmática, apresentando receptores específicos para uma molécula pequena ou íon, invaginam-se para formar cavéolas. A endocitose mediada por receptores é um mecanismo para assimilação seletiva de moléculas grandes em fossas revestidas por clatrina. A combinação entre o ligante e o receptor na superfície da membrana estimula a invaginação das fossas. Os lisossomos fundem-se com as vesículas criadas durante a fagocitose e endocitose mediada por receptores e durante a pinocitose se os conteúdos das cavéolas não forem translocados pela célula. As enzimas lisossômicas digerem o conteúdo das vesículas, que é então absorvido pelo citoplasma por difusão ou transporte mediado por transportadores.

Endocitose mediada por receptor é um mecanismo específico para introduzir moléculas grandes na célula. As proteínas da membrana plasmática combinam-se especificamente com algumas moléculas em particular (denominadas **ligantes**) que podem estar presentes em concentrações muito baixas no fluido extracelular. A superfície interna das invaginações da membrana que carrega os receptores é revestida por uma proteína chamada **clatrina**, por isto descritas como **fossas revestidas por clatrina**. Conforme a fossa forma a vesícula e penetra no citoplasma, as moléculas de clatrina, receptores e ligantes dissociam-se e os receptores e o material da membrana voltam à membrana superficial. Os lisossomos fundem-se com a vesícula remanescente, agora chamada **endossomo**, e seu conteúdo é digerido e absorvido pelo citoplasma. Algumas proteínas importantes, peptídios hormonais e colesterol entram nas células por esse mecanismo.

Na fagocitose, pinocitose e endocitose mediada por receptores, alguma quantidade de fluido extracelular é necessariamente capturada na vesícula e despejada no interior da célula, ao que chamamos de **endocitose de fase fluida em massa**.

Exocitose

Da mesma maneira que materiais podem ser introduzidos na célula por invaginação da membrana e formação de uma vesícula, a membrana de uma vesícula pode fundir-se com a membrana plasmática para expulsar seus conteúdos no meio circunvizinho. Este é o processo de **exocitose**. Ele acontece em várias células para remover resíduos não digeridos, substâncias englobadas por endocitose, secretar substâncias como hormônios (Figura 3.10), reciclar receptores de membranas e membranas, tal como mencionado na endocitose mediada por receptores (Figura 3.20), e transportar uma substância totalmente através de uma barreira celular (**transcitose**).

A actina e as proteínas associadas à actina são componentes essenciais do citoesqueleto nos processos de endocitose e exocitose.

MITOSE E DIVISÃO CELULAR

Todas as células surgem da divisão de células preexistentes. Todas as células encontradas na maioria dos organismos multicelulares originam-se da divisão de uma única célula, um **zigoto**, que é o produto da união (fertilização) entre um **óvulo** e um **espermatozoide** (os **gametas** ou **células germinativas**). A divisão celular é a base para qualquer tipo de crescimento, para reprodução sexuada e assexuada e para a transmissão das informações hereditárias de uma geração celular à próxima.

O processo de divisão nuclear na formação de células do corpo, ou células **somáticas**, é chamado **mitose**. Através da mitose, é assegurada a cada célula-filha a recepção de um lote completo de instruções genéticas. A mitose é um sistema de entrega que distribui cromossomos e o seu conteúdo de DNA para as gerações celulares subsequentes. Dessa maneira, um zigoto único divide-se por mitose para produzir um organismo multicelular, e células danificadas são repostas por mitose durante a cicatrização de ferimentos. Conforme um animal cresce, suas células somáticas diferenciam-se e assumem funções e aparência diversas por ação diferenciada dos genes. Embora a maioria dos genes em células especializadas permaneça inativada ao longo da vida dessas células, toda célula apresenta um lote gênico completo. A mitose assegura igualdade de potencial genético; posteriormente, outros processos dirigem a expressão gênica ordenada durante o desenvolvimento embrionário, selecionando, em cada célula, instruções do seu conteúdo genético (essas propriedades fundamentais das células de organismos multicelulares são discutidas mais adiante no Capítulo 8).

A mitose é o único mecanismo para a transferência de informação genética do progenitor à progênie em animais com reprodução **assexuada** (ver Capítulo 7); assim, a progênie é geneticamente idêntica aos pais nesse caso. Em animais com reprodução **sexuada** (ver Capítulo 7), os dois gametas que se fundem para formar o zigoto precisam conter apenas metade do

número usual de cromossomos, de modo que a descendência formada pela união dos gametas não conterá o dobro do número de cromossomos parentais. Isto requer um tipo especial de divisão *redutora* chamada **meiose**, descrita no Capítulo 5.

Estrutura cromossômica

Conforme mencionado anteriormente, o DNA de células eucarióticas expressa-se em fitas de cromatina, um complexo de DNA com proteínas associadas. A cromatina é organizada em vários corpos lineares discretos chamados **cromossomos** (corpos coloridos), assim denominados porque são fortemente corados por certos corantes biológicos. Em células que não estão em divisão, a cromatina organiza-se de maneira frouxa e espalhada, e os cromossomos não podem ser distinguidos individualmente sob microscópio óptico (ver Figura 3.23, Interfase). A cromatina torna-se mais compacta antes da divisão, os cromossomos podem agora ser reconhecidos e suas características morfológicas individuais podem ser determinadas. Apresentam forma e comprimentos variados, uns estão dobrados e outros em forma de bastão. O seu número é constante para uma dada espécie, e toda célula somática (mas não os gametas) tem o mesmo número de cromossomos independentemente da função celular. Um ser humano, por exemplo, tem 46 cromossomos em cada célula somática.

Durante a mitose (divisão nuclear), os cromossomos encurtam e tornam-se cada vez mais condensados e distintos e cada um assume uma forma em parte caracterizada pela posição de uma constrição, o **centrômero** (Figura 3.21). O centrômero é o local do **cinetocoro**, um disco de proteínas que se liga aos microtúbulos das fibras do fuso formado durante a mitose.

Quando os cromossomos tornam-se condensados, o DNA está inacessível e, assim, a transcrição (ver Capítulo 5) não pode ocorrer. A condensação cromossômica pode, entretanto, habilitar a célula a distribuir o material cromossômico de maneira eficiente e igualitária para as células-filhas durante a divisão celular.

Fases da mitose

Há duas fases distintas na divisão celular: divisão nuclear dos cromossomos (**mitose**) e divisão do citoplasma (**citocinese**). A mitose (segregação cromossômica) certamente é a parte da divisão celular mais óbvia, complexa e de maior interesse para o citologista. Em geral, a citocinese segue-se imediatamente à mitose, embora ocasionalmente o núcleo possa se dividir várias vezes sem uma divisão citoplasmática correspondente. Em tal caso, a massa resultante de protoplasma que contém muitos núcleos é chamada célula **multinucleada**. Um exemplo é a célula gigante da medula óssea (megacariócito) que produz as plaquetas sanguíneas (ver Capítulo 31), a qual pode conter de 24 a 32 núcleos. Às vezes, a massa multinucleada é formada por meio de fusão celular em lugar de proliferação nuclear. Esse arranjo é chamado de **sincício**. Um exemplo é o músculo esquelético dos vertebrados (ver Capítulo 29), composto de fibras multinucleadas, formadas pela fusão de numerosas células embrionárias.

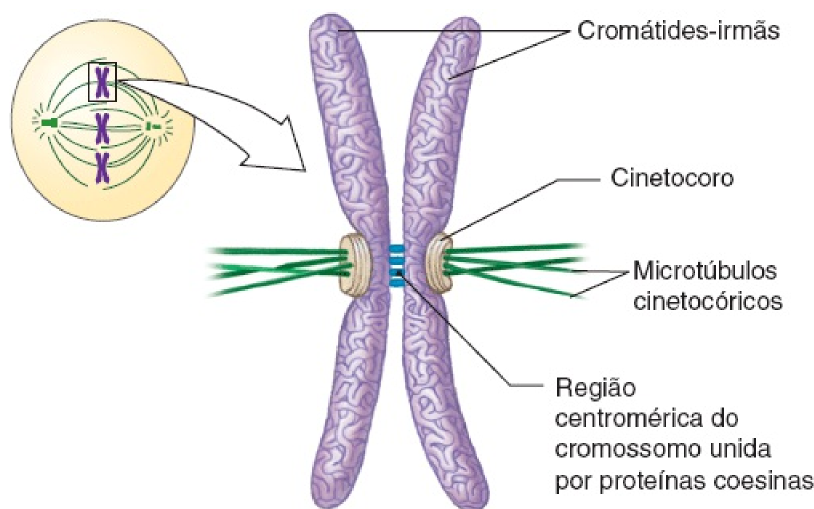


Figura 3.21 Estrutura de um cromossomo metafásico. As cromátides-irmãs estão unidas à altura do centrômero por proteínas coesinas. Cada cromátide tem um cinetocoro ao qual os microtúbulos cinetocóricos estão ligados. Os de cada cromátide dirigem-se para um dos centrossomos localizados em polos opostos.

A mitose é dividida, artificialmente, em quatro estágios sucessivos ou fases, embora uma fase confunda-se com a próxima sem linhas claras de transição. Essas fases são: prófase, metáfase, anáfase e telófase (Figuras 3.22 e 3.23). Quando as células não estão em divisão, elas estão em interfase, a maior parte do ciclo celular, descrito com algum detalhamento adiante.

Prófase

No começo da prófase, os centrossomos (com seus centríolos) replicam-se, o envoltório nuclear desintegra-se e os dois centrossomos migram para os polos opostos da célula (Figura 3.22). Ao mesmo tempo, os microtúbulos são fabricados entre os dois centrossomos, que formam um **fuso** de formato oval, denominação dada pela semelhança com os fusos de madeira usados no século 19 para torcer e fiar filamentos. Outros microtúbulos dispõem-se radialmente aos centrossomos, formando os **ásteres**. Os ásteres desenvolvem a porção microtubular do citoesqueleto em cada nova célula-filha formada durante a divisão celular.

Nesse momento, a cromatina nuclear difusa condensa-se em cromossomos visíveis. Estes, na verdade, consistem em duas **cromátides-**irmãs idênticas (Figura 3.21) formadas pela replicação do DNA (ver Capítulo 5) durante a interfase e unidas pelo seu centrômero. As fibras do fuso são dinâmicas, distendem-se e retraem-se repetidamente em direção aos centrossomos. Quando um microtúbulo encontra um cinetocoro, liga-se a ele, cessa os movimentos e então é denominado **microtúbulo cinetocórico**. Assim, os centrossomos emitem microtúbulos que se comportam à semelhança de "antenas" para encontrar cromossomos.

Metáfase

A região do centrômero de cada cromossomo tem dois cinetocoros, e cada um deles está ligado a um dos centrossomos por microtúbulos cinetocóricos. Conforme os dímeros de tubulina são adicionados aos microtúbulos cinetocóricos durante a metáfase, as cromátides-irmãs condensadas são movidas para a região central do núcleo, chamada **placa metafásica** (Figuras 3.22 e 3.23). Os centrômeros alinham-se precisamente nessa região com os braços das cromátides posicionados em direções variadas.

Anáfase

As proteínas coesinas que mantêm as cromátides-irmãs unidas na região do centrômero são agora removidas, de maneira que as duas cromátides-irmãs separam-se e tornam-se dois cromossomos independentes. Os cromossomos movem-se em direção aos seus polos respectivos, puxados pelos microtúbulos do cinetocoro. Os braços de cada cromossomo posicionam-se para trás conforme os microtúbulos encurtam para puxar um conjunto completo de cromossomos para cada polo da célula (Figuras 3.22 e 3.23). Evidências atuais indicam que a força que arrasta os cromossomos relaciona-se à desmontagem das subunidades de tubulina na extremidade cinetocórica de cada microtúbulo.

Conforme os cromossomos são separados, eles se movem posicionando-se mais afastadamente, de maneira que a célula torna-se alongada.

Telófase

A telófase começa quando cromossomos-filhos alcançam os seus polos respectivos (Figuras 3.22 e 3.23). Nesse momento, os cromossomos-filhos estão unidos e coram-se intensamente por corantes histológicos. As fibras do fuso desaparecem conforme os microtúbulos são desmontados, e os cromossomos perdem sua identidade, revertendo à rede difusa de cromatina característica do núcleo interfásico. Finalmente, os envoltórios nucleares reaparecem ao redor dos dois núcleos-filhos.

Citocinese | Divisão citoplasmática

Durante as fases finais de divisão nuclear, um **sulco de clivagem** aparece na superfície da célula, circundando-a e dividindo-a à altura da metade do fuso (Figuras 3.22 e 3.23). O sulco aprofunda-se e a membrana plasmática parece estar sendo apertada por um elástico invisível. Microfilamentos de actina acumulam-se internamente no nível do sulco de clivagem entre as células. A interação com a miosina e outras proteínas ligadas, de maneira semelhante ao que acontece em mecanismos de contração em células musculares (Capítulo 29), fazem o sulco se aprofundar. Finalmente, as bordas dobradas da membrana plasmática encontram-se e fundem-se, completando a divisão celular.

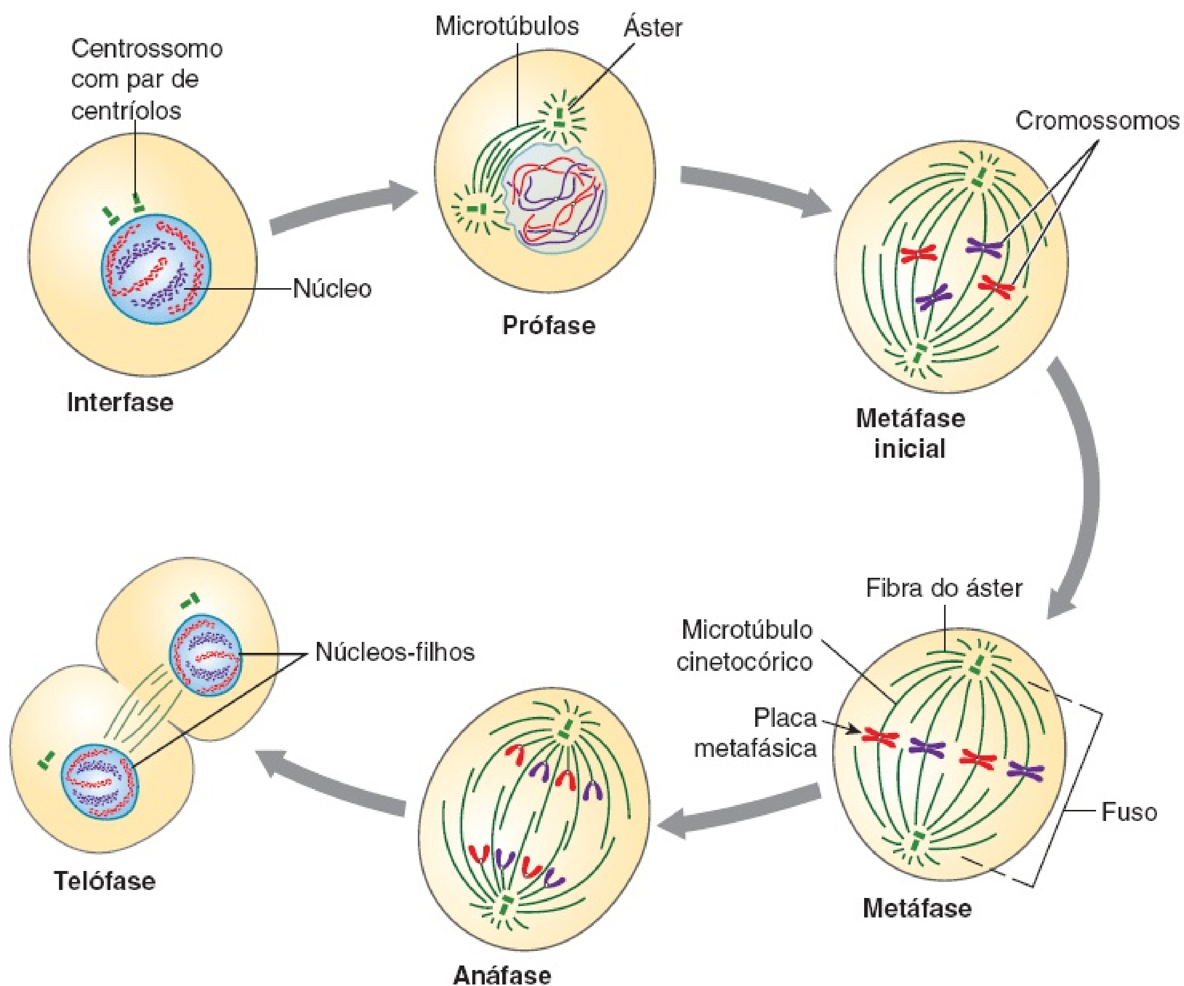


Figura 3.22 Estágios da mitose mostrando a divisão de uma célula com dois pares de cromossomos. Um cromossomo de cada par é mostrado em vermelho.

Núcleo

Interfase

Prófase

Placa metafásica

Áster

Metáfase

Cromossomos

Anáfase

Telófase

Figura 3.23 Estágios da mitose em um salmonídeo.

Ciclo celular

Os ciclos são atributos conspícuos da vida. A progressão de uma espécie ao longo do tempo é, na realidade, uma sequência de ciclos vitais. De maneira semelhante, as células passam por ciclos de crescimento e replicação conforme as suas divisões se repetem. Um ciclo celular é o intervalo entre uma divisão celular e a próxima (Figura 3.24).

A divisão nuclear, ou mitose, realmente só ocupa ao redor de 5 a 10% do ciclo celular; o resto do tempo a célula gasta na **interfase**, o estágio entre as divisões nucleares. Por muitos anos, pensou-se que a interfase fosse um período de repouso, porque os núcleos pareciam inativos quando observados sob microscópio óptico. Em princípios da década de 1950, foram introduzidas técnicas novas para revelar a replicação do DNA, ao mesmo tempo que os biólogos identificaram o DNA como material genético. Descobriu-se, então, que a replicação do DNA acontecia durante a interfase. Estudos adicionais revelaram que muitas outras proteínas e componentes dos ácidos nucleicos, essenciais ao funcionamento, crescimento e divisão celulares normais, eram sintetizados durante o período interfásico aparentemente inativo.

A replicação do DNA acontece durante uma fase chamada de período S (período de síntese). Em células de mamíferos em cultura, o período S dura aproximadamente 6 das 18 a 24 h exigidas para completar um ciclo celular. Nessa fase, os dois filamentos de DNA precisam replicar-se; são sintetizados dois novos filamentos complementares, de modo que duas moléculas idênticas são produzidas a partir do filamento original (ver Capítulo 5). Esses pares complementares são as cromátides-irmãs, que são separadas durante a próxima mitose.

A fase S é precedida e sucedida pelas fases G_1 e G_2 (G, do inglês *gap* = intervalo), respectivamente, durante a qual não ocorre síntese de DNA. Para a maioria das células, G_1 é uma fase preparatória importante para a replicação do DNA que se segue. Durante a G_1, são sintetizados o RNA de transferência, ribossomos, RNA mensageiro e várias enzimas. Durante a G_2 são sintetizadas proteínas do fuso e do áster em preparação para a separação cromossômica durante a mitose. G_1 apresenta tipicamente duração mais longa que G_2, embora muita variação seja verificada nos diversos tipos celulares. Células embrionárias dividem-se muito rapidamente porque não há crescimento entre as divisões, só subdivisão da massa. A síntese de DNA pode se desenvolver 100 vezes mais rapidamente em células embrionárias do que nas de adultos, e a fase G_1 é bastante encurtada. Conforme um organismo desenvolve-se, o ciclo da maioria de suas células alonga-se, e muitas podem ficar presas por períodos longos em G_1 e entrar em uma fase de não proliferação ou inatividade chamada G_0. A maioria dos neurônios ou células nervosas, por exemplo, não se divide e está essencialmente em permanente G_0.

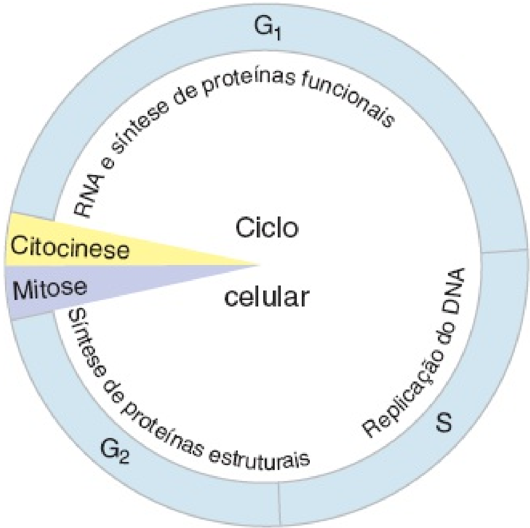


Figura 3.24 Ciclo celular, mostrando a duração relativa das fases reconhecidas. S, G_1 e G_2 são fases da interfase: S, síntese de DNA; G_1 fase pré-sintética; G_2, fase pós-sintética. Após a mitose e a citocinese, a célula pode entrar em um estágio quiescente conhecido como G_0. A duração real do ciclo e das diferentes fases varia consideravelmente nos diferentes tipos celulares.

Os eventos do ciclo celular são regulados de modo raro. Transições durante ciclos celulares são mediadas por **quinases dependentes de ciclinas** (**cdk**) e subunidades de proteínas reguladoras que as ativam chamadas **ciclinas**. Em geral, as quinases são enzimas que acrescentam grupos fosfato a outras proteínas para ativá-las ou desativá-las, e as próprias quinases podem

exigir ativação. Os cdk só se tornam ativos quando estão combinados às ciclinas apropriadas, compostos chamados MPF (*Mitosis-Promoting Factors*), e as ciclinas são sintetizadas e degradadas durante cada ciclo celular (Figura 3.25). Parece provável que a fosforilação e a desfosforilação de cdk específicos e suas interações com as ciclinas específicas de cada fase regulem a passagem de uma fase do ciclo celular à outra. Pesquisas atuais focalizam os pontos-chave que regulam essas passagens de fase a fase, uma vez que a desregulação desses mecanismos tem sido associada ao câncer.

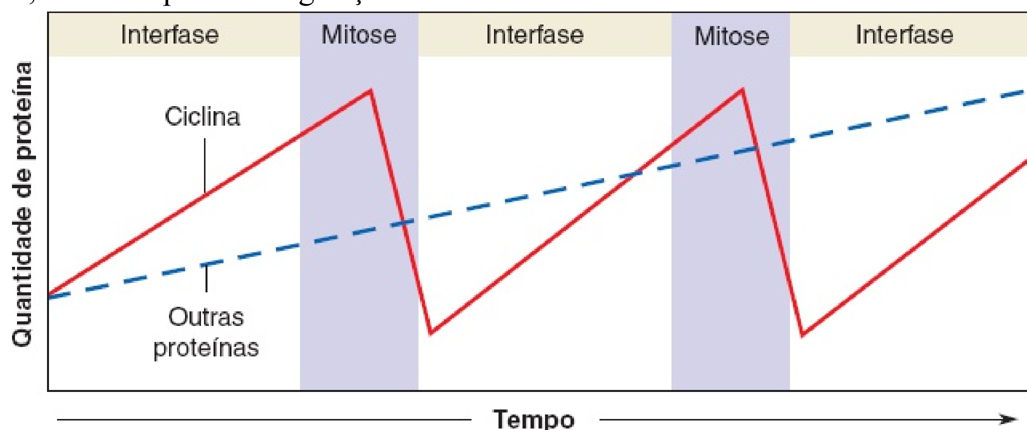


Figura 3.25 Variações no nível de ciclina nas células em divisão de embriões de ouriço-do-mar. A ciclina liga-se à sua quinase dependente de ciclina para ativar a enzima.

Fluxo de células

A divisão celular é importante para o crescimento, substituição de células perdidas por atrito natural, desgaste pelo uso e para cicatrização de ferimentos. A divisão celular é especialmente rápida durante o desenvolvimento inicial do organismo. A criança humana tem aproximadamente 2 trilhões de células ao nascimento, oriundas da divisão repetida de um único óvulo fertilizado. Esse número imenso pode ser atingido por apenas 42 divisões celulares, cada geração dividindo-se 1 vez a cada 6 ou 7 dias. Com apenas cinco divisões adicionais, o número de células aumentaria para aproximadamente 60 trilhões, a quantidade presente em um homem maduro com 75 kg. Mas é claro que nenhum organismo se desenvolve de maneira maquinal. A velocidade da divisão celular é rápida durante o desenvolvimento embrionário, reduzindo-se com a idade. Além disso, populações de células diversas dividem-se a taxas particularmente diferentes. Em algumas, o período comum entre divisões é medido em horas, enquanto em outras em dias, meses ou mesmo anos. Algumas células do sistema nervoso central deixam de dividir-se completamente após os primeiros meses do desenvolvimento fetal, e geralmente persistem sem divisão adicional por toda a vida do indivíduo. As células musculares também deixam de dividir-se durante o terceiro mês de desenvolvimento fetal, e a maior parte do crescimento futuro depende amplamente do crescimento das fibras já existentes, embora alguma divisão celular possa ocorrer após uma lesão muscular.

As células perdidas devem ser constantemente substituídas em outros tecidos sujeitos a desgaste. Calculou-se que, em seres humanos, aproximadamente 1 a 2% de todas as células – totalizando 100 bilhões – sejam perdidas diariamente. A fricção mecânica provoca a perda das células superficiais da pele, e o alimento remove as células epiteliais de revestimento do tubo digestivo. Além disso, o ciclo de vida restrito das células sanguíneas envolve numerosas substituições. Tais perdas celulares são recompostas por mitose.

O desenvolvimento normal, no entanto, admite a morte celular, onde as células não são repostas. Conforme elas envelhecem, acumulam danos produzidos por agentes oxidantes destrutivos e finalmente morrem. Outras células sofrem morte programada ou **apoptose** (Gr. *apo*-, de, além de + *ptosis*, queda), que em muitos casos é necessária à continuidade do desenvolvimento e saúde do organismo. Por exemplo, durante o desenvolvimento embrionário dos vertebrados, dedos se desenvolvem, enquanto os tecidos entre eles morrem, um excesso de células do sistema imunológico de um indivíduo que atacariam as células dos seus próprios tecidos é destruído durante o seu processo de maturação, e células do sistema nervoso morrem para criar as convoluções cerebrais. A apoptose consiste em uma série previsível e bem coordenada de eventos: as células contraem-se, desintegram-se e os seus componentes são absorvidos por células vizinhas.

Resumo

As células são as unidades estruturais e funcionais básicas de todos os organismos vivos. As células eucarióticas diferem das

células procarióticas das bactérias e arqueobactérias em muitos aspectos; o mais conspícuo é a presença de um núcleo envolvido por membrana contendo cromossomos portadores do material hereditário composto por DNA ligado a proteínas para formar a cromatina. A cromatina consiste em cromossomos flexíveis e lineares que se tornam condensados e visíveis apenas durante a divisão celular.

As células são rodeadas por uma membrana plasmática que regula o fluxo do tráfego molecular entre as células e o seu ambiente imediato. O núcleo, envolvido por uma membrana dupla, contém cromatina, proteínas associadas e um ou mais nucléolos. Fora do envoltório nuclear, encontra-se o citoplasma, subdividido por uma rede membranosa: o retículo endoplasmático. Entre as organelas do interior celular estão o complexo de Golgi, mitocôndrias, lisossomos e outras vesículas envolvidas por membranas. O citoesqueleto é composto por microfilamentos (actina), microtúbulos (tubulina) e filamentos intermediários (vários tipos). Cílios e flagelos assemelham-se a fios de cabelo e são apêndices móveis que contêm microtúbulos. Movimentos ameboides dos pseudópodes operam por meio da montagem e desmontagem de microfilamentos de actina. Junções oclusivas, junções aderentes, desmossomos e junções comunicantes são conexões entre as células distinguíveis estrutural e funcionalmente.

As membranas celulares são compostas por uma bicamada fosfolipídica e outros materiais, incluindo colesterol e proteínas transmembrana. As extremidades hidrofílicas das moléculas fosfolipídicas estão nas superfícies interna e externa das membranas, e a porção dos ácidos graxos orienta-se para dentro, uma em direção à outra, formando uma camada central hidrofóbica.

As substâncias podem entrar nas células por difusão, transporte por mediação e endocitose. Os solutos, aos quais a membrana é impermeável, necessitam de canais ou uma molécula transportadora para atravessar a membrana. A água e os íons movem-se através de canais por difusão (na direção de um gradiente de concentração). A osmose é a difusão de água através de canais. Os sistemas de transporte mediado incluem a difusão facilitada (com um gradiente de concentração, não necessitando de energia) e o transporte ativo (contra um gradiente de concentração que requer energia). A endocitose inclui o englobamento pela célula de pequenas gotas (pinocitose) ou partículas (fagocitose). Na exocitose, o processo da endocitose é revertido.

A divisão celular é necessária para a produção de novas células a partir de células preexistentes e é a base para o crescimento em organismos multicelulares. Durante este processo, cromossomos nucleares replicados dividem-se por mitose, seguindo-se divisão citoplasmática ou citocinese.

Os quatro estágios da mitose são prófase, metáfase, anáfase e telófase. Na prófase os cromossomos replicados condensam-se em corpos reconhecíveis. Um fuso forma-se entre os centrossomos à medida que esses separam-se em polos opostos da célula. No final da prófase o envoltório nuclear desintegra-se e os cinetocoros de cada cromossomo aderem aos centrômeros através de microtúbulos. Na metáfase as cromátides-irmãs movem-se para o centro da célula e aí são mantidas pelos microtúbulos cinetocóricos. Na anáfase os centrômeros separam-se e as cromátides-irmãs são puxadas para lados opostos pelos microtúbulos cinetocóricos associados ao fuso mitótico. Na telófase, as cromátides-irmãs, agora chamadas cromossomos, posicionam-se no local do núcleo de cada nova célula e revertem à condição difusa da rede de cromatina. Uma membrana nuclear reaparece e ocorre a citocinese. No fim da mitose e citocinese, duas células geneticamente idênticas à célula-mãe foram produzidas.

O ciclo celular nos eucariotas inclui mitose, citocinese e interfase. Na interfase são reconhecidas as fases G_1, S e G_2, e a fase S é o momento de síntese do DNA (os cromossomos são replicados).

As células dividem-se rapidamente durante o desenvolvimento embrionário, e depois mais lentamente, com a idade. Algumas células continuam a dividir-se durante toda vida do animal para repor células perdidas por atrito e desgaste, enquanto outras, como as células nervosas e musculares, completam suas divisões durante o início do desenvolvimento, e muitas nunca voltam a se dividir. Algumas células sofrem morte celular programada ou apoptose, especialmente durante o desenvolvimento embrionário.

Questões de revisão

1. Explique a diferença (em princípio) entre um microscópio óptico e um microscópio eletrônico.
2. Descreva resumidamente a estrutura e a função dos seguintes itens: membrana plasmática, cromatina, núcleo, nucléolo,

retículo endoplasmático rugoso (RE rugoso), complexo de Golgi, lisossomos, mitocôndria, microfilamentos, microtúbulos, filamentos intermediários, centríolos, corpo basal (cinetossomo), junção oclusiva, junção comunicante, desmossomo, glicoproteína e microvilos.

3. Cite duas funções da actina e da tubulina.
4. Faça distinções entre cílios, flagelos e pseudópodes.
5. Quais são as funções dos principais constituintes da membrana plasmática?
6. Nosso conceito atual de membrana plasmática é conhecido como modelo em mosaico fluido. Por quê?
7. Quando você coloca algumas células sanguíneas vermelhas em uma solução, observa que elas incham e explodem. Quando células são colocadas em outra solução, murcham e enrugam. Explique o que aconteceu em cada caso.
8. A membrana celular é uma barreira efetiva ao movimento molecular; mesmo assim muitas substâncias entram e saem da célula. Explique os mecanismos através dos quais isto ocorre e comente as suas exigências energéticas.
9. Aponte as distinções entre fagocitose, pinocitose, endocitose mediada por receptores e exocitose.
10. Defina os seguintes termos: cromossomo, centrômero, centrossomo, cinetocoro, mitose, citocinese e sincício.
11. Explique as fases do ciclo celular e comente os processos celulares importantes que ocorrem durante cada fase. O que é G_0?
12. Forneça a denominação dos estágios da mitose ordenadamente, descrevendo para cada um o comportamento e a estrutura dos cromossomos.
13. Descreva resumidamente os modos de morte celular durante a vida normal de um organismo multicelular.

Para aprofundar seu raciocínio. A fibrose cística é a mais comum das doenças herdadas por genes recessivos entre os caucasianos. Ocorre, primariamente, pela ausência ou mau funcionamento de um canal de proteína transmembrana (CFTR) que proporciona o fluxo regulado de íons cloreto no ser humano normal. Do seu conhecimento da estrutura e função celular e do transporte através da membrana, proponha algumas razões pelas quais o canal CFTR pode não estar presente na membrana plasmática de alguns pacientes de fibrose cística, ou pode não funcionar corretamente em outros pacientes.

Referências selecionadas

Ainsworth, C. 2007. Tails of the unexpected. Nature **448:**638-641. *Aborda novas pesquisas sobre o papel dos cílios na sinalização das células de organismos multicelulares e de uma única célula. Estudos sobre a disfunção dos cílios em uma variedade de doenças indicam a amplitude de suas funções.*

Alberts, B., D. Bray, K. Hopkin, A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2003. Essential cell biology, ed. 5. New York, Garland Science Publishing. *Um texto bem escrito que descreve de forma detalhada os mecanismos celulares.*

Kaksonen, M., C. P. Toret, and D. G. Drubin. 2006. Harnessing action dynamics for clathrin-coated endocytosis. Nature Reviews, Molecular Cell Biology **7:**404-414. *O foco desse artigo é a endocitose mediada por receptores, mas o papel da actina na fagocitose e na pinacitose também é discutido.*

Pollard, T. D., and W. C. Earnshaw. 2008. Cell Biology, ed. 2. Philadelphia, Saunder/Elsevier. *Um livro didático atual e completo sobre biologia celular.*

Roth, R. 2006. Clathrin-mediated endocytosis before fluorescent proteins. Nature Reviews, Molecular Cell Biology **7:**63-68. *Uma excelente discussão sobre a história da linha do tempo da ciência, destacando o processo dinâmico da endocitose mediada pelo receptor.*

CAPÍTULO 4

Metabolismo Celular



Veado-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*) forrageando bolotas.

Postergação da segunda lei

Os sistemas vivos parecem contradizer a segunda lei da termodinâmica: a energia no universo é unidirecional, tem sido e sempre será degradada em calor. Esse aumento na desordem, ou aleatoriedade, em qualquer sistema fechado é denominado **entropia**. Os sistemas vivos, no entanto, *diminuem* sua entropia, *aumentando* a organização molecular de sua estrutura. Um organismo torna-se imensamente mais complexo e organizado enquanto se desenvolve de ovo fertilizado a adulto.

A segunda lei da termodinâmica, entretanto, é aplicável aos sistemas fechados, e os organismos não o são. O crescimento e a manutenção dos animais ocorrem pela captura de energia livre do ambiente. Quando um veado delicia-se com bolotas e frutos de faia no verão, ele transfere energia potencial, armazenada como energia química nos tecidos dos frutos, para o seu próprio corpo. Então, em sequências passo a passo chamadas vias bioquímicas, essa energia é gradualmente liberada para fornecer combustível às várias atividades do veado. Na realidade, o veado diminui sua própria entropia interna aumentando a entropia do seu alimento. No entanto, a estrutura ordenada do veado não é permanente; será dissipada quando ele morrer.

A fonte primária da energia para o veado – e para quase toda a vida na Terra – é o Sol (Figura 4.1). A luz do Sol é capturada pelas plantas verdes, que felizmente acumulam energia química suficiente para o seu próprio sustento e o dos animais que delas se alimentam. Assim, a segunda lei não é violada; simplesmente é “congelada” pela vida terrestre, que usa o fluxo contínuo de energia solar para manter uma biosfera com ordem interna elevada, pelo menos pelo período de tempo de

existência da vida.

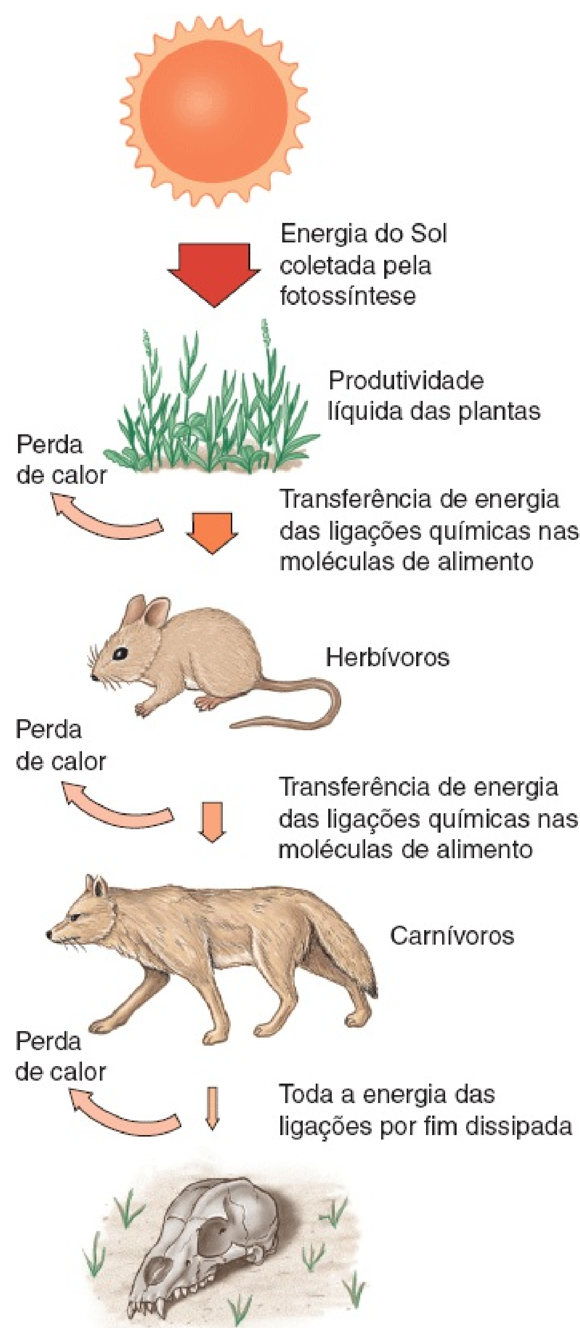


Figura 4.1 A energia solar sustenta virtualmente toda a vida na Terra. A cada transferência de energia, entretanto, aproximadamente 90% da energia é perdida como calor.

Todas as células precisam captar energia, sintetizar sua própria estrutura interna, controlar a maior parte da sua atividade e defender os seus limites. **Metabolismo celular** refere-se à totalidade dos processos químicos que ocorrem dentro das células vivas para desenvolver essas atividades. Embora o enorme número de reações seja extremamente complexo, as vias metabólicas centrais, pelas quais escoam matéria e energia, são mantidas nos organismos.

ENERGIA E AS LEIS DA TERMODINÂMICA

O conceito de energia é fundamental a todos os processos vitais. Em geral, definimos energia como a capacidade de realizar trabalho, efetuar mudanças. A energia é também uma quantidade algo abstrata, que é difícil de definir e de medir. A energia não pode ser vista; ela pode somente ser identificada pelo modo como afeta a matéria.

A energia pode existir em dois estados: cinética ou potencial. **Energia cinética** é a energia do movimento. **Energia potencial** é energia armazenada, que não está realizando trabalho, mas é capaz de efetuá-lo. A energia pode ser transformada de um estado para outro. Especialmente importante para os organismos vivos é a energia química, uma forma de energia potencial armazenada nas ligações químicas das moléculas. A energia química pode ser usada quando as ligações são rearranjadas para liberar energia cinética. Muito do trabalho realizado pelos organismos vivos envolve a conversão de

energia potencial em energia cinética.

A conversão de uma forma de energia em outra é governada pelas duas leis da termodinâmica. A **primeira lei da termodinâmica** estabelece que a energia não pode ser criada nem destruída. Ela pode mudar de uma forma para outra, mas a quantidade total de energia permanece a mesma. Resumindo, a energia é conservada. Se queimamos gasolina em um motor, não criamos energia nova; mas meramente convertemos a energia química da gasolina em outra forma, nesse exemplo, energia mecânica e térmica. A **segunda lei da termodinâmica**, introduzida no prólogo deste capítulo, diz respeito à transformação de energia. Essa lei fundamental estabelece que um sistema fechado move-se em direção a um aumento da desordem, ou entropia, conforme a energia é dissipada do sistema (Figura 4.2). Os sistemas vivos, entretanto, são sistemas abertos que não apenas mantêm sua organização, mas também a ampliam, como durante o desenvolvimento de um animal desde o ovo até a fase adulta.

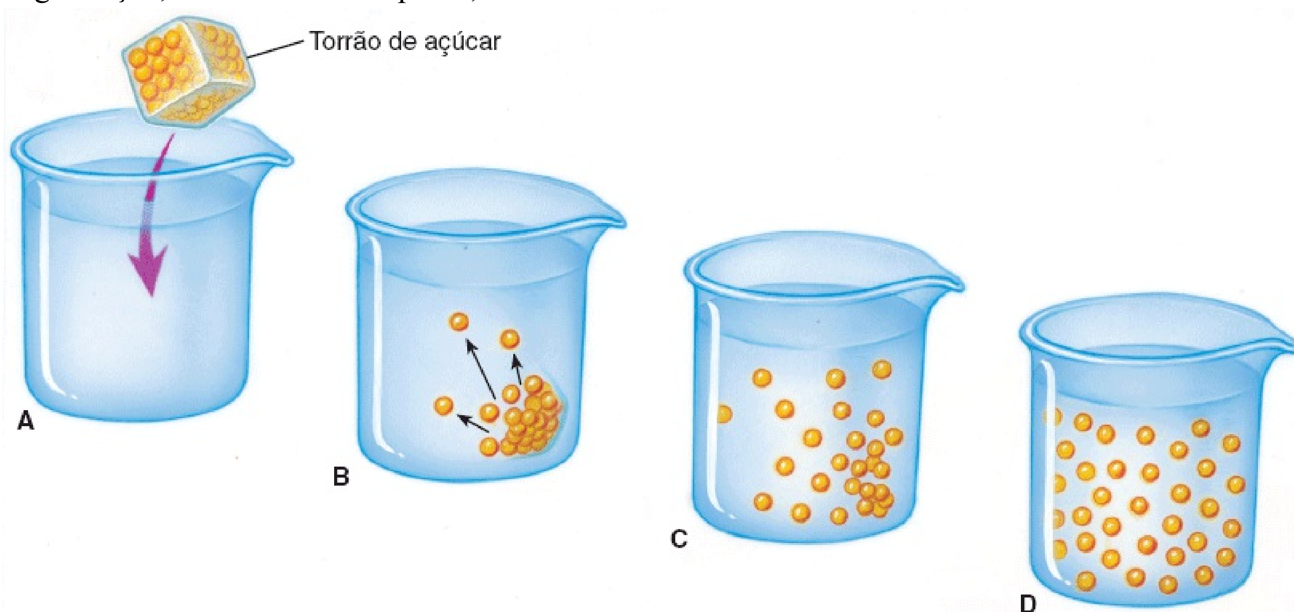
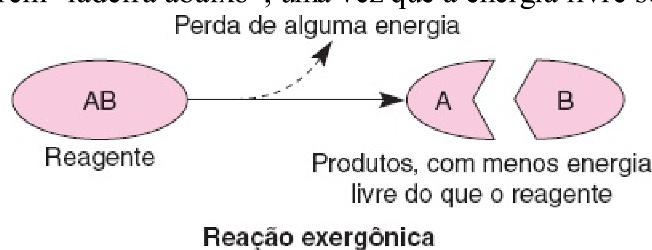


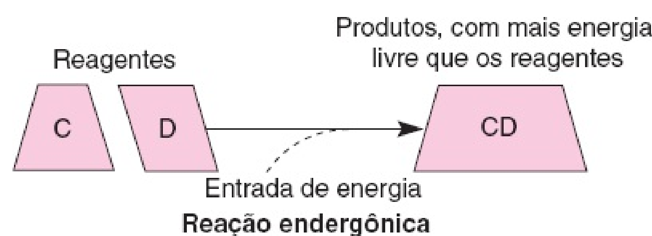
Figura 4.2 Difusão de um soluto em uma solução, um exemplo de entropia. Quando o soluto (moléculas de açúcar) é introduzido em uma solução (**A**), o sistema está ordenado e instável (**B**). Sem energia para manter essa ordem, as partículas de soluto se distribuem na solução (**C**), atingindo um estado de desordem (equilíbrio) (**D**). A entropia aumentou do diagrama da esquerda para o da direita.

Energia livre

Para descrever as mudanças de energia das reações químicas, os bioquímicos usam o conceito de **energia livre**. A energia livre é simplesmente a energia disponível em um sistema para realizar trabalho. Em uma molécula, a energia livre é igual à energia presente nas ligações químicas menos a energia que não pode ser usada. A maioria das reações nas células libera energia livre e são denominadas **exergônicas** (Gr. *ex*, fora, + *ergon,* trabalho). Tais reações são espontâneas, embora possam ocorrer lentamente, mas sempre ocorrem "ladeira abaixo", uma vez que a energia livre sempre é perdida do sistema. Assim:



Entretanto, muitas reações importantes nas células necessitam adição de energia livre e são denominadas **endergônicas** (Gr. *endon,* dentro, + *ergon,* trabalho). Tais reações precisam ser "empurradas ladeira acima" porque os produtos contêm mais energia do que os reagentes.



Descrito mais adiante, o ATP é um intermediário energeticamente rico e onipresente usado pelos organismos para alimentar reações endergônicas importantes como as necessárias ao transporte ativo de moléculas através das membranas (ver Capítulo 3) e síntese celular.

PAPEL DAS ENZIMAS

Enzimas e ativação energética

Para qualquer reação ocorrer, mesmo as exergônicas que tendem a acontecer de forma espontânea, as ligações químicas devem, primeiramente, ser desestabilizadas.. Parte da energia, denominada **energia de ativação**, precisa ser suprida antes que a ligação seja forçada o bastante para se romper. Só então a formação de produtos de reação ocorrerá, com uma perda geral de energia livre, se a reação for exergônica. Essa exigência de energia de ativação nas reações químicas pode ser comparada com a energia necessária para empurrar uma bola até o topo de uma colina antes que ela desça espontaneamente pelo outro lado, com a bola liberando sua energia à medida que ela desce (Figura 4.3, painel superior).

Uma maneira de ativar os reagentes químicos é elevar a temperatura para aumentar a taxa de colisões moleculares e romper as ligações químicas. Assim, o calor pode conceder a energia de ativação necessária para que uma reação ocorra. As reações metabólicas, entretanto, precisam ocorrer em temperaturas biologicamente toleráveis, em geral muito baixas, para permitir que as reações ocorram numa taxa capaz de sustentar a vida. Em vez disso, os sistemas vivos desenvolveram uma estratégia diferente: eles empregam **catalisadores**.

Os catalisadores são substâncias químicas que aceleram as reações sem afetar o resultado delas e sem serem alterados ou destruídos por elas. Um catalisador não pode fazer uma reação energeticamente impossível acontecer; simplesmente acelera uma reação que progrediria a uma taxa muito baixa sem a sua presença.

As **enzimas** são os catalisadores do mundo vivo. O talento catalítico especial de uma enzima é seu poder de reduzir a quantidade de energia de ativação necessária para uma reação. Efetivamente, uma enzima conduz uma reação através de um ou mais passos intermediários, cada um dos quais necessitará muito menos energia de ativação do que a exigida por uma reação não assistida por enzima (Figura 4.3). Note que as enzimas não suprem a energia de ativação. Em vez disso, elas reduzem a barreira da energia de ativação, tornando mais provável de acontecer. As enzimas afetam somente a taxa de reação. Elas não alteram de nenhuma maneira a mudança promovida pela energia de ativação de uma reação (energia liberada ou consumida).

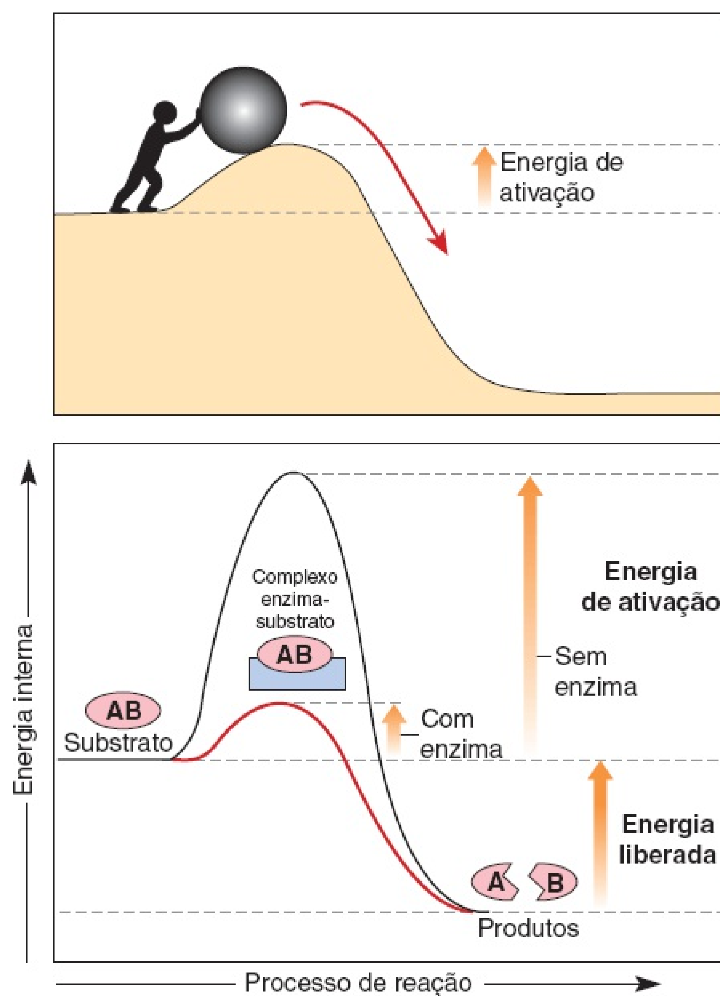


Figura 4.3 As mudanças de energia durante uma catálise enzimática de um substrato. A reação geral ocorre com uma liberação de energia (exergônica). Na ausência de uma enzima, o substrato é estável por causa da grande quantidade de energia de ativação necessária para romper ligações químicas fortes. A enzima reduz a barreira de energia formando um intermediário químico com estado energético interno muito mais baixo.

Natureza das enzimas

As enzimas são moléculas complexas que variam em tamanho desde moléculas simples, pequenas, com um peso molecular de 10.000, a moléculas altamente complexas, com pesos moleculares de até 1 milhão. Muitas enzimas são proteínas puras – cadeias de aminoácidos com muitas interligações e dobras. Outras enzimas necessitam da participação de grupos não proteicos pequenos, chamados **cofatores**, para realizar sua função enzimática. Esses cofatores, formadores de uma parte funcional da enzima, em alguns casos são íons metálicos (como os íons ferro, cobre, zinco, magnésio, potássio e cálcio). Exemplos são a anidrase carbônica (ver Capítulo 31), que contém zinco; os citocromos (enzimas da cadeia transportadora de elétrons, mais adiante), que contêm ferro, e a troponina (uma enzima da contração muscular, ver Capítulo 29), que requer cálcio para desempenhar sua função. Outra classe de cofatores é orgânica e denominada **coenzimas**. Elas contêm grupos derivados das vitaminas e a maioria delas precisa ser suprida pela dieta. Todas as vitaminas do complexo B são compostos coenzimáticos. Como os animais perderam a habilidade de sintetizar os componentes vitamínicos das coenzimas, é óbvio que uma deficiência vitamínica pode ser séria. Contudo, as vitaminas são recuperadas em sua forma original e usadas repetidamente, ao contrário dos nutrientes e combustíveis da dieta, que precisam ser repostos após serem assimilados em materiais estruturais ou queimados. Exemplos de coenzimas que contêm vitaminas são a nicotinamida-adenina-dinucleotídio (NAD), que contém o ácido nicotínico (niacina), a coenzima A, que contém o ácido pantotênico, e a flavina-adenina-dinucleotídio (FAD), que contém riboflavina (vitamina B_2). Um outro tipo de molécula, o ácido ribonucleico (RNA), é sabido agora possuir atividade enzimática. Especificamente, o RNA ribossômico (RNAr), o principal componente dos ribossomos, fornece a energia de ativação que habilita a união dos aminoácidos em cadeias polipeptídicas durante o processo de tradução (ver Capítulo 5).

Ação das enzimas

Uma enzima funciona por associação altamente específica com o seu **substrato**, a molécula cuja reação ela catalisa. As enzimas têm um centro ativo localizado dentro de uma fenda ou bolsa com uma configuração molecular única. O centro ativo tem uma superfície flexível, que se conforma ao substrato e o envolve (Figura 4.4). A ligação da enzima ao substrato forma um **complexo enzima-substrato (complexo ES)**, pelo qual o substrato se mantém unido a um ou mais pontos do centro ativo por ligações covalentes. O complexo ES não é forte e se dissociará facilmente, mas, durante o rápido momento em que está formado, a enzima fornece um ambiente químico único que provoca um estresse em certas ligações químicas do substrato, de maneira tal que muito menos energia é necessária para completar a reação.

Como os bioquímicos têm certeza de que um complexo substrato-enzima existe se sua formação é tão rapidamente seguida de dissociação? A evidência original oferecida por Leonor Michaelis, em 1913 é que, quando a concentração do substrato é aumentada, enquanto a concentração da enzima é mantida constante, a taxa de reação atinge a velocidade máxima, muito semelhante àquela observada durante o transporte mediado por transportador (ver Capítulo 3). A interpretação desse *efeito de saturação é* que todos os centros catalíticos estão preenchidos em presença de alta concentração de substrato. O efeito de saturação não é observado em reações não catalisadas. Outra evidência inclui a observação de que o complexo ES mostra características espectroscópicas únicas, não mostradas pela enzima nem pelo substrato individualmente. Além disso, alguns complexos ES podem ser isolados em forma pura, e pelo menos um tipo (ácidos nucleicos e suas enzimas polimerases) tem sido visualizado diretamente ao microscópio eletrônico.

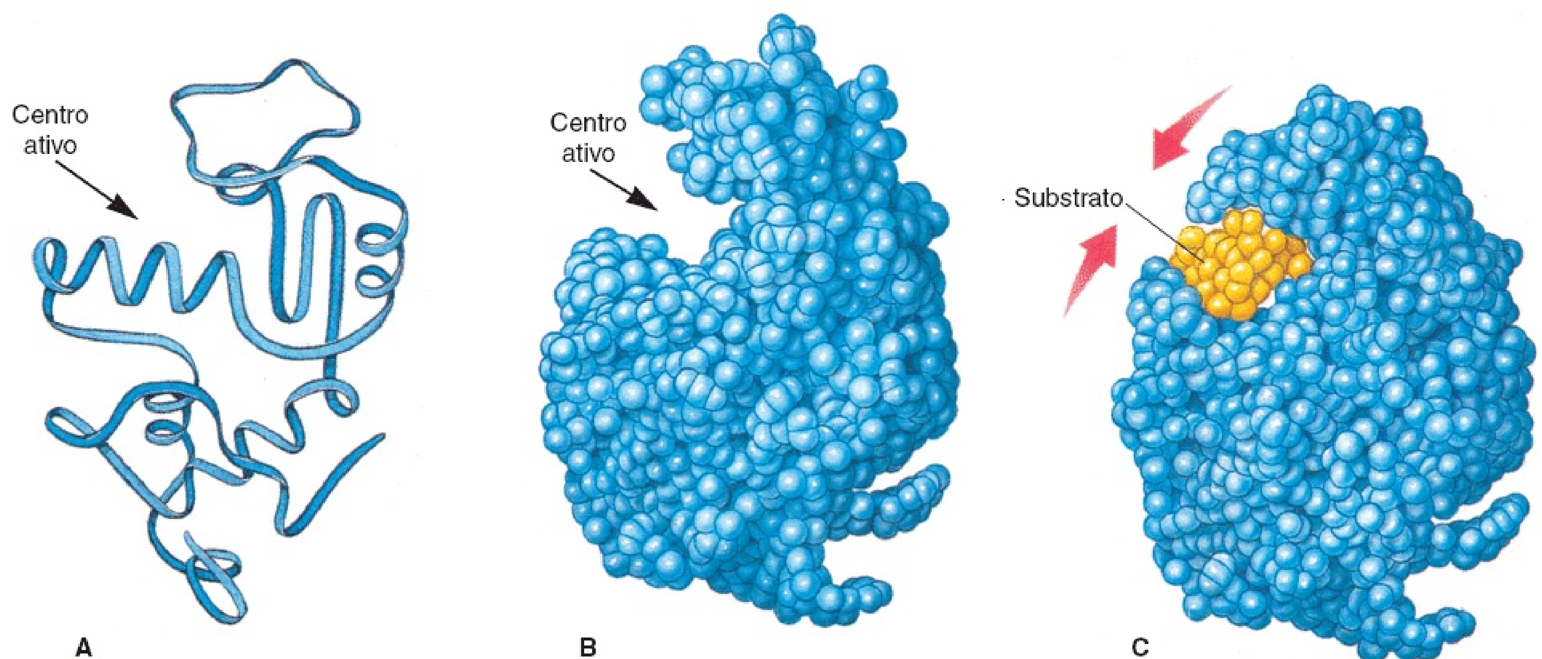


Figura 4.4 Como trabalha uma enzima. O modelo em fita (**A**) e o modelo tridimensional (**B**) mostram que a enzima lisozima apresenta uma bolsa contendo o centro ativo. Quando uma cadeia de açúcares (substrato) entra na bolsa (**C**), a proteína enzimática muda levemente seu formato de maneira que a bolsa envolve o substrato, ajustando-se à sua forma para criar o complexo enzima-substrato (complexo ES). Isso posiciona o centro ativo (aminoácidos na proteína) na proximidade da ligação entre açúcares adjacentes na cadeia, causando a sua quebra na cadeia de açúcar.

As enzimas envolvidas em reações cruciais fornecedoras da energia celular com frequência agem constantemente, e é usual que operem em conjunto e não isoladamente. Por exemplo, a conversão da glicose em dióxido de carbono e água ocorre através de 19 reações, e cada uma exige uma enzima específica (ver adiante). Enzimas tão cruciais são encontradas em concentrações relativamente altas na célula e podem implementar sequências enzimáticas particularmente complexas e altamente integradas. Uma enzima realiza o primeiro passo; então, outra enzima liga-se ao produto e catalisa o próximo passo. O processo continua até alcançar o fim da via enzimática. As reações são ditas acopladas. Reações acopladas são explicadas na seção sobre a transferência de energia química pelo ATP (ver adiante).

Especificidade das enzimas

Um dos atributos mais característicos das enzimas é a sua alta especificidade. Ela é consequência do ajuste molecular exato exigido por enzima e substrato, de tal modo que são específicos um do outro. Além disso, uma enzima catalisa apenas uma única reação. Diversamente de reações realizadas em um laboratório de química orgânica, estas não resultam em reações paralelas ou subprodutos.

Há, no entanto, alguma variação no grau de especificidade. Algumas enzimas catalisam a oxidação (desidrogenação ou remoção de hidrogênio) de um único substrato. Por exemplo, durante a respiração celular, a desidrogenase succínica catalisa apenas a oxidação do ácido succínico (ver o ciclo de Krebs, adiante). Outras, como as proteases (p. ex., pepsina e tripsina liberadas no trato digestivo durante a digestão, Capítulo 32), atuam sobre quase qualquer proteína, embora cada protease tenha o seu ponto particular de ataque em cada proteína (Figura 4.5). Em geral, uma enzima liga-se a uma molécula de substrato de cada vez, catalisa sua mudança química, libera o produto e repete o processo com outra molécula de substrato. A enzima pode repetir o processo bilhões de vezes até seu esgotamento final (em poucas horas ou vários anos), quando é quebrada por enzimas necrófagas na célula. Algumas enzimas realizam ciclos catalíticos sucessivos com velocidades superiores a milhões de ciclos por minuto, mas a maioria opera a taxas relativamente mais lentas. Muitas enzimas são repetidamente ativadas e desativadas; vários mecanismos reguladores da atividade enzimática são bem conhecidos.

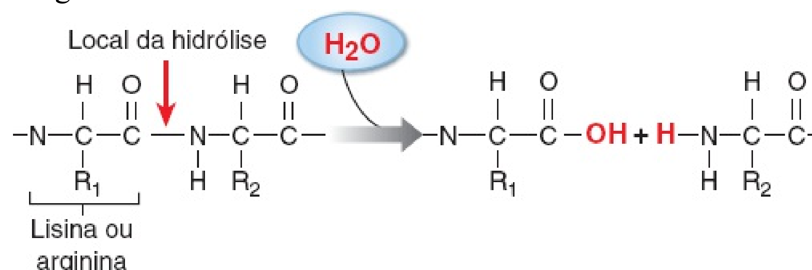


Figura 4.5 Especificidade do substrato da tripsina. Quebra apenas ligações peptídicas adjacentes à lisina ou arginina, mas o faz em muitos tipos diferentes de proteína.

Reações catalisadas por enzimas

As reações catalisadas por enzimas são reversíveis, o que é sinalizado pelas setas duplas entre substrato e produtos, como neste exemplo:



$$\text{Ácido fumárico} + H_2O \leftrightharpoons \text{Ácido málico}$$

Entretanto, por várias razões, as reações catalisadas por enzimas, na sua maioria, tendem a ser, predominantemente, unidirecionais. Por exemplo, a enzima proteolítica pepsina degrada proteínas em aminoácidos (uma reação **catabólica**), mas ela não acelera a reorganização de aminoácidos em uma quantidade significativa de proteína (uma reação **anabólica**). O mesmo é verdadeiro para a maioria das enzimas catalisadoras da clivagem de grandes moléculas, tais como ácidos nucleicos, polissacarídios, lipídios e proteínas. Em geral, há um conjunto de reações e enzimas que as quebram (catabolismo; Gr. *kata*, abaixo, + *bole,* através), mas precisam ser ressintetizadas por um conjunto diverso de reações, catalisadas por enzimas diferentes (anabolismo; Gr. *ana*, acima, + *bole*, através).

A *direção* resultante de uma reação química depende do conteúdo energético relativo das substâncias envolvidas. A reação é mais facilmente reversível se há pouca mudança na energia química das ligações das moléculas do substrato e seus produtos. Por outro lado, se grandes quantidades de energia são liberadas, conforme a reação prossegue em uma direção, mais energia precisa ser fornecida de alguma forma para levar a reação na direção contrária. Por essa razão, muitas reações catalisadas por enzimas, se não a maior parte delas, são irreversíveis na prática, a menos que a reação seja acoplada a uma outra e disponibilize energia suficiente para reverter a reação acoplada a ela. Reações reversíveis e irreversíveis na célula são combinadas de maneira complexa para possibilitar síntese e degradação.

Hidrólise significa literalmente "quebra com água". Nas reações de hidrólise, uma molécula é quebrada pela adição de água ao local de clivagem. Um átomo de hidrogênio é combinado a uma subunidade, e uma unidade hidroxila (–OH) é adicionada à outra (Figura 4.5). Isso quebra a ligação covalente entre as subunidades. A hidrólise é o oposto de reações de condensação (perda de água), nas quais as subunidades moleculares são ligadas pela remoção de água. As macromoléculas são construídas por reações de condensação.

REGULAÇÃO ENZIMÁTICA

Embora algumas enzimas pareçam funcionar automaticamente, a atividade de outras é rigidamente controlada. No primeiro caso, suponhamos que a função de uma enzima seja converter A em B. Se B for removido por conversão em outro composto, a enzima tende a restaurar a razão original de B em relação a A. Como muitas enzimas atuam de maneira reversível, podem resultar tanto em síntese como em degradação. Por exemplo, um excesso de um intermediário do ciclo de Krebs (ver adiante) contribuiria para a síntese de glicogênio; uma depleção de tal metabólito levaria à quebra de glicogênio. Entretanto, essa compensação automática (equilíbrio) não é suficiente para explicar a regulação do metabolismo celular.

Há mecanismos para regulação crítica de enzimas tanto na sua *quantidade* quanto na sua *atividade*. Genes para a síntese de uma enzima podem ser ativados ou inativados dependendo da presença ou ausência da molécula de um substrato. Assim é controlada a *quantidade* de uma enzima.

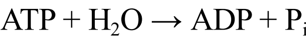
Os mecanismos que alteram a atividade de enzimas podem, de maneira fácil e precisa, ajustar vias metabólicas para mudar condições em uma célula. A presença ou aumento na concentração de algumas moléculas pode alterar a forma (conformação) de enzimas particulares, ativando-as ou inibindo-as (Figura 4.6). Por exemplo, a fosfofrutoquinase, que catalisa a fosforilação da glicose-6-fosfato a frutose-1,6-difosfato (ver Figura 4.16), é inibida por concentrações altas de ATP ou ácido cítrico. Sua presença significa que uma quantidade suficiente de energia foi produzida e que o metabolismo adicional de energia não é necessário. Em alguns casos, o produto final de uma dada via metabólica inibe a primeira enzima da via. Esse método é chamado de **inibição por retroalimentação**.

Além de estarem sujeitas à alteração na sua conformação, muitas enzimas ocorrem tanto na forma ativa quanto na inativa. Essas formas podem ser quimicamente diferentes. Por exemplo, uma maneira comum de ativar ou desativar uma enzima é adicionar um grupo fosfato à molécula, mudando a sua conformação e expondo ou bloqueando o centro ativo da enzima. As enzimas que degradam o glicogênio (fosforilase) e o sintetizam (sintetase) são encontradas tanto na forma ativa quanto inativa. As condições que ativam a fosforilase tendem a desativar a sintetase, e vice-versa.

TRANSFERÊNCIA DE ENERGIA QUÍMICA PELO ATP

As reações endergônicas são aquelas que não ocorrem espontaneamente porque seus produtos necessitam de um *input* de energia livre. Entretanto, uma reação endergônica pode ser conduzida pelo acoplamento entre uma reação que necessita de energia com outra que a forneça. O ATP é o mediador mais comum em **reações acopladas** e, por conduzir tais reações energeticamente desfavoráveis, é de importância central nos processos metabólicos.

A molécula de ATP consiste em adenosina (a purina adenina e a ribose, um açúcar com cinco carbonos) e um grupo trifosfato. A maior parte da energia livre do ATP reside no grupo trifosfato, especialmente nas duas **ligações de fosfoanidrido** entre os três grupos fosfato chamadas **"ligações de alta energia"** (Figuras 4.7 e 4.8). Em geral, apenas a ligação de alta energia mais exposta é hidrolisada para liberar energia livre quando o ATP é convertido a adenosina difosfato (ADP) e fosfato inorgânico:



$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + P_i$$

em que P_i representa fosfato inorgânico (i = inorgânico). Os grupos de alta energia no ATP frequentemente são designados pelo símbolo "til" ~ (Figura 4.7). Uma ligação fosfato de alta energia é grafada como, ~ P, e uma ligação de baixa energia (como a ligação entre o grupo trifosfato e adenosina), como –P. Assim o ATP pode ser simbolizado como A–P ~ P ~ P e o ADP como A–P ~ P.

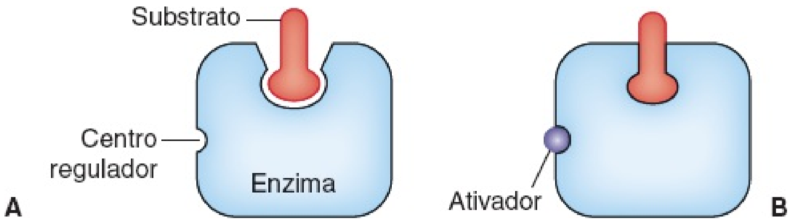


Figura 4.6 Regulação enzimática. **A.** O centro ativo de uma enzima pode não se ajustar ao substrato em ausência de um ativador. **B.** Com o centro regulador da enzima ocupado por um ativador, a enzima liga-se ao substrato e o local torna-se cataliticamente ativo.

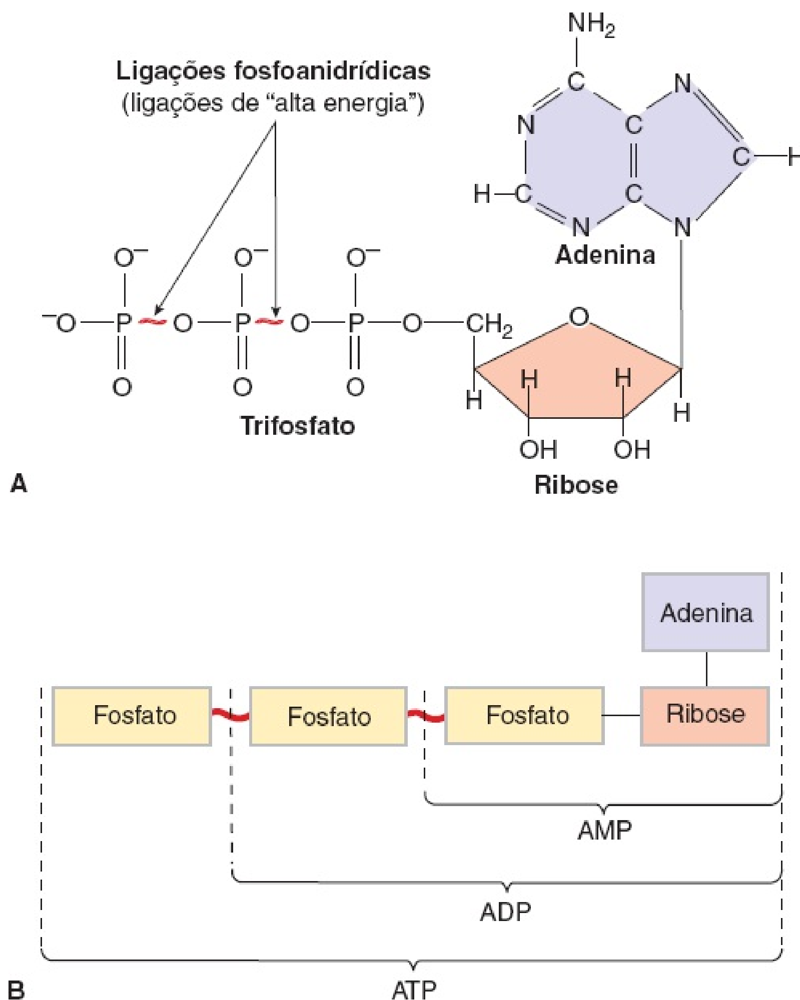


Figura 4.7 A. Estrutura do ATP. **B.** Formação do ATP a partir do ADP e AMP. ATP: adenosina trifosfato; ADP: adenosina difosfato; AMP: adenosina monofosfato.

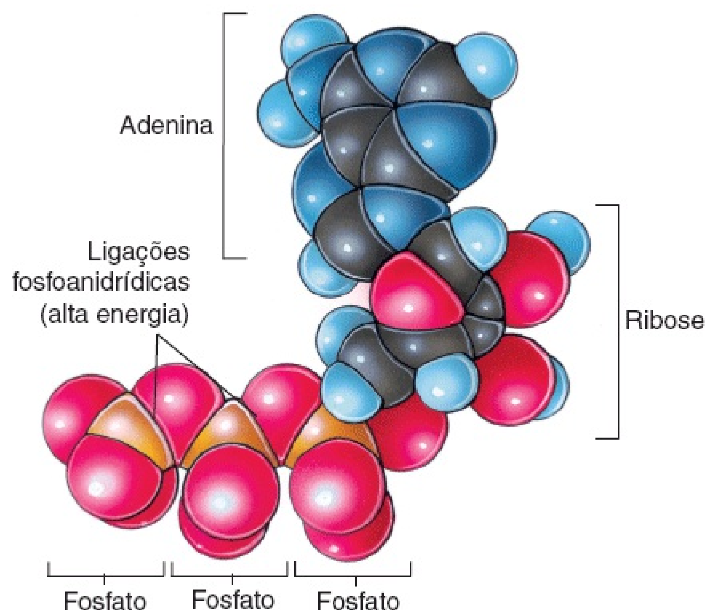


Figura 4.8 Modelo molecular tridimensional do ATP. Nesse modelo, o carbono é mostrado em preto, o nitrogênio em azul, o oxigênio em vermelho e o fósforo em laranja.

A maneira pela qual o ATP conduz uma reação acoplada é mostrada na Figura 4.9. Uma reação acoplada é, na realidade, um sistema envolvendo duas reações ligadas por um transportador de energia (como o ATP). A conversão do substrato A em produto A é endergônica porque o produto contém mais energia livre do que o substrato. Portanto, é necessário suprir energia acoplando-se a reação a outra de natureza exergônica, a conversão do substrato B em produto B. O substrato B nessa reação é comumente chamado um **combustível** (p. ex., glicose ou um lipídio). A energia da ligação que é liberada na reação B é transferida ao ADP, que é convertido em ATP. Agora o ATP contribui com a energia de suas ligações fosfato para a reação A, e ADP e P_i são novamente produzidos.

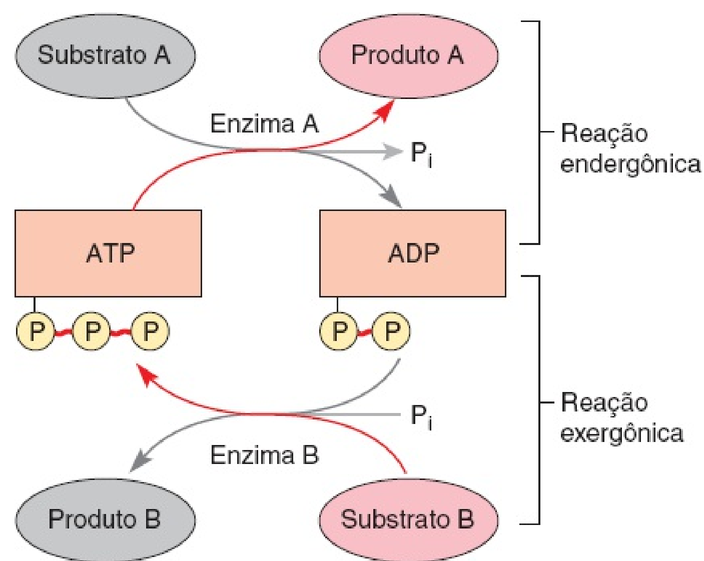


Figura 4.9 Uma reação acoplada. A conversão endergônica do substrato A em produto A não ocorrerá espontaneamente, mas exigirá um *input* de energia de outra reação envolvendo grande liberação de energia. O ATP é o intermediário através do qual a energia é transportada.

As ligações de alta energia do ATP são na realidade ligações muito fracas e instáveis. Sendo instável, a energia do ATP é facilmente liberada quando o ATP é hidrolisado em reações celulares. Note que o ATP é um **agente acoplador energético**, e *não* um combustível. Não é um armazém de energia reservado para alguma necessidade futura. Ao contrário, é produzido por um conjunto de reações e, quase imediatamente, consumido por outro. O ATP é formado à medida que é necessário, primordialmente por processos oxidativos nas mitocôndrias (ver Capítulo 3). O oxigênio não é consumido a menos que as moléculas de ADP e fosfato estejam disponíveis e estas não se tornam disponíveis até que o ATP seja hidrolisado por algum processo consumidor de energia. O *metabolismo é autorregulador na sua maior parte.*

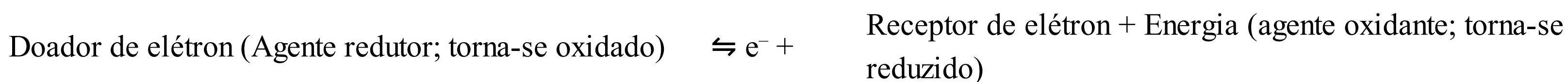
RESPIRAÇÃO CELULAR

Como o transporte de elétrons é usado para capturar energia química das ligações

Visto que o ATP é um denominador comum de energia pelo qual todas as máquinas celulares são alimentadas, precisamos perguntar como essa energia é retirada dos substratos combustíveis. Essa questão nos direciona a uma importante generalização: *todas as células obtêm suas necessidades de energia química de reações de oxirredução.* Isso significa que, na degradação das moléculas de combustível, átomos de hidrogênio (elétrons e prótons) são passados de doadores de elétrons a receptores de elétrons com liberação de energia. Uma porção dessa energia é aprisionada e usada para formar ligações de alta energia de moléculas como o ATP.

Uma reação de oxirredução (“redox”) envolve a transferência de elétrons de um doador de elétrons (o agente redutor) para um receptor de elétrons (o agente oxidante). Tão logo o doador de elétrons perde seus elétrons, torna-se oxidado. Tão logo o receptor de elétrons recebe elétrons, torna-se reduzido (Figura 4.10). Em outras palavras, um agente redutor torna-se oxidado quando reduz um outro composto, e um agente oxidante torna-se reduzido quando oxida outro composto. Assim, para cada oxidação deve haver uma redução correspondente.

Em uma reação de oxirredução, o doador e o receptor do elétron formam um par redox:



Quando elétrons são recebidos pelo agente oxidante, a energia é liberada porque os elétrons movem-se para uma posição mais estável.

O ATP pode ser produzido em uma célula quando elétrons fluem através de uma série de moléculas transportadoras. Cada transportador é reduzido quando recebe elétrons e então é reoxidado quando passa elétrons ao próximo transportador na série. Transferindo elétrons passo a passo dessa maneira, a energia é liberada gradualmente e o ATP é produzido. Finalmente, os elétrons são transferidos para um **receptor final de elétrons.** A natureza desse aceptor final é a chave determinante da eficiência geral do metabolismo celular.

Metabolismo anaeróbico versus metabolismo aeróbico

Os heterótrofos (organismos que não podem sintetizar seu próprio alimento mas precisam obtê-lo do ambiente, incluindo animais, fungos e muitos organismos unicelulares) são divididos em dois grupos com base na eficiência de produção de energia durante o metabolismo celular: **aeróbios**, aqueles que usam oxigênio molecular como receptor final de elétrons, e **anaeróbios**, aqueles que empregam alguma outra molécula como receptor final de elétrons.

A vida originou-se em ausência de oxigênio e a abundância de oxigênio atmosférico foi produzida após a evolução de organismos fotossintéticos (autótrofos), tal como foi discutido no Capítulo 2. Alguns organismos estritamente anaeróbicos ainda existem e de fato desempenham papéis importantes em *habitats* especializados. Entretanto, a evolução favoreceu o metabolismo aeróbico, não apenas porque o oxigênio tornou-se disponível, mas também pelo fato de ser imensamente mais eficiente na recuperação da energia do que o metabolismo anaeróbico. Em ausência de oxigênio, apenas uma fração muito pequena da energia das ligações presentes nos nutrientes pode ser liberada. Por exemplo, quando um microrganismo anaeróbico degrada glicose, o receptor final de elétrons (como o ácido pirúvico) ainda contém a maior parte da energia da molécula de glicose original. Um organismo aeróbico, por outro lado, usando oxigênio como receptor final de elétrons, oxida completamente a glicose a dióxido de carbono e água. Quase 20 vezes mais energia é liberada quando a glicose está completamente oxidada do que quando ela é degradada somente até o estágio do ácido pirúvico. Uma vantagem óbvia do metabolismo aeróbico é a necessidade de uma quantidade muito menor de alimento para manter uma dada taxa metabólica.

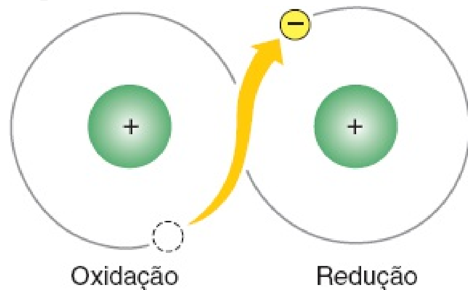


Figura 4.10 Um par redox. A molécula à esquerda é oxidada pela perda de um elétron. A molécula à direita é reduzida pelo ganho de um elétron.

Síntese da respiração

O metabolismo aeróbico é em geral chamado de **respiração celular**, definida como a oxidação de moléculas combustíveis para produzir energia com o oxigênio molecular como receptor final de elétrons. A oxidação de moléculas combustíveis descreve a *remoção de elétrons*, e *não* a combinação direta do oxigênio molecular com moléculas combustíveis. Examinemos os aspectos gerais do processo antes de considerá-lo detalhadamente.

Hans Krebs, o bioquímico britânico que tanto contribuiu para o nosso entendimento da respiração, descreveu três estágios na oxidação completa das moléculas combustíveis a dióxido de carbono e água (Figura 4.11). No estágio I, o alimento passando através do trato intestinal é digerido em moléculas pequenas que podem ser absorvidas pela circulação (ver Capítulo 32). Não há produção de energia útil durante a digestão. No estágio II, também chamado **glicólise**, a maior parte da glicose é convertida em duas unidades com três carbonos (ácido pirúvico) no citoplasma. As moléculas de ácido pirúvico entram nas mitocôndrias, onde, em outra reação, combinam-se com uma coenzima (coenzima A) ou CoA para formar acetilcoenzima A ou acetil-CoA. Algum ATP é gerado no estágio II, mas a produção é pequena quando comparada à obtida no estágio III da respiração. A oxidação final das moléculas combustíveis no estágio III realiza-se com uma grande produção de ATP. Esse estágio ocorre inteiramente nas mitocôndrias. A acetilcoenzima A é conduzida para o ciclo de Krebs, onde o grupo acetil é completamente oxidado a dióxido de carbono. Os elétrons liberados dos grupos acetil são transferidos a transportadores especiais que os passam a compostos receptores de elétrons na cadeia transportadora de elétrons. Os elétrons (e os prótons que os acompanham) são recebidos no final da cadeia por oxigênio molecular para formar água.

Glicólise

Começamos nossa jornada através dos estágios da respiração com a glicólise, um padrão quase universal nos organismos vivos que converte a glicose em ácido pirúvico. Em uma série de reações ocorrendo no citoplasma da célula, a glicose e outros monossacarídios com seis carbonos são quebrados em moléculas de três carbonos, o **ácido pirúvico** (Figura 4.12). Uma

oxidação única ocorre durante a glicólise, e cada molécula de glicose fornece duas moléculas de ATP. Nessa via, a molécula de carboidrato é fosforilada 2 vezes pelo ATP. Primeiramente, para glicose-6-fosfato (não mostrada na Figura 4.12) e, posteriormente, para frutose-1,6-difosfato. O combustível agora foi "ativado" com grupos fosfato nessa parte "ladeira acima" e consumidora de energia da glicólise, e está suficientemente reativo para possibilitar reações subsequentes. Esse é um tipo de financiamento do débito necessário para um retorno final em energia muitas vezes superior ao investimento energético inicial.

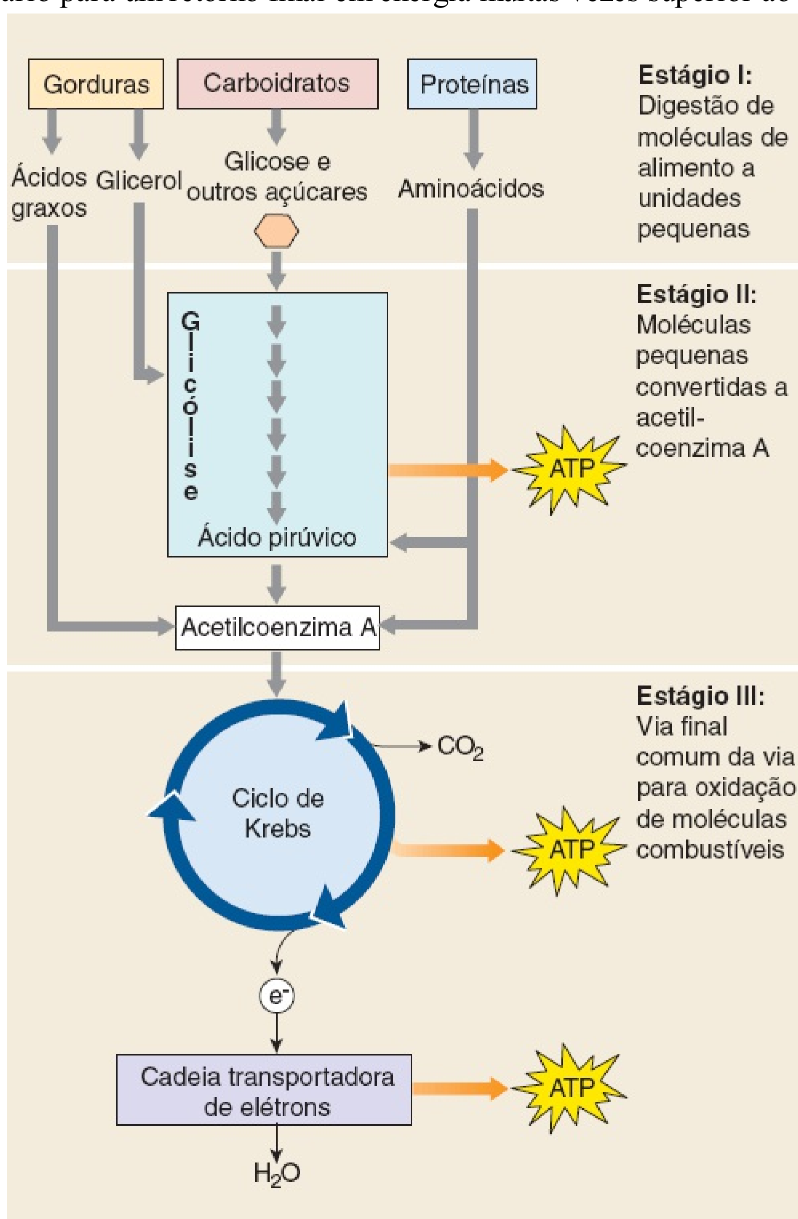
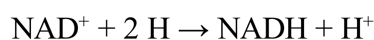


Figura 4.11 Visão geral da respiração celular mostrando os três estágios da oxidação completa das moléculas de alimento a dióxido de carbono e água.

Na porção "ladeira abaixo" da glicólise, a frutose-1,6-bifosfato é quebrada em dois açúcares com três carbonos, que sofrem uma oxidação (elétrons removidos), com os elétrons e um dos íons hidrogênio sendo doados à nicotinamida-adenina-dinucleotídio (NAD^+, um derivado da vitamina niacina) para produzir uma forma reduzida chamada **NADH + H^+**. O NADH serve como uma molécula transportadora de elétrons de alta energia até a cadeia transportadora final de elétrons, onde o ATP será produzido.



$$NAD^+ + 2\ H \rightarrow NADH + H^+$$

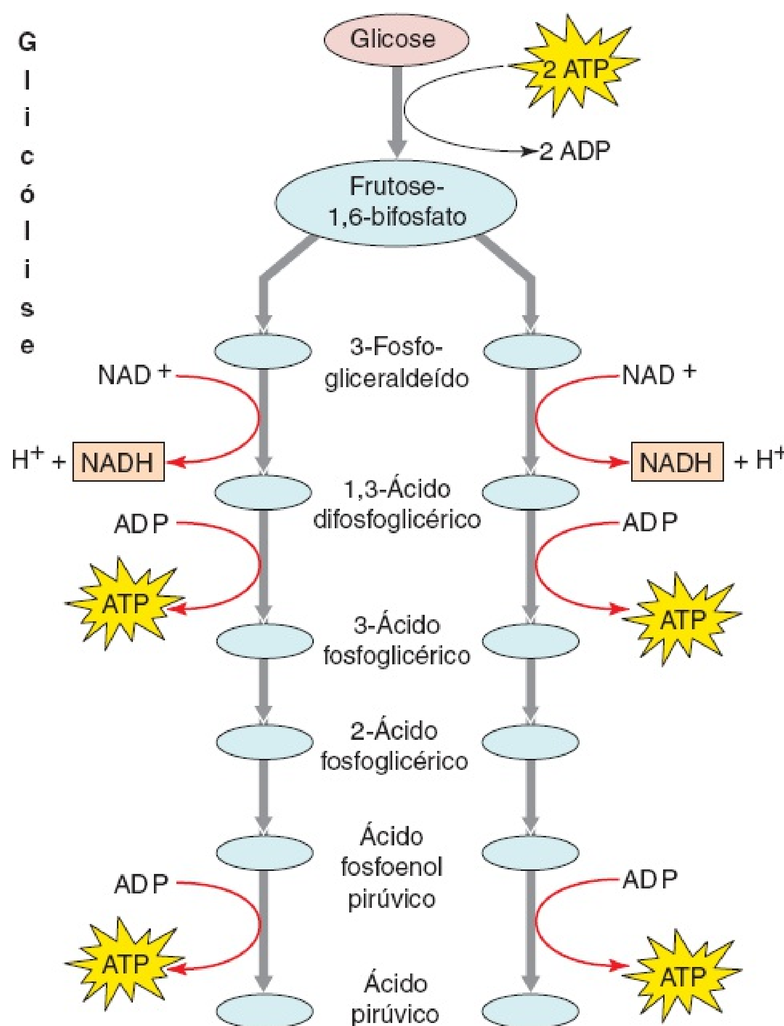
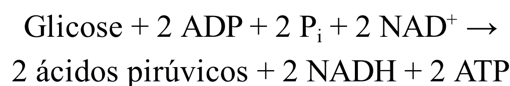


Figura 4.12 Glicólise. A glicose é fosforilada em dois passos e elevada a um nível de energia mais alto. A molécula de alta energia frutose-1,6-bifosfato é quebrada em trioses fosfatadas que são oxidadas exergonicamente a ácido pirúvico, fornecendo ATP e NADH.

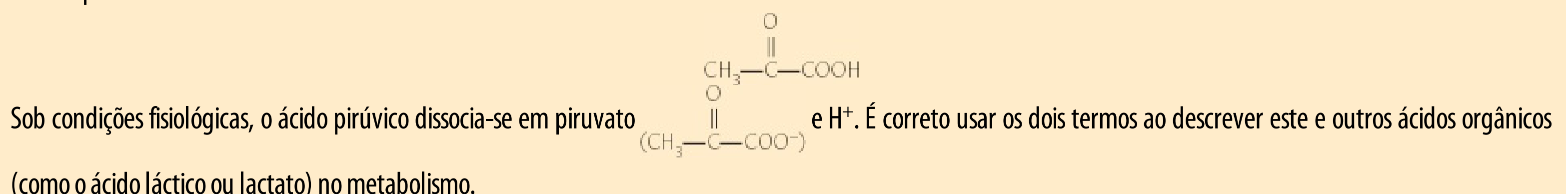
Em seguida, os dois açúcares com três carbonos sofrem uma série de reações, terminando com a formação de duas moléculas de ácido pirúvico (Figura 4.12). Em dois desses passos, uma molécula de ATP é produzida. Em outras palavras, cada açúcar de três carbonos fornece duas moléculas de ATP, e, desde que haja dois açúcares com três carbonos, são geradas quatro moléculas de ATP. Duas moléculas de ATP foram usadas para “ativar” a glicose inicialmente; portanto, a produção líquida nesse ponto é de duas moléculas de ATP. As 10 reações catalisadas enzimaticamente na glicólise podem ser resumidas como:



$$\text{Glicose} + 2\ \text{ADP} + 2\ P_i + 2\ \text{NAD}^+ \rightarrow$$
$$2\ \text{ácidos pirúvicos} + 2\ \text{NADH} + 2\ \text{ATP}$$

Acetilcoenzima A | Mediador estratégico na respiração

No metabolismo aeróbico, as duas moléculas de ácido pirúvico formadas durante a glicólise entram em uma mitocôndria. Cada molécula é oxidada, e um dos carbonos é liberado como dióxido de carbono (Figura 4.13). Os resíduos com dois carbonos condensam-se com a **coenzima A** para formar **acetilcoenzima A**, ou **acetil-CoA**, e uma molécula de NADH também é produzida.



O ácido pirúvico é a forma não dissociada do ácido:

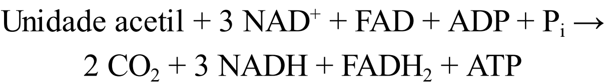
$CH_3—C(=O)—COOH$

Sob condições fisiológicas, o ácido pirúvico dissocia-se em piruvato $(CH_3—C(=O)—COO^-)$ e H^+. É correto usar os dois termos ao descrever este e outros ácidos orgânicos (como o ácido láctico ou lactato) no metabolismo.

A acetilcoenzima A é um composto mediador criticamente importante. Sua oxidação no ciclo de Krebs fornece elétrons energizados para gerar ATP, e também é um mediador crucial no metabolismo de lipídios (ver adiante).

Ciclo de Krebs | Oxidação da acetilcoenzima A

A degradação (oxidação) do grupo acetil com dois carbonos da acetilcoenzima A ocorre na matriz mitocondrial em uma sequência cíclica, chamada **ciclo de Krebs** (também chamado ciclo do ácido cítrico e ciclo do ácido tricarboxílico [ciclo do TCA]) (Figura 4.14). A acetilcoenzima A condensa-se com um ácido com quatro carbonos (ácido oxalacético), liberando coenzima A para reagir novamente com mais ácido pirúvico (ver Figura 4.13). Através de uma série cíclica de reações, os dois carbonos do grupo acetil são liberados como dióxido de carbono, e o ácido oxalacético é regenerado. Os íons hidrogênio e os elétrons das oxidações transferem-se para o NAD^+ e FAD (flavina-adenina-dinucleotídio, um outro receptor de elétrons), e uma ligação de pirofosfato é gerada na forma de guanosina trifosfato (GTP). Esse fosfato de alta energia transfere-se prontamente para o ADP para formar ATP. Os produtos finais do ciclo de Krebs são CO_2, ATP, NADH e $FADH_2$:



$$\text{Unidade acetil} + 3\ NAD^+ + FAD + ADP + P_i \rightarrow$$
$$2\ CO_2 + 3\ NADH + FADH_2 + ATP$$

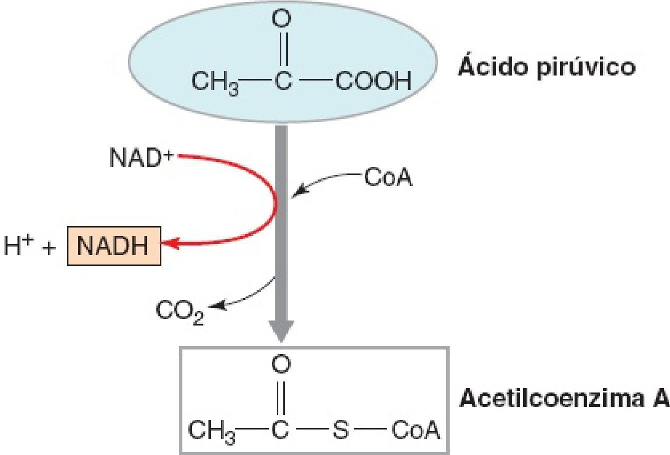


Figura 4.13 Formação de acetilcoenzima A a partir do ácido pirúvico.

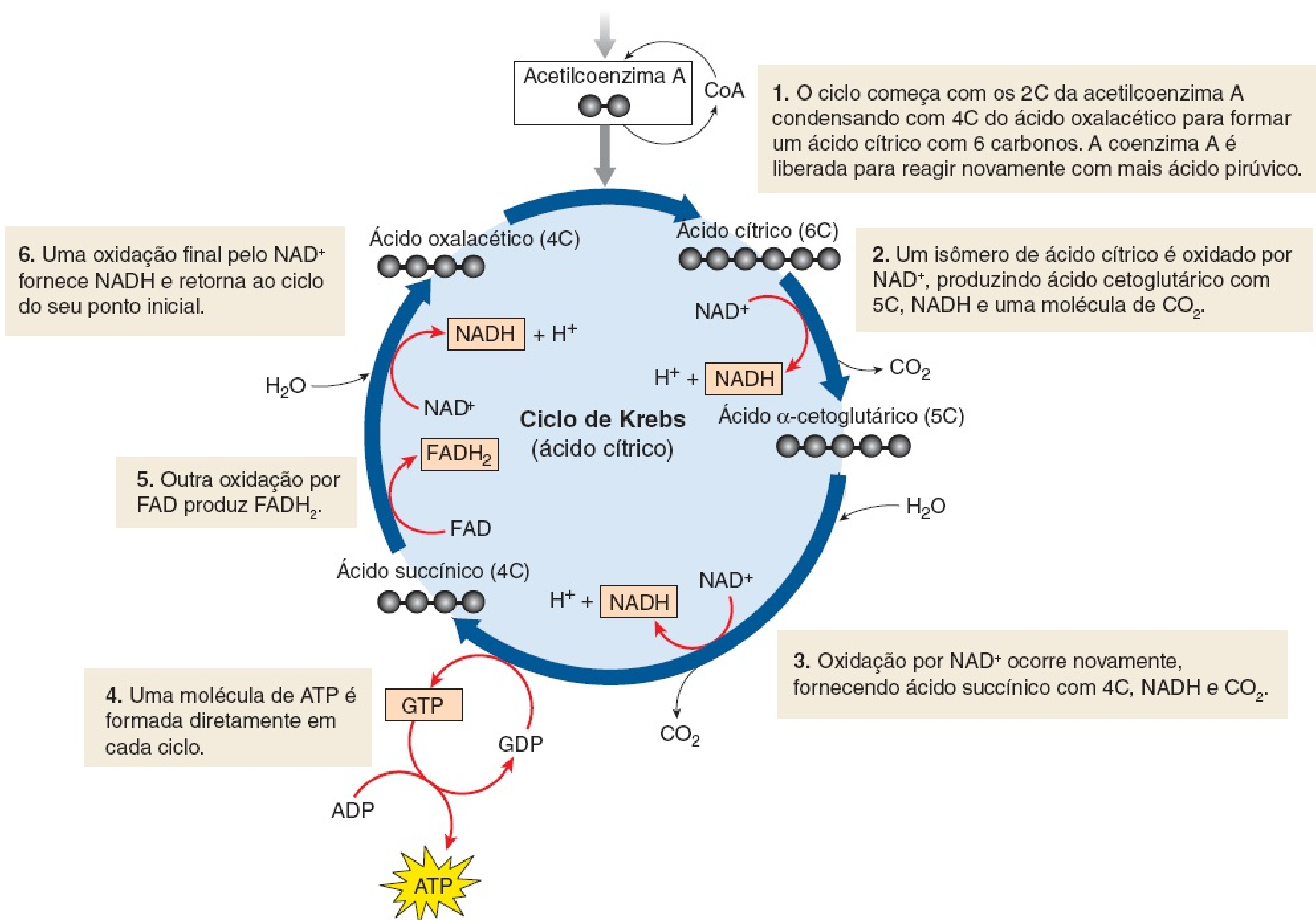


Figura 4.14 O Ciclo de Krebs, mostrando a produção de três moléculas de NAD reduzido, uma molécula reduzida de FAD, uma molécula de ATP e duas moléculas de dióxido de carbono. As moléculas de NADH e $FADH_2$ produzirão 11 moléculas de ATP quando oxidadas no sistema transportador de elétrons.

As moléculas de NADH e $FADH_2$ formadas produzem 11 moléculas de ATP quando oxidadas na cadeia transportadora de elétrons. As outras moléculas no ciclo comportam-se como reagentes intermediários e produtos continuamente regenerados conforme os ciclos se completam.

A respiração celular aeróbica usa oxigênio como receptor final de elétrons e libera dióxido de carbono e água da oxidação completa dos combustíveis. O dióxido de carbono que nós e outros organismos aeróbicos produzimos é removido dos nossos corpos para a atmosfera durante a respiração externa (ver Capítulo 31). Felizmente para nós e outros aeróbios, o oxigênio é continuamente produzido por cianobactérias (algas azul-esverdeadas), algas eucarióticas e plantas pelo processo de fotossíntese. Nesse processo, os átomos de hidrogênio obtidos da água reagem com o dióxido de carbono da atmosfera para gerar açúcares e oxigênio molecular. Assim, um equilíbrio é obtido no nosso planeta entre oxigênio e dióxido de carbono produzidos e usados. Infelizmente, a produção excessiva de dióxido de carbono pela industrialização humana e o decréscimo na produção de oxigênio em razão da nossa contínua remoção de florestas estão ameaçando esse delicado equilíbrio. Os níveis de dióxido de carbono continuam a aumentar, levando a um aquecimento atmosférico global causado pelo efeito estufa (ver Capítulo 37).

Cadeia transportadora de elétrons

A transferência dos íons hidrogênio e elétrons de NADH e $FADH_2$ para o receptor final de elétrons, o oxigênio molecular, é completada em uma cadeia transportadora de elétrons elaborada, imersa na membrana interna das mitocôndrias (Figura 4.15, ver também Capítulo 3). Cada molécula transportadora da cadeia (sinalizada de I a IV na Figura 4.15) é um grande complexo transmembrana de base proteica que recebe e libera elétrons a níveis energéticos inferiores aos do transportador precedente na cadeia. O oxigênio é o receptor final dos elétrons, combinando-se com eles e com os prótons para produzir água. Assim,

conforme os elétrons passam de um transportador ao próximo, energia livre é liberada. Parte dessa energia é usada para transportar íons H^+ através da membrana mitocondrial interna e, dessa maneira, cria um gradiente de H^+ através da membrana. O gradiente de H^+ produzido conduz a síntese de ATP. Esse processo é chamado acoplamento quimiosmótico (Figura 4.15). De acordo com esse modelo, conforme os elétrons são carreados pela cadeia de transporte eles ativam moléculas transportadoras de prótons, que movem prótons (íons hidrogênio) para fora e para o espaço entre as duas membranas mitocondriais. Isso faz a concentração de prótons no espaço intermembranas aumentar, produzindo um gradiente de difusão que é usado para conduzir os prótons de volta à matriz mitocondrial através de canais especiais de prótons. Esses canais são complexos proteicos transmembrana formadores de ATP (ATP sintetase) que usam o movimento de prótons para induzir a formação do ATP. Por esse processo, a oxidação de uma molécula em NADH forneceria três moléculas de ATP. O $FADH_2$ do ciclo de Krebs entra na cadeia de transporte de elétrons em um nível inferior ao do NADH e, então, fornece duas moléculas de ATP. Esse método de captura de energia é chamado de **fosforilação oxidativa** porque a formação de fosfato de alta energia é acoplada ao consumo de oxigênio, e essas reações dependem da demanda de ATP por outras atividades metabólicas no interior da célula.

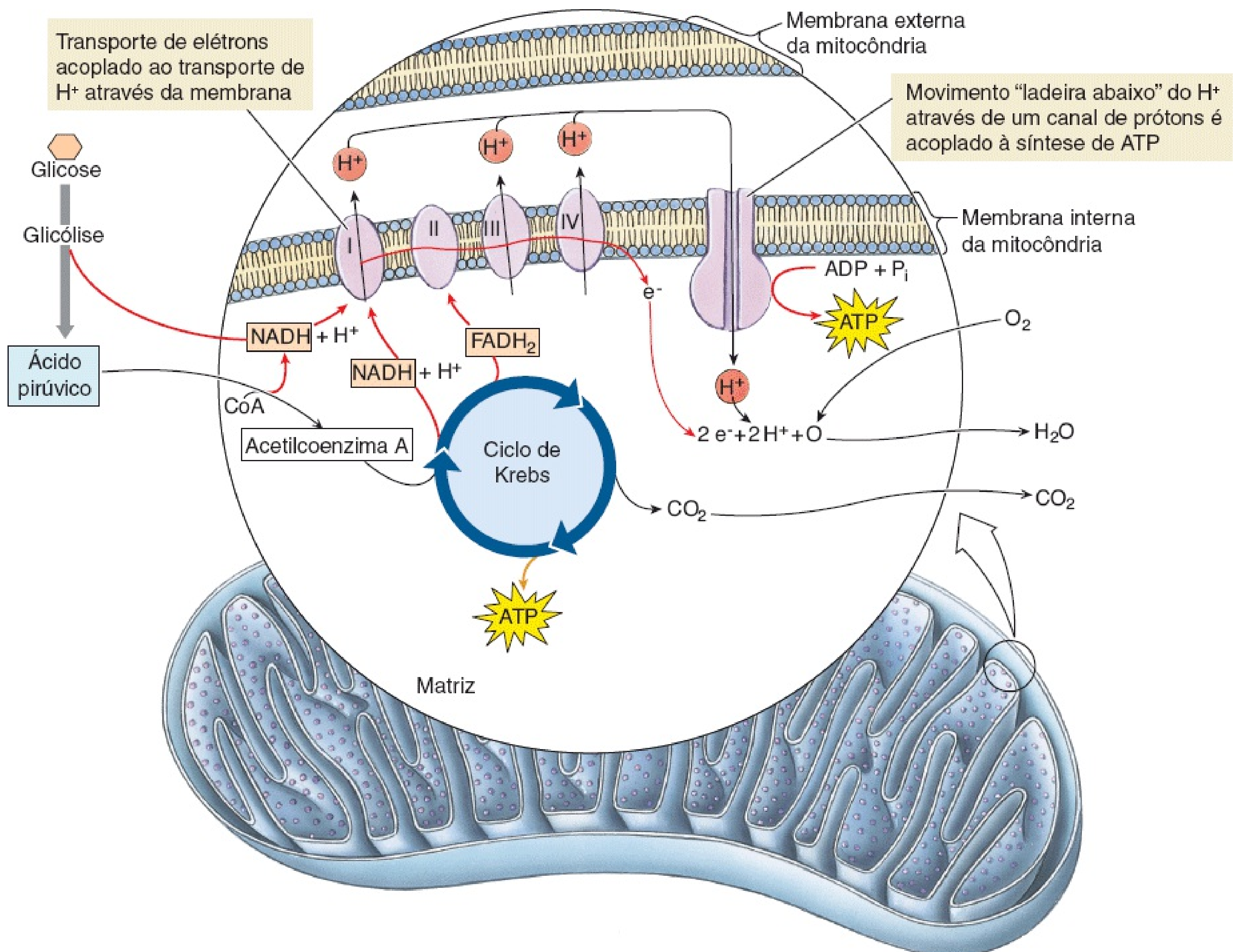


Figura 4.15 Fosforilação oxidativa. A maior parte do ATP nos organismos vivos é produzido na cadeia transportadora de elétrons. Os elétrons removidos das moléculas combustíveis nas oxidações celulares (glicólise e ciclo de Krebs) fluem através da cadeia transportadora de elétrons, cujos principais componentes são quatro complexos de proteínas transmembrana (I, II, III e IV). A energia dos elétrons é capturada pelos complexos principais e usada para empurrar H^+ para fora da membrana interna da mitocôndria. O gradiente de H^+ criado conduz H^+ para o interior através de canais de prótons (ATP sintetase) que acoplam o movimento dos H^+ com a síntese de ATP.

Eficiência da fosforilação oxidativa

Podemos agora calcular a produção de ATP originada da oxidação completa da glicose (Figura 4.16). A reação geral é:

$$\text{Glicose} + 2\ \text{ATP} + 36\ \text{ADP} + 36\ \text{P} + 6\ O_2 \rightarrow$$
$$6\ CO_2 + 2\ \text{ADP} + 36\ \text{ATP} + 6\ H_2O$$

O ATP foi gerado em vários pontos ao longo do caminho (Quadro 4.1). O NADH citoplasmático produzido na glicólise necessita de uma molécula de ATP para alimentar o transporte de cada molécula de NADH para uma mitocôndria; portanto, cada NADH da glicólise produz apenas dois ATP (de um total de quatro), comparados com os três ATP por NADH (de um total de seis) formados no interior das mitocôndrias. Somando-se os dois ATP usados nas reações da glicólise, a produção líquida pode atingir 36 moléculas de ATP por molécula de glicose. A produção de 36 ATP é um máximo teórico, porque alguns H^+ do gradiente produzido pelo transporte de elétrons podem ser usados para outras funções, como o transporte de substâncias para fora ou para dentro da mitocôndria. A eficiência geral da oxidação aeróbica da glicose é cerca de 38%, um alto rendimento se comparado ao dos sistemas de conversão de energia projetados pelo homem, os quais raramente excedem valores de 5 a 10%.

Quadro 4.1 Cálculo do total de moléculas de ATP geradas na respiração

ATP gerado	Fonte
4	Diretamente na glicólise
2	Como GTP (⟶ ATP) no ciclo de Krebs
4	Do NADH na glicólise
6	Do NADH produzido na reação de ácido pirúvico em acetilcoenzima A
4	Do FAD reduzido no ciclo de Krebs
18	Do NADH produzido no ciclo de Krebs
38 Total	
–2	Usado para ativar reações na glicólise
36 Líquido	

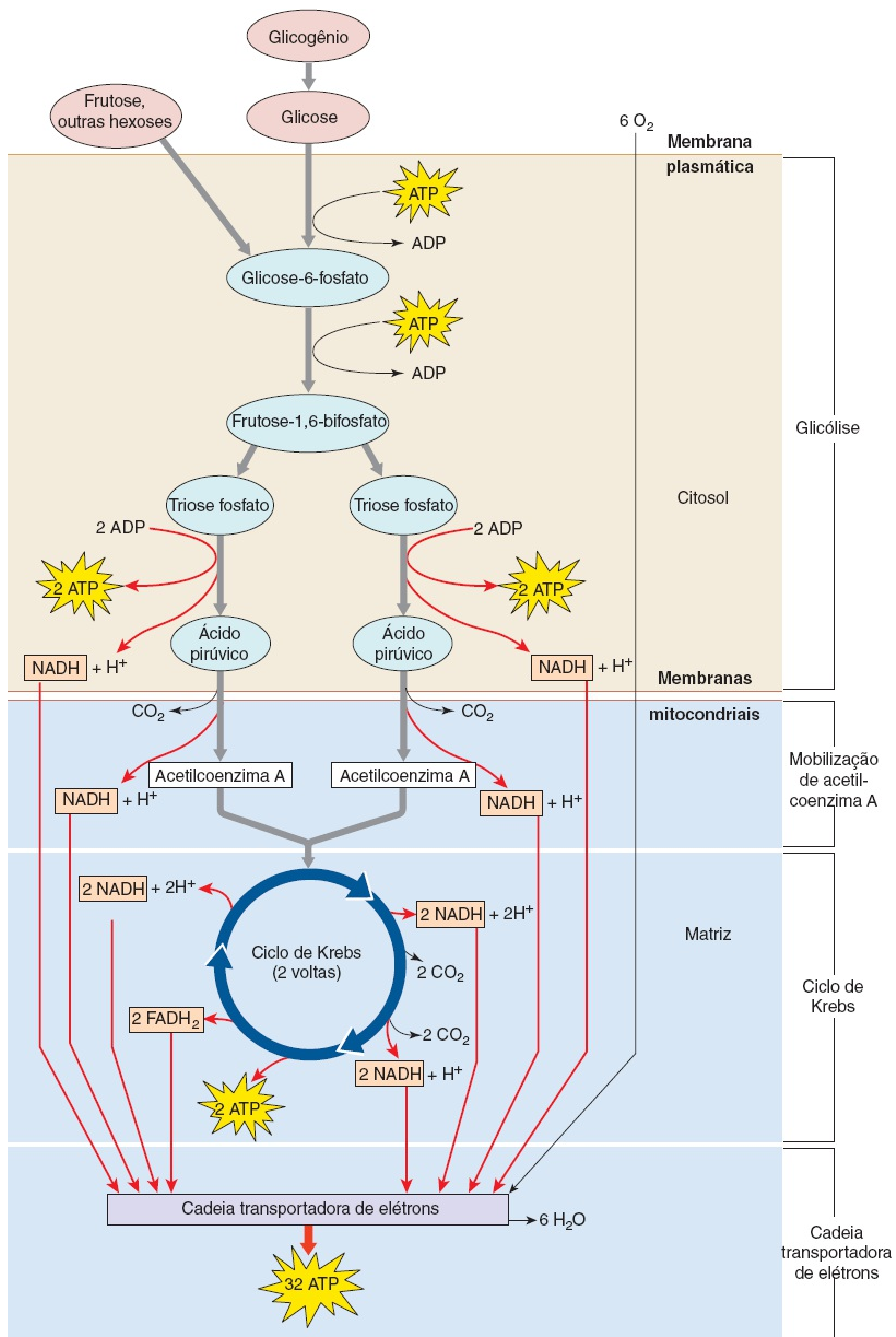


Figura 4.16 Via para oxidação da glicose e outros carboidratos. A glicose é degradada a ácido pirúvico por enzimas citoplasmáticas (via glicolítica). A acetilcoenzima A é formada a partir do ácido pirúvico e introduzida no ciclo de Krebs. Uma molécula de acetilcoenzima A (dois carbonos) é oxidada em duas moléculas de dióxido de

carbono a cada volta do ciclo. Pares de elétrons são removidos do esqueleto de carbono do substrato em vários pontos da via e são transportados por agentes oxidantes NADH ou $FADH_2$ para a cadeia transportadora de elétrons, onde 32 moléculas de ATP são geradas. Quatro moléculas de ATP também são formadas pela fosforilação do substrato na via glicolítica, e duas moléculas de ATP (inicialmente GTP) são formadas no ciclo de Krebs. Isso produz um total de 38 moléculas de ATP por molécula de glicose (quantidade líquida de 36 moléculas). O oxigênio molecular é envolvido somente no final da via metabólica como o receptor final de elétrons no final da cadeia transportadora de elétrons para produzir água.

A capacidade de fosforilação oxidativa também é incrementada pelo elaborado dobramento da membrana mitocondrial interna (as cristas mostradas na Figura 4.15 e ressaltadas na Figura 3.11), que proporciona uma superfície bastante grande para o estabelecimento de mais cadeias transportadoras de elétrons e proteínas ATP sintetase.

Glicólise anaeróbica | Geração de ATP sem oxigênio

Em condições anaeróbicas, a glicose e outros açúcares com seis carbonos são convertidos passo a passo em um par de duas moléculas de ácido pirúvico com três carbonos durante a glicólise, descrita anteriormente (ver também a Figura 4.12). Essa série de reações produz duas moléculas de ATP e duas de NADH. Na ausência de oxigênio molecular, a oxidação adicional do ácido pirúvico não pode ocorrer porque, sem oxigênio como receptor final de elétrons na cadeia transportadora de elétrons, o ciclo de Krebs e a cadeia transportadora de elétrons não conseguem operar e, portanto, não podem reoxidar o NADH produzido na glicólise. O problema é quase resolvido na maioria das células animais pela redução do ácido pirúvico em ácido láctico (Figura 4.17). O ácido pirúvico torna-se o receptor final de elétrons e o ácido láctico o produto final da glicólise anaeróbica. Esse passo converte o NADH em NAD^+, liberando-o efetivamente para ser reciclado e capturar mais H^+ e elétrons. Na **fermentação alcoólica** (p. ex., em levedura), os passos são idênticos aos da glicólise até o ácido pirúvico. Um dos seus carbonos é então liberado como dióxido de carbono, e o composto com dois carbonos resultante é reduzido em etanol, regenerando assim o NAD^+.

A eficiência da glicólise anaeróbica é 18 vezes inferior à da oxidação completa da glicose em dióxido de carbono e água, mas suas principais virtudes são que ela fornece *uma certa* quantidade de fosfato de alta energia em situações nas quais o oxigênio está ausente ou em baixos teores e que ele faz isso numa taxa mais elevada do que durante a fosforilação oxidativa. Muitos microrganismos vivem em locais nos quais o teor de oxigênio está seriamente deplecionado, como no solo encharcado, na lama de um lago ou do fundo do mar, ou ainda em uma carcaça em decomposição. O músculo esquelético dos vertebrados pode precisar muito de glicólise durante atividades rápidas, quando a contração é tão veloz e forte que o fornecimento de oxigênio aos tecidos não é suficiente para suprir as demandas de energia apenas através da fosforilação oxidativa. Em certas circunstâncias, é usada a glicólise anaeróbica para suplementar a fosforilação oxidativa. Um tipo de fibra muscular (músculo branco) tem poucas mitocôndrias e usa glicólise anaeróbica para produção de ATP (ver Capítulo 29). Em todos os tipos de músculo, uma atividade intensa ou vigorosa é seguida por um período de aumento no consumo de oxigênio conforme o ácido láctico, o produto final da glicólise anaeróbica, difunde-se do músculo para o fígado, onde é metabolizado. Uma vez que o consumo de oxigênio aumenta após a atividade pesada, diz-se que o animal adquiriu um **déficit de oxigênio** durante essa atividade, o qual é reposto quando a atividade cessa e o ácido láctico acumulado é metabolizado – ele pode ser reconvertido em ácido pirúvico e usado na respiração aeróbica para produzir mais ATP.

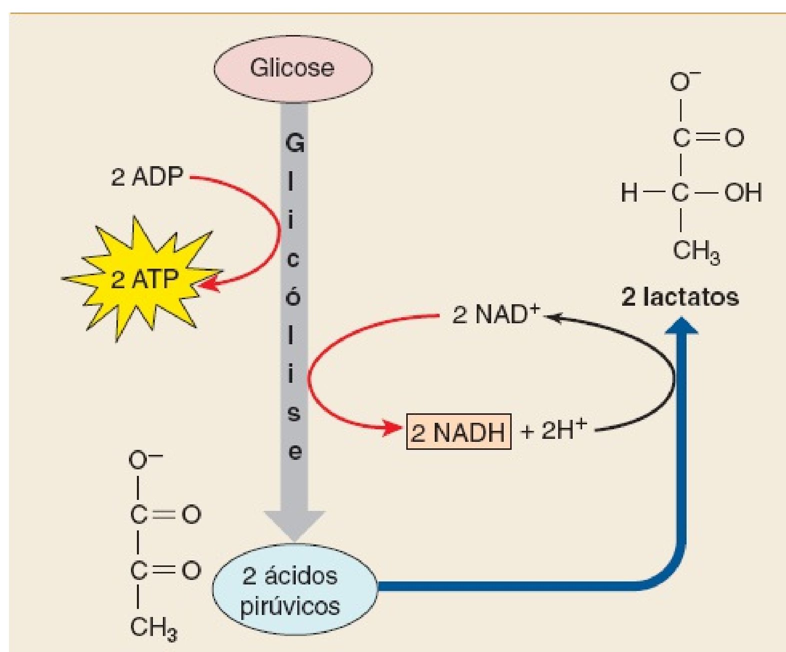


Figura 4.17 Glicólise anaeróbica, um processo que ocorre em ausência de oxigênio. A glicose é quebrada em duas moléculas de ácido pirúvico, com uma produção líquida de duas moléculas de ATP. O ácido pirúvico, o receptor final de elétrons para os íons hidrogênio e elétrons liberados durante a formação do ácido pirúvico, é convertido em ácido láctico. O hidrogênio e os elétrons são reciclados através do transportador NAD^+.

Alguns animais são altamente dependentes da glicólise anaeróbica durante atividades normais. Por exemplo, aves e mamíferos mergulhadores usam a glicólise quase inteiramente para providenciar a energia requerida para sustentar mergulhos longos sem respirarem. O salmão jamais atingiria os seus locais de desova não fosse o fornecimento via glicólise anaeróbica de quase todo o ATP usado na poderosa atividade muscular necessária para conduzi-lo contra corredeiras e cachoeiras (ver Capítulo 24). Muitos animais parasitos dispensaram inteiramente a fosforilação oxidativa em alguns estágios dos seus ciclos de vida. Eles secretam produtos finais do seu metabolismo energético relativamente reduzidos, como os ácidos succínico, acético e propiônico. Esses compostos são produzidos em reações mitocondriais que derivam várias vezes mais moléculas de ATP do que o ciclo da glicólise em ácido láctico, embora essas sequências sejam ainda muito menos eficientes do que a cadeia transportadora de elétrons aeróbica.

METABOLISMO DE LIPÍDIOS

O primeiro passo na quebra de um triglicerídio (ver Capítulo 2) é a sua hidrólise em glicerol e três moléculas de ácidos graxos (Figura 4.18). O glicerol é fosforilado e entra na via glicolítica (ver Figura 4.11).

O restante da molécula de triglicerídio consiste em ácidos graxos (ver Capítulo 2). Por exemplo, o **ácido esteárico** é um dos ácidos graxos de ocorrência naturalmente abundante.

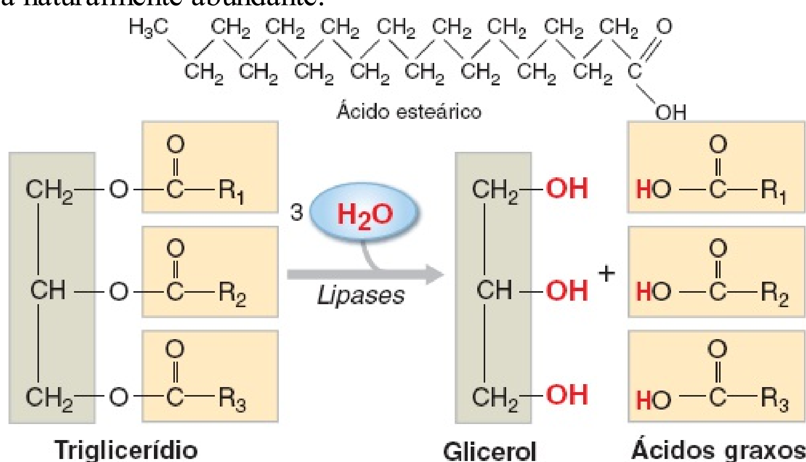


Figura 4.18 Hidrólise de um triglicerídio (gordura neutra) por uma lipase intracelular. Os grupos R de cada ácido graxo representam uma cadeia de hidrocarbonetos conforme pode ser visto no exemplo do ácido esteárico.

A longa cadeia de hidrocarbonetos de um ácido graxo é quebrada pela oxidação de dois carbonos por vez; estes são liberados como acetilcoenzima A da extremidade da molécula (ver Figura 4.11). Embora duas ligações de fosfato de alta

energia sejam necessárias para ativar cada fragmento de dois carbonos, a energia é derivada da redução de NAD^+ e de FAD em NADH + H^+ e $FADH_2$, respectivamente, e do grupo acetil conforme vai sendo degradada no ciclo de Krebs. A oxidação completa de uma molécula com 18 átomos de carbono de ácido esteárico produz 146 moléculas de ATP. Comparando-se, três moléculas de glicose (também com 18 átomos de carbono no total) fornecem 108 moléculas de ATP. Considerando que cada triglicerídio contém três moléculas de ácidos graxos, são formadas no total 440 moléculas de ATP. Vinte e duas moléculas de ATP são geradas na quebra do glicerol, produzindo um total final de 462 moléculas de ATP − não é à toa que a gordura seja considerada a rainha dos combustíveis animais! As gorduras são combustíveis mais concentrados do que os carboidratos. Como as gorduras são hidrocarbonetos quase puros, contêm mais hidrogênio por átomo de carbono do que os açúcares (ver Capítulo 2), e são os elétrons energizados do hidrogênio que geram as ligações de alta energia quando transportados através da cadeia transportadora de elétrons mitocondrial.

Os estoques de gordura advêm principalmente do excesso de gorduras e carboidratos da dieta. A acetilcoenzima A é a fonte de átomos de carbono usada para construir ácidos graxos. Uma vez que todas as principais classes de moléculas orgânicas (carboidratos, gorduras e proteínas) podem ser degradadas em acetilcoenzima A (ver Figura 4.11), todas podem ser convertidas em gordura armazenada. A via da biossíntese de ácidos graxos assemelha-se ao reverso da via catabólica já descrita, mas necessita de um conjunto de enzimas inteiramente diferente. A cadeia do ácido graxo é construída pela combinação de dois carbonos por vez, a partir da acetilcoenzima A. Os ácidos graxos obviamente necessitam de um *input* de energia para a sua síntese, já que liberam energia quando oxidados. Esta é suprida principalmente pela energia dos elétrons da degradação da glicose. Assim, a totalidade de ATP resultante da oxidação de uma molécula de triglicerídio não é tão grande quanto a calculada, pois sua síntese e armazenagem exigem uma quantidade variável de energia.

As gorduras estocadas são a maior reserva de combustível no corpo. A maior parte da gordura utilizável reside no tecido adiposo, composto por células especializadas empacotadas com glóbulos de triglicerídios. O tecido adiposo branco é amplamente distribuído na cavidade abdominal, nos músculos, ao redor de vasos sanguíneos profundos, em órgãos grandes (p. ex., coração e rins) e especialmente sob a pele. As mulheres apresentam em média mais 30% de gordura do que os homens, característica grandemente responsável pelas diferenças morfológicas entre homens e mulheres. Os seres humanos podem acumular facilmente grandes quantidades de gordura, gerando prejuízos à saúde.

Os aspectos fisiológicos e psicológicos da obesidade são agora investigados por muitos cientistas. Aumentam as evidências de que a deposição de gordura corpórea é regulada por centros de controle alimentar localizados no cérebro (regiões laterais e ventrais do hipotálamo e tronco encefálico – ver Capítulo 33). O nível definido nessas regiões determina o peso normal individual, o qual pode ser mantido acima ou abaixo do que é considerado normal para os seres humanos. Apesar do acúmulo de evidências de que há um componente genético na obesidade, as proporções da obesidade nos EUA são mais facilmente explicáveis pelo estilo de vida e hábitos alimentares. Outros países industrializados mostram um padrão similar em direção ao desenvolvimento de problemas com a obesidade.

Pesquisas revelaram que o metabolismo de lipídios em indivíduos obesos parece ser anormal comparado com o de indivíduos magros. Essas descobertas resultaram no desenvolvimento de fármacos que atuam em vários estágios do metabolismo dos lipídios, como diminuir a digestão e absorção de lipídios presentes no trato digestivo, ou acelerar o metabolismo dos lipídios se eles já foram absorvidos pelo corpo.

METABOLISMO DAS PROTEÍNAS

O tópico central de nossas considerações será o metabolismo dos aminoácidos, uma vez que compõem as proteínas e 20 deles são de ocorrência comum (Capítulo 2). O metabolismo dos aminoácidos é complexo, porque cada um dos 20 aminoácidos exige uma via separada para biossíntese e degradação. Os aminoácidos são precursores das proteínas dos tecidos, enzimas, ácidos nucleicos e outros constituintes nitrogenados que formam o tecido celular. O propósito central da oxidação dos carboidratos e das gorduras é suprir energia, a maior parte necessária à construção e à manutenção dessas macromoléculas vitais.

Quando os animais comem proteínas, a maioria é digerida no trato digestivo, liberando os aminoácidos constituintes, os quais são então absorvidos (Figura 4.19). As proteínas dos tecidos também são hidrolisadas durante o crescimento normal, reparação e reestruturação de tecidos; seus aminoácidos unem-se àqueles derivados das proteínas encontradas nos alimentos

para entrar no **reservatório de aminoácidos**. Uma porção do reservatório de aminoácidos é usada para reconstruir as proteínas dos tecidos, mas a maioria dos animais ingere proteína em excesso. Os aminoácidos não são excretados em quantidades significativas e, assim, precisam ser metabolizados de algum outro modo. Na realidade, os aminoácidos podem ser e são metabolizados através de vias oxidativas para produzir fosfatos de alta energia. Resumindo, proteínas em excesso servem como combustível do mesmo modo que os carboidratos e gorduras. Sua importância como combustível depende obviamente da natureza da dieta. Nos carnívoros, que ingerem uma dieta de proteína quase pura e gordura (ver Capítulo 28), aproximadamente metade de seu fosfato de alta energia vem da oxidação de aminoácidos.

Antes que uma molécula de aminoácido possa entrar no depósito de combustível, o nitrogênio precisa ser removido por desaminação (o grupo amina quebra para formar amônia e um cetoácido) ou por transaminação (grupo amina é transferido para um cetoácido para produzir um novo aminoácido). Assim, a degradação dos aminoácidos fornece dois produtos principais, esqueletos de carbono e amônia, processados em vias diversas. Uma vez removidos os átomos de nitrogênio, os esqueletos carbônicos dos aminoácidos podem ser completamente oxidados, em geral pela via do ácido pirúvico, ou ácido acético. Esses resíduos então entram nas rotas regulares para oxidação do combustível usado pelo metabolismo de gorduras e carboidratos (ver Figura 4.11).

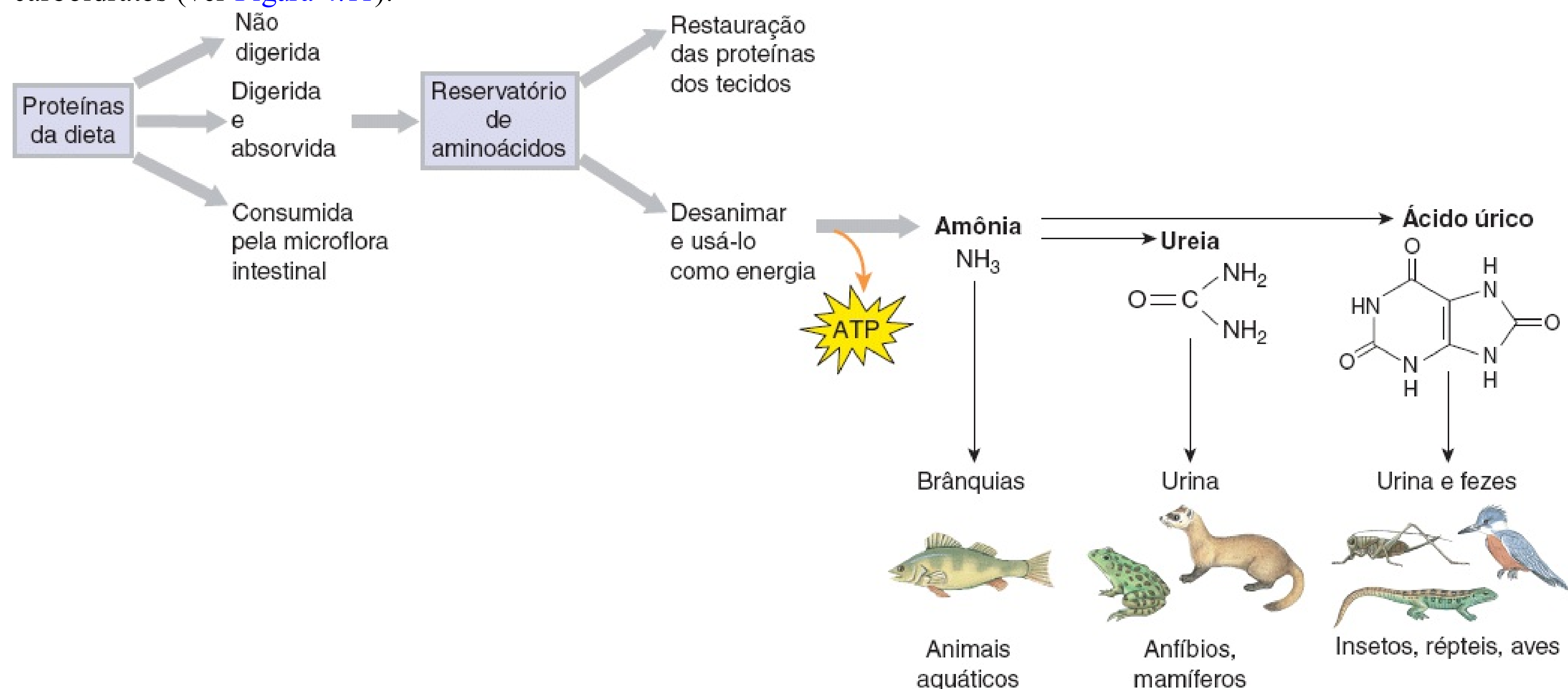


Figura 4.19 Destino das proteínas da dieta.

O outro produto da degradação dos aminoácidos é a amônia. Ela é altamente tóxica porque inibe a respiração por reagir com o ácido a-cetoglutárico para formar ácido glutâmico (um aminoácido), removendo efetivamente o a-cetoglutarato do ciclo de Krebs (ver Figura 4.14). Eliminar a amônia é pouco problemático para os animais aquáticos porque ela é solúvel e difunde-se facilmente no meio circundante através das superfícies respiratórias. Os animais terrestres não podem livrar-se dela de maneira tão conveniente, e precisam desintoxicar-se transformando-a em um composto relativamente não tóxico. Os dois compostos principais formados são **ureia** e **ácido úrico**, embora uma variedade de outras formas não tóxicas de amônia seja excretada por diferentes animais. Entre os vertebrados, os anfíbios e especialmente os mamíferos produzem principalmente ureia. Os répteis e as aves, assim como muitos invertebrados terrestres, produzem principalmente ácido úrico (a excreção de ácido úrico por insetos e aves está descrita nos Capítulos 21 e 27, respectivamente).

A característica principal, que determina a escolha do rejeito nitrogenado, é a disponibilidade de água no ambiente. Quando a água é abundante, o principal resíduo nitrogenado é a amônia; quando a água é escassa, a ureia. Os animais que vivem em *habitats* verdadeiramente áridos usam o ácido úrico. O ácido úrico é altamente insolúvel e precipita-se facilmente em solução, facilitando sua remoção na forma sólida. A produção de ácido úrico requer grande consumo de energia, mas o benefício é a conservação da água. Os embriões de aves e répteis beneficiam-se enormemente da excreção dos resíduos nitrogenados como ácido úrico, porque o resíduo não pode ser eliminado através das cascas (ver o Capítulo 26). Durante o

desenvolvimento embrionário, o ácido úrico sólido, não prejudicial, é retido em uma das membranas extraembrionárias. Quando um jovem emerge no seu novo mundo, o ácido úrico acumulado é descartado, juntamente com a casca e as membranas que sustentaram o desenvolvimento.

Resumo

Os sistemas vivos estão sujeitos às mesmas leis da termodinâmica que governam os sistemas não vivos. A primeira lei afirma que a energia não pode ser destruída, embora possa mudar de forma. A segunda lei estabelece que a estrutura dos sistemas tende à desorganização total, ou aumento de entropia, conforme a energia é dissipada. A energia solar capturada pela fotossíntese como energia química é passada através das cadeias alimentares, onde é usada para biossíntese, transporte ativo e movimento, antes de, finalmente, ser dissipada como calor. Os organismos vivos podem diminuir a sua entropia e manter uma ordem interna alta porque a biosfera é um sistema aberto, do qual a energia pode ser capturada e usada. A energia disponível para uso nas reações químicas é denominada “energia livre”.

As enzimas são proteínas, frequentemente associadas a cofatores não proteicos, que aceleram muito as taxas das reações químicas nos sistemas vivos. Uma enzima realiza esse trabalho ligando temporariamente o seu reagente (substrato) a um centro ativo em um acoplamento altamente específico. Nessa configuração, as barreiras internas à ativação de energia são rebaixadas suficientemente para modificar o substrato, e a enzima é restaurada à sua forma original.

A integração das vias metabólicas é finamente regulada por mecanismos que controlam tanto a quantidade quanto a atividade das enzimas. A quantidade de algumas enzimas é regulada por certas moléculas que ligam ou desligam a sua síntese. A atividade enzimática pode ser alterada pela presença ou ausência de metabólitos que causam mudanças na conformação das enzimas e, assim, melhoram ou pioram a sua efetividade como catalisadores.

As células usam a energia estocada nas ligações químicas dos combustíveis orgânicos degradando-os através de uma série de passos controlados por enzimas. Essa energia ligada é transferida para o ATP embalada na forma de ligações fosfato de “alta energia”. O ATP é produzido à medida que é demandado pelas células para suprir de energia vários processos sintetizadores, secretores e mecânicos.

A glicose é uma fonte importante de energia para as células. No metabolismo aeróbico (respiração), a glicose com seis carbonos é quebrada em duas moléculas de ácido pirúvico com três carbonos. O ácido pirúvico é descarboxilado para formar acetilcoenzima A com dois carbonos, um intermediário estratégico que entra no ciclo de Krebs. A acetilcoenzima A pode também ser derivada da quebra de gordura. No ciclo de Krebs, a acetilcoenzima A é oxidada a dióxido de carbono em uma série de reações, fornecendo, no seu curso, elétrons energizados, passados a moléculas receptoras de elétrons (NAD^+ e FAD). Os elétrons energizados, no estágio final, são passados ao longo de uma cadeia transportadora de elétrons consistindo em uma série de transportadores de elétrons localizados nas membranas internas das mitocôndrias. Um gradiente de hidrogênio é produzido quando os elétrons são passados de transportador a transportador e, finalmente, ao oxigênio, e ATP é gerado, enquanto o hidrogênio flui ao longo do seu gradiente eletroquímico, através de moléculas de ATP sintetase localizadas nas membranas internas das mitocôndrias. Um total líquido de 36 moléculas de ATP pode ser gerado de uma molécula de glicose.

Na ausência de oxigênio (glicólise anaeróbica), a glicose é degradada a duas moléculas com três carbonos de ácido láctico, fornecendo duas moléculas de ATP. Embora a glicólise anaeróbica seja muito menos eficiente do que o metabolismo aeróbico, ela supre a energia essencial para a contração muscular quando um gasto grande de energia ultrapassa a capacidade do sistema de fornecimento de oxigênio de um animal; também é a única fonte de geração de energia para microrganismos que vivem em ambientes sem oxigênio.

Os triglicerídios (gorduras neutras) são depósitos especialmente ricos em energia metabólica, porque os ácidos graxos que os compõem são altamente reduzidos e não contêm água. Os ácidos graxos são degradados pela remoção sequencial de unidades com dois carbonos, introduzidos no ciclo de Krebs através da acetilcoenzima A.

Os aminoácidos em excesso ao exigido pela síntese de proteínas e outras biomoléculas são usados como combustível. Eles são degradados por desaminação ou transaminação, fornecendo amônia e esqueletos de carbono. Os últimos entram no ciclo de Krebs para oxidação. A amônia é um produto residual altamente tóxico expelido rapidamente pelos animais aquáticos, muitas vezes, através das superfícies respiratórias. Os animais terrestres, entretanto, convertem amônia em compostos muito menos tóxicos, ureia ou ácido úrico, para eliminação posterior.

Questões de revisão

1. Redija o estabelecido pela primeira e segunda leis da termodinâmica. Os sistemas vivos podem aparentemente violar a segunda lei da termodinâmica porque os seres vivos mantêm um alto grau de organização a despeito da tendência universal em direção a um aumento na desorganização. Qual a explicação para esse paradoxo aparente?
2. Explique o que se entende por "energia livre" em um sistema. Uma reação ocorrida espontaneamente terá uma mudança positiva ou negativa na energia livre?
3. Muitas reações bioquímicas ocorrem lentamente a menos que a barreira energética à reação seja rebaixada. Como isso acontece nos sistemas vivos?
4. O que acontece na formação de um complexo enzima-substrato que favorece a ruptura das ligações do substrato?
5. Explique três maneiras pelas quais as enzimas são reguladas nas células.
6. O que é entendido por "ligação de alta energia" e por que a produção de moléculas com essas ligações poderia ser útil aos seres vivos?
7. Embora o ATP forneça energia para uma reação endergônica, por que não é considerado um combustível?
8. O que são reações de oxirredução e por que são consideradas tão importantes no metabolismo celular?
9. Dê um exemplo de um receptor final de elétrons encontrado em organismos aeróbicos e anaeróbicos. Por que o metabolismo aeróbico é mais eficiente do que o anaeróbico?
10. Por que é necessário "ativar" a glicose com ligações fosfato de alta energia antes que possa ser degradada em vias glicolíticas?
11. O que acontece aos elétrons removidos durante a oxidação das trioses fosfatadas na glicólise?
12. Por que a acetilcoenzima A é considerada um "mediador estratégico" na respiração?
13. Por que moléculas de oxigênio são importantes na fosforilação oxidativa? Quais as consequências se elas estiverem ausentes por um curto período de tempo nos tecidos que usam rotineiramente a fosforilação oxidativa para produzirem a sua energia útil?
14. Explique como os animais podem gerar ATP *sem* oxigênio. Uma vez que a glicólise anaeróbica é muito menos eficiente do que a fosforilação oxidativa, por que não foi abandonada durante a evolução?
15. Por que as gorduras animais são chamadas "rainhas dos combustíveis"? Qual o significado da acetilcoenzima A para o metabolismo dos lipídios?
16. A quebra de aminoácidos fornece dois produtos: amônia e esqueletos de carbono. O que acontece a esses produtos?
17. Explique a relação entre a quantidade de água no ambiente de um animal e o tipo de resíduo nitrogenado que ele produz.

Para aprofundar seu raciocínio. Alimentos dietéticos com frequência alertam que contêm baixo teor de gorduras, mas, em vez disso, contêm açúcares. Explique por que eles, ainda assim, causam ganho de peso?

Referências selecionadas

Alberts, B., D. Bray, K. Hopkin, A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2009. Essential cell biology, ed. 3. New York, Garland Science Publishing. *Oferece uma descrição mais aprofundada e bem escrita do metabolismo celular.*

Berg, J., J. Tymoczko, and L. Stryer. 2012. Biochemistry, ed. 7. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *Um dos melhores textos universitários sobre bioquímica.*

Lodish, H., A. Berk, C. A. Kaiser, M. Krieger, M. P. Scott, A. Bretscher, H. Ploegh, and P. Matsudaira. 2007. Molecular cell biology, ed. 6. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *O Capítulo 12 é um tratamento bem ilustrado e abrangente do metabolismo da energia.*

PARTE 2

CAPÍTULO 5

Genética | Uma Revisão



O local do jardim experimental de Gregor Mendel, Brno, República Tcheca.

Um código para todas as formas da vida

O princípio da transmissão hereditária é um dogma central da vida na Terra: todos os organismos herdam a organização estrutural e funcional de seus progenitores. O que é transmitido dos pais para os descendentes é uma célula funcional (zigoto) que contém uma coleção de instruções em código, as quais ela usa para orientar suas divisões celulares, crescimento e desenvolvimento e, assim, construir um corpo semelhante àqueles de seus progenitores. Essas instruções estão na forma de genes, as unidades fundamentais da herança. Um grande triunfo da biologia moderna foi a descoberta de James Watson e Francis Crick, em 1953, sobre a natureza das instruções codificadas nos genes. O material genético (ácido desoxirribonucleico, DNA) é composto de bases nitrogenadas dispostas em uma cadeia química de unidades açúcar-fosfato. O código genético consiste na ordem linear, ou sequência de bases, da cadeia do DNA.

Como as moléculas de DNA se duplicam e passam de geração para geração, as variações genéticas podem persistir e se espalhar em uma população. As variações moleculares, chamadas mutações, são a maior fonte de variação biológica e a matéria-prima da evolução.

Um princípio básico da teoria evolutiva moderna é que os organismos adquirem sua diversidade por meio de modificações hereditárias das populações. Todas as linhagens de plantas e animais conhecidas são aparentadas porque descendem de

populações ancestrais comuns.

A hereditariedade estabelece a continuidade das formas vivas. Apesar de pais e descendentes de determinada geração poderem parecer diferentes, existe, contudo, para cada espécie de planta e animal, uma continuidade genética que passa de geração para geração. Os filhos herdam de seus pais uma coleção de informações em código (**genes**) que o ovo fecundado usa, junto com fatores ambientais, para orientar seu desenvolvimento, que resultará em um adulto com características físicas únicas. Cada geração passa para a próxima as instruções necessárias para a manutenção da continuidade da vida.

O gene é a unidade básica da função hereditária. O estudo sobre o que são os genes, como são transmitidos e como atuam é a ciência da genética. É uma ciência que revela as causas subjacentes da *semelhança*, como é vista na extraordinária fidelidade da reprodução e da *variação*, o material de trabalho da evolução orgânica. Todas as formas vivas usam a mesma fonte de informação, transferência e sistema de tradução da informação, o que explica a sua estabilidade e revela sua descendência de uma forma ancestral comum. Esse é um dos mais importantes conceitos unificadores da Biologia.

AS PESQUISAS DE MENDEL

A primeira pessoa a formular os princípios da hereditariedade foi Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Figura 5.1), um monge agostiniano que vivia em Brünn (Brno), Moravia. Brünn era então parte da Áustria, mas atualmente situa-se no leste da República Tcheca. De 1856 a 1864, enquanto cultivava ervilhas em um pequeno jardim do monastério, Mendel examinou com grande cuidado a progênie de vários milhares de plantas. Ele apresentou, com elegante simplicidade, as leis que governam a transmissão das características de pais para filhos. Suas descobertas, publicadas em 1866, foram de enorme significado, vindo logo após a publicação de Darwin *On the Origin of the Species by Means of Natural Selection* (*A Origem das Espécies*). Os modos de herança que Mendel descreveu foram inicialmente considerados como característicos das ervilhas. A partir de 1900, 35 anos após a conclusão do trabalho e 16 anos após a morte de Mendel, biólogos mostraram que os princípios de Mendel ilustravam os sistemas hereditários básicos da maioria das plantas, animais e fungos.

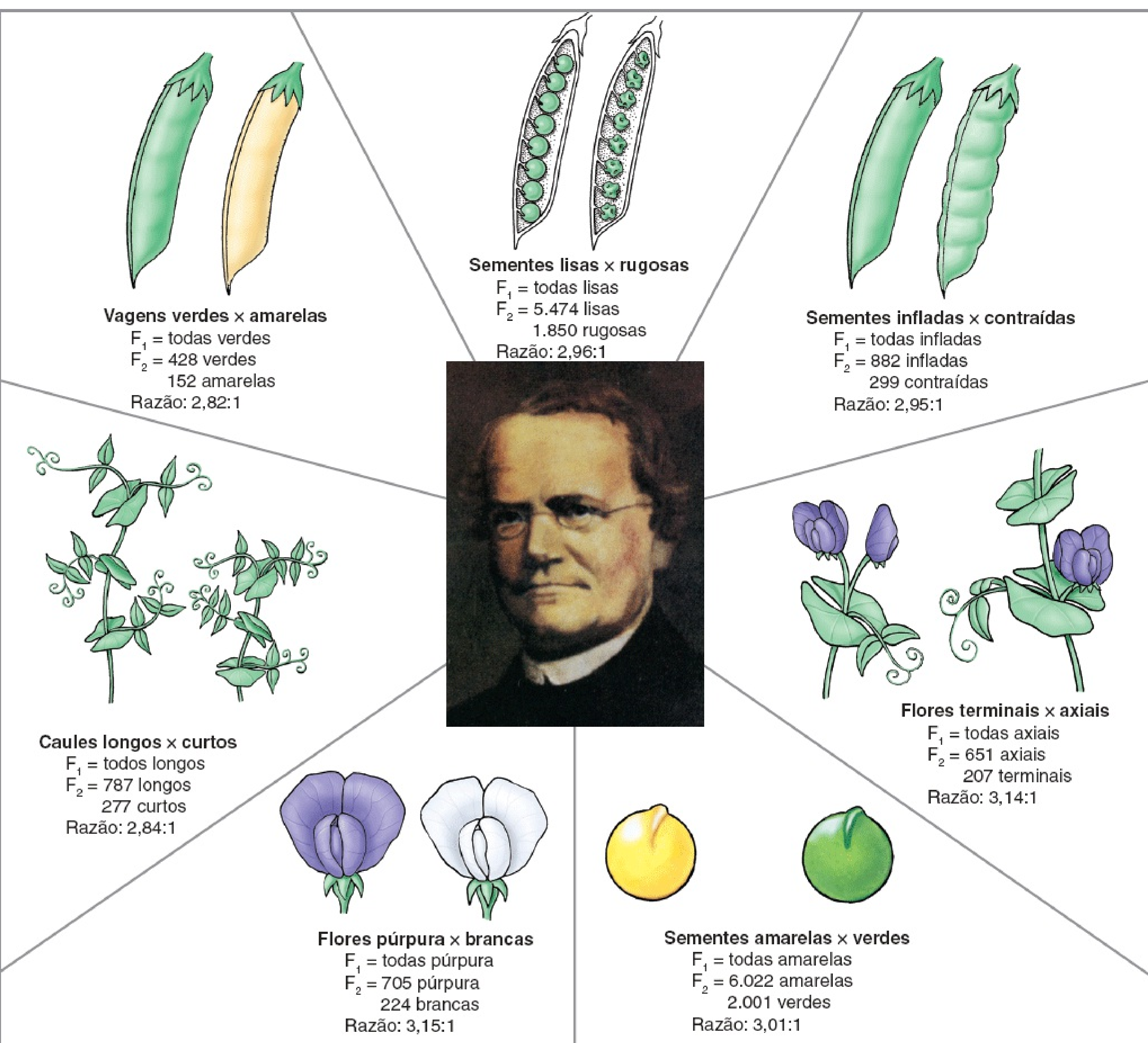


Figura 5.1 Sete experimentos nos quais Gregor Mendel baseou seus postulados. Esses são os resultados para a primeira e para a segunda geração de cruzamentos monoíbridos.

Mendel escolheu ervilhas do jardim para seus experimentos clássicos porque elas têm linhagens puras que diferem umas das outras por características definidas. Por exemplo, algumas variedades têm plantas anãs e outras altas; algumas linhagens produzem sementes lisas e outras, sementes rugosas (Figura 5.1). Mendel estudou características específicas que apresentam atributos nitidamente contrastantes. Cuidadosamente, ele evitou características mais quantitativas, com variação contínua. Um segundo motivo para escolher ervilhas foi porque elas eram autopolinizantes, mas sujeitas à fertilização cruzada experimental.

Um avanço gigantesco na genética cromossômica foi alcançado quando o geneticista americano Thomas Hunt Morgan e seus colegas escolheram para seus estudos (1910 a 1920) uma espécie de mosca-da-fruta, a *Drosophila melanogaster*. As moscas eram material barato e facilmente criadas em garrafas no laboratório, alimentadas de um meio simples de bananas e levedo. Mais importante é que elas produziam uma nova geração a cada 10 dias, o que permitiu a Morgan coletar dados pelo menos 25 vezes mais rápido do que com os organismos que levam mais tempo para amadurecer, como as ervilhas. O trabalho de Morgan resultou no mapeamento dos genes nos cromossomos e fundou a disciplina da citogenética.

Mendel cruzou variedades com atributos contrastantes, realizando cruzamentos para cada uma das sete características mostradas na Figura 5.1. Ele removia os estames (órgão masculino da flor que contém o pólen) de uma flor para evitar a autofecundação e, então, colocava no estigma (órgão feminino da flor) o pólen da flor de uma planta de linhagem pura para a característica contrastante. A polinização por outras fontes, como vento e insetos, era rara e não afetou os resultados. As proles desses cruzamentos são chamadas híbridas, significando que elas contêm informação genética de duas linhagens parentais diferentes. Ele coletava sementes das flores que foram objeto da fecundação cruzada, plantava essas sementes híbridas e examinava as plantas resultantes para as características contrastantes que estavam sendo estudadas. Essas plantas híbridas, então, produziam proles por autopolinização.

Mendel não conhecia nada sobre a base celular da hereditariedade, uma vez que cromossomos e genes não haviam ainda sido descobertos. Embora seja admirável o poder do intelecto de Mendel, que descobriu os princípios da herança sem o conhecimento dos cromossomos, esses princípios são mais fáceis de entender se antes revirmos o comportamento dos cromossomos na produção das **células germinativas**.

BASE CROMOSSÔMICA DA HERANÇA

Nos organismos que se reproduzem sexuadamente, células germinativas especiais, ou **gametas** (óvulo e espermatozoide), transmitem a informação genética dos pais para os filhos. Uma explicação científica para os princípios da genética requeria o estudo microscópico das células germinativas, seu comportamento e a correlação entre sua transmissão e os resultados visíveis da herança. Suspeitava-se, desde o começo, que os núcleos das células germinativas, especialmente os cromossomos, forneceriam a resposta verdadeira sobre o mecanismo hereditário. Aparentemente, os cromossomos são as únicas entidades transmitidas em quantidades iguais, de ambos os pais para os filhos.

Quando as leis de Mendel foram redescobertas, em 1900, sua correspondência com o comportamento citológico dos cromossomos era óbvia. Experimentos posteriores mostraram que os cromossomos transportavam a informação genética.

Meiose | Divisão reducional dos gametas

Apesar de as espécies animais diferirem muito quanto aos números, tamanhos e formas dos cromossomos presentes em suas células somáticas, uma particularidade comum a todas é que os cromossomos ocorrem aos pares. Os dois membros de um par de cromossomos contêm genes semelhantes que codificam o mesmo conjunto de características e geralmente, mas nem sempre, têm o mesmo tamanho e forma. Os membros desses pares são chamados cromossomos **homólogos**, e cada membro do par é chamado de **homólogo**. Um homólogo vem da mãe e o outro, do pai. Um **conjunto** de cromossomos é formado por um cromossomo de cada par. As ervilhas de Mendel contêm 14 cromossomos, dois conjuntos com 7 cromossomos em cada. O número de cromossomos em um conjunto varia consideravelmente entre as espécies.

Sempre que um animal ou planta produz gametas, ele deve produzir células-filhas haploides a partir de uma célula progenitora diploide. A **meiose** é uma divisão celular especial na qual uma duplicação do material genético de uma célula é seguida por duas rodadas de divisões celulares (Figura 5.2). O resultado é um conjunto de quatro células-filhas, cada uma das quais tem apenas *um* membro de cada par de cromossomos homólogos. Os cromossomos presentes em uma célula-filha de meiose, ou gameta, formam um conjunto único de cromossomos. O número de cromossomos nessas células, que varia de espécie para espécie, é chamado número **haploide** (n) de cromossomos. Quando dois gametas se unem na fecundação, cada um contribui com seu conjunto de cromossomos para a nova célula formada, chamada **zigoto**, que tem dois conjuntos completos de cromossomos. O número de cromossomos de dois conjuntos completos é chamado número **diploide** ($2n$). Nos humanos, os zigotos e todas as células somáticas normalmente têm um número diploide ($2n$) de 46 cromossomos; os gametas têm o número haploide (n), ou 23, e a meiose reduz de diploide para haploide o número de cromossomos por célula.

Assim, normalmente cada célula tem duas cópias de cada gene que codifica determinado atributo, uma cópia em cada cromossomo homólogo. Formas alternativas de genes para o mesmo atributo são formas **alélicas** ou **alelos**. Às vezes, apenas um dos alelos tem efeito visível no organismo, embora os dois estejam presentes em cada célula e qualquer um dos dois possa ser passado para a progênie por meiose e subsequente fecundação.

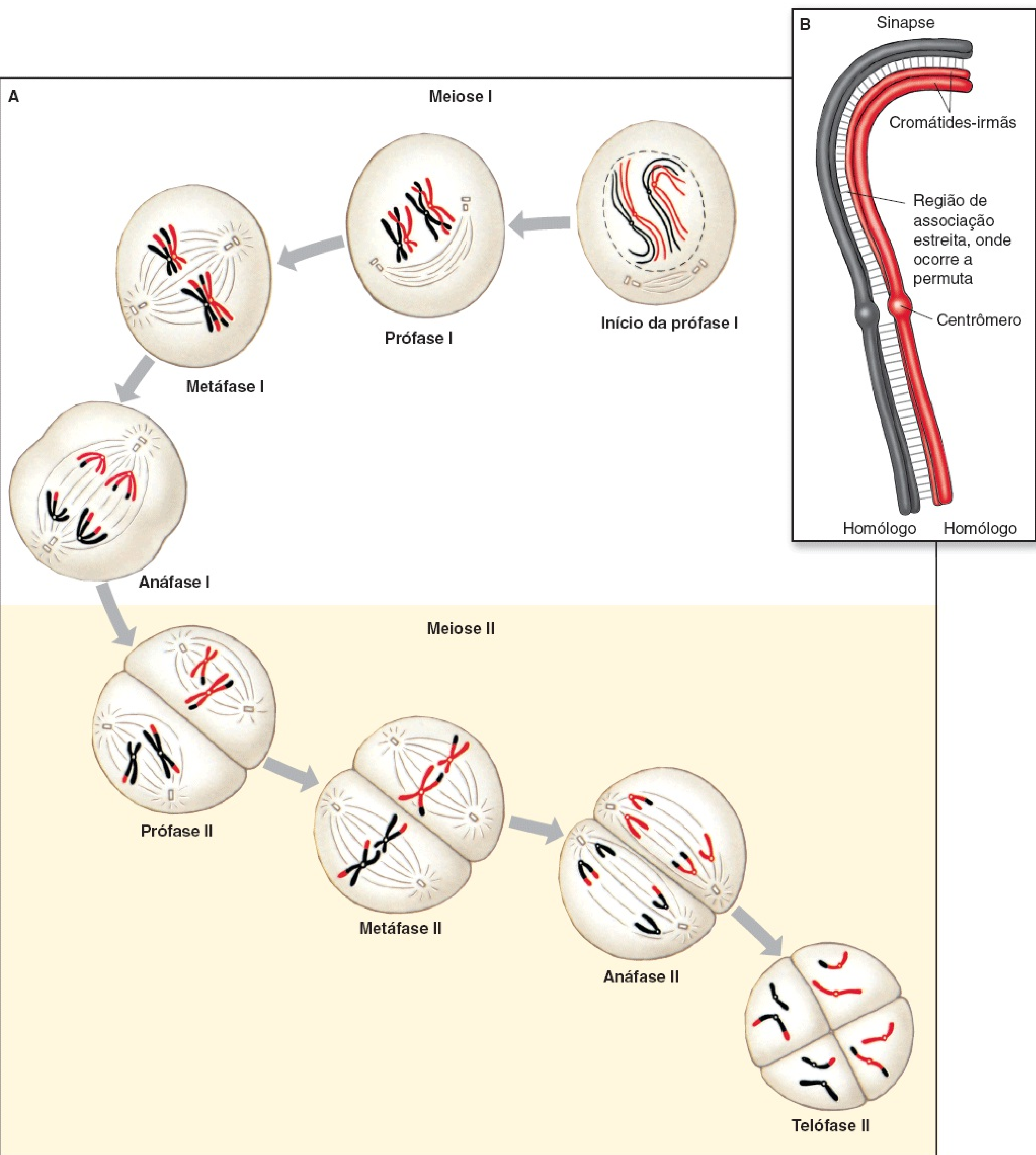


Figura 5.2 A. Meiose em uma célula sexual com dois pares de cromossomos. Prófase I, os cromossomos homólogos se encontram encostados lado a lado, ou sinapse, formando bivalentes. Um bivalente consiste em um par de cromossomos homólogos, em que cada um tem um par de cromátides idênticas unidas por um centrômero. Metáfase I, os bivalentes se alinham na região equatorial das fibras do fuso. Anáfase I, os cromossomos que formavam os bivalentes são puxados para polos opostos. Prófase II, as células-filhas contêm um cromossomo de cada par de homólogos (haploide), mas cada cromossomo está duplicado (duas cromátides presas em um centrômero). Metáfase II, os cromossomos se movem para a região equatorial das fibras do fuso.

Anáfase II, as cromátides de cada cromossomo se separam. Telófase II, são formadas quatro células haploides (gametas), cada uma delas com cromossomos não duplicados (uma cromátide por cromossomo). **B.** Na prófase I ocorre sinapse, na qual os cromossomos homólogos podem se quebrar e trocar pedaços correspondentes. As cromátides-irmãs e a região de associação íntima estendem-se ao longo de todo o comprimento do bivalente. Proteínas de coesão específicas da meiose, chamadas complexo sinaptonêmico, seguram os quatro filamentos do bivalente, em associação estreita durante a sinapse.

Os alelos são formas alternativas do mesmo gene, que surgiram por mutação da sequência do DNA. Como em um time de beisebol que tem vários arremessadores, mas apenas um de cada vez pode ocupar essa posição, apenas um alelo pode ocupar um loco cromossômico (posição). Alelos alternativos para o loco podem estar no outro cromossomo homólogo do indivíduo, o que faz esse indivíduo ser heterozigoto para o gene em questão. Numerosas formas alélicas de um gene podem ser encontradas nos diferentes indivíduos de uma população, uma condição chamada "alelos múltiplos" (adiante).

Durante o crescimento de um indivíduo, todas as células que se dividem contêm os dois conjuntos de cromossomos (a mitose é descrita no Capítulo 3). Nos órgãos reprodutivos, os gametas (células germinativas) são formados após a meiose, que *separa* os cromossomos de cada par de homólogos. Sem essa divisão reducional, a união do óvulo (ovo) com o espermatozoide produziria 2 vezes mais cromossomos do que seus pais.

A maioria dos eventos essenciais da meiose ocorre durante a prófase da primeira divisão meiótica (Figura 5.2). Antes da meiose, cada cromossomo já se duplicou, formando duas cromátides unidas por um ponto, o centrômero. Os dois membros de cada par de cromossomos homólogos se encostam lado a lado (**sinapse**) para formar um **bivalente**, o que permite a recombinação genética entre os homólogos pareados (adiante). Um entrelaçado de proteínas de coesão específicas da meiose chamadas **complexo sinaptonêmico** segura os quatro filamentos do bivalente pareados lado a lado durante a sinapse. Cada bivalente é composto por dois pares de cromátides (cada par é uma **díade**, cromátides-irmãs mantidas juntas no seu centrômero), ou *quatro* futuros cromossomos e, consequentemente, é chamada uma **tétrade**. A posição ou localização de qualquer gene em um cromossomo é o **loco** do gene, e, normalmente, na sinapse, todos os locos gênicos em uma cromátide situam-se exatamente opostos aos locos correspondentes na cromátide-irmã, e também aos de ambas as cromátides do cromossomo homólogo. Ao final da prófase, os cromossomos encurtam e engrossam e entram, então, na primeira divisão meiótica.

Em contraste com a mitose, os centrômeros que mantêm as cromátides juntas *não se dividem* na anáfase. Como resultado, cada uma das díades é puxada em direção a um dos polos opostos da célula por microtúbulos do fuso de divisão. Na telófase da primeira divisão meiótica, cada polo da célula tem uma díade de cada uma das tétrades formadas na prófase. Consequentemente, ao final da primeira divisão meiótica, as células-filhas contêm *um* cromossomo de *cada* par de homólogos da célula parental, de tal modo que o número total de cromossomos é reduzido a haploide. Entretanto, como cada cromossomo contém duas cromátides presas pelo centrômero, cada célula contém o dobro da quantidade de DNA presente em um gameta.

A segunda divisão meiótica é mais parecida com os eventos da mitose. As díades são separadas, no início da anáfase, pela divisão de seus centrômeros, e cromossomos com um só filamento se movem em direção a cada polo. Assim, ao final da segunda divisão meiótica, as células têm números haploides de cromossomos e cada cromátide da tétrade original fica em núcleos separados. De cada célula que entra em meiose resultam quatro células, cada uma com um conjunto haploide completo e apenas uma cópia de cada gene. Na gametogênese feminina, apenas uma das quatro células resultantes se torna um gameta funcional (Capítulo 7).

Determinação do sexo

Antes que a importância dos cromossomos na hereditariedade fosse percebida no início do século 20, o controle genético dos gêneros era totalmente desconhecido. O primeiro indício científico sobre a determinação cromossômica do sexo surgiu em 1902, quando C. McClung observou que insetos (Hemiptera) produziam dois tipos de espermatozoides em números aproximadamente iguais. Um tipo continha, no seu conjunto normal de cromossomos, um cromossomo supostamente acessório, que não existia no outro tipo de espermatozoide. Como todos os óvulos dessa espécie tinham o mesmo número de cromossomos haploides, metade dos espermatozoides teria o mesmo número de cromossomos que os óvulos e metade teria um

cromossomo a menos. Quando um óvulo era fecundado por um espermatozoide portador de cromossomo sexual acessório, o filhote era uma fêmea; quando fecundado por um espermatozoide sem o cromossomo acessório, o filhote era um macho. Por esse motivo, foi feita uma distinção entre cromossomos sexuais, que determinam o sexo (e atributos ligados ao sexo) e **autossomos**, os demais cromossomos, que não influenciam o sexo. O tipo de determinação sexual descrito é frequentemente chamado tipo XX-XO, indicando que as fêmeas têm dois cromossomos X e os machos apenas um cromossomo X (o O significa a ausência do cromossomo; ver a Figura 5.3).

Mais tarde, outros tipos de determinação do sexo foram descobertos. Nos seres humanos e em muitos outros animais, os dois sexos apresentam o mesmo número de cromossomos. Os cromossomos sexuais (XX), entretanto, são iguais nas mulheres, mas diferentes (XY) nos homens. Como consequência, um óvulo humano contém 22 autossomos + 1 cromossomo X. Os espermatozoides são de dois tipos: metade tem 22 autossomos + 1 cromossomo X e metade tem 22 autossomos + 1 cromossomo Y. O cromossomo Y é bem menor do que o X e transporta muito pouca informação genética. Na fecundação, quando os 2 cromossomos X se juntam, os filhotes são femininos; quando X e Y se juntam, os filhotes são masculinos (Figura 5.4).

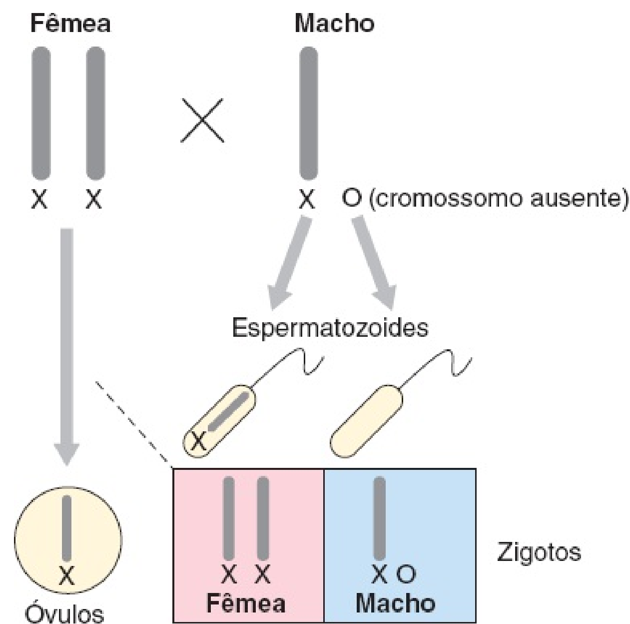


Figura 5.3 Determinação do sexo tipo XX-XO. Apenas os cromossomos sexuais estão representados.

Um terceiro tipo de determinação do sexo ocorre em aves, mariposas, borboletas e alguns peixes, no qual o macho tem dois cromossomos X (ou às vezes chamados ZZ) e a fêmea tem um X e um Y (ou ZW). Finalmente, existem tanto invertebrados (Capítulo 17), como vertebrados (Capítulo 26) nos quais o sexo é determinado por condições ambientais ou comportamentais, em vez de cromossomos sexuais, ou por locos gênicos cujas variações não estão associadas a diferenças visíveis na estrutura dos cromossomos.

No caso dos cromossomos X e Y, os dois homólogos são diferentes no tamanho e morfologia. Por esse motivo, eles não contêm os mesmos genes. Os genes do cromossomo X frequentemente não têm contrapartida de alelos no diminuto cromossomo Y. Esse fato é muito importante na herança ligada ao sexo (adiante).

LEIS MENDELIANAS DA HERANÇA

Primeira lei de Mendel

A **lei da segregação** de Mendel afirma que, *na formação dos gametas, fatores pareados que podem especificar fenótipos alternativos (atributos visíveis) se separam de tal modo que cada gameta recebe apenas um dos membros do par*. Em um dos experimentos originais de Mendel, ele polinizou plantas altas de linhagem pura com o pólen de plantas anãs de linhagem pura. Por conseguinte, as características visíveis ou **fenótipos** dos pais eram alto e anão. Mendel observou que toda a progênie da primeira geração (F_1) era alta, tão alta quanto os pais altos do cruzamento. O cruzamento recíproco – plantas anãs polinizadas com pólen de plantas altas – dava o mesmo resultado. O fenótipo alto aparecia em toda a progênie independentemente do tipo de cruzamento. Obviamente, esse tipo de herança não era uma mistura de duas características, porque nenhum filhote apresentava tamanho intermediário.

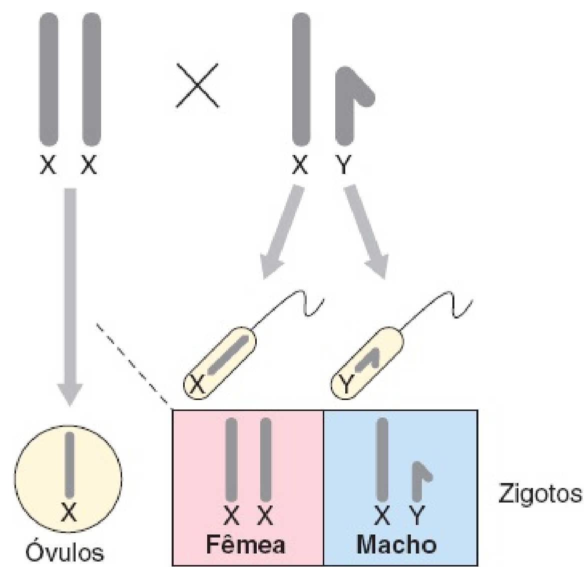


Figura 5.4 Determinação do sexo tipo XX-XY. Apenas os cromossomos sexuais estão representados.

Em seguida, Mendel autofertilizou as plantas altas de F_1 e cultivou diversas centenas de filhotes, a segunda geração (F_2). Dessa vez apareceram *ambos* os fenótipos: plantas altas e plantas anãs. Mais uma vez não ocorreu mistura (plantas de tamanho intermediário), mas o surgimento de plantas anãs de todos os pais F_1 altos foi surpreendente. A característica anã, observada em metade dos avós, mas não nos pais, havia reaparecido. Quando ele contou o número de plantas altas e anãs na geração F_2, descobriu que havia praticamente 3 vezes mais plantas altas do que anãs.

Mendel então repetiu esse experimento para as outras seis características contrastantes que ele havia escolhido e, em todos os cruzamentos, obteve proporções muito próximas de 3:1 (ver a Figura 5.1). Esses resultados deixaram claro para Mendel que os determinantes hereditários para características contrastantes não se misturam quando juntados no mesmo organismo. Embora a característica anã tenha desaparecido na geração F_1, ela reapareceu com expressão total na geração F_2. Ele se deu conta de que as plantas da geração F_1 portavam determinantes (que ele chamou "fatores") de ambos os pais, altos e anões, ainda que apenas a característica alto fosse visível.

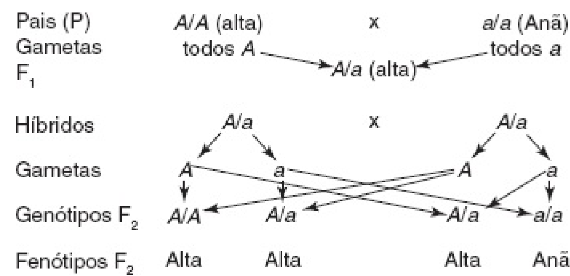
Deve-se distinguir a capacidade dos fatores hereditários pareados de Mendel de influenciar o fenótipo da sua capacidade de serem transmitidos através dos gametas até a próxima geração. Quando os fatores para plantas altas e anãs estão juntos na geração F_1 de Mendel, apenas o fator alta influencia o fenótipo. Ambos os fatores, entretanto, são transmitidos para a geração seguinte através dos gametas: metade dos gametas produzidos pelas plantas de F_1 porta o fator alta e a outra metade o fator anã.

Mendel chamou o fator alta de **dominante** e o fator anã, de **recessivo**. De maneira semelhante, os outros pares de características que ele estudou mostraram dominância e recessividade. Sempre que um fator dominante está presente, o recessivo não é visível. A característica recessiva aparece apenas quando ambos os fatores presentes são recessivos.

Ao representar os cruzamentos, Mendel usou letras como símbolos; uma letra maiúscula representa uma característica dominante e a correspondente minúscula representa sua alternativa recessiva. Os geneticistas modernos ainda seguem esse costume com frequência. Assim, os fatores para plantas altas puras podem ser representados por *A/A*, o recessivo puro por *a/a* e o híbrido das duas plantas, por *A/a*. A barra indica que os alelos estão em cromossomos homólogos. O zigoto leva consigo a constituição genética completa do organismo. Todos os gametas produzidos por *A/A* devem necessariamente ser *A*, enquanto aqueles produzidos por *a/a* devem ser *a*. Logo, um zigoto produzido pela união dos dois deve ser *A/a*, ou um **heterozigoto**. As plantas altas puras (*A/A*) e as plantas anãs puras (*a/a*) são **homozigotas**, o que significa que os fatores pareados são semelhantes nos cromossomos homólogos e representam cópias do mesmo alelo. Um cruzamento que envolve variação em um único loco é chamado **cruzamento monoíbrido**.

No cruzamento entre plantas altas e plantas anãs, havia dois fenótipos: alta e anã. Com base nas fórmulas genéticas, existem três tipos *hereditários*: *A/A*, *A/a* e *a/a*. Estes são chamados **genótipos**. Um genótipo é uma combinação de alelos presente em um organismo diploide (*A/A*, *A/a* ou *a/a*) e o fenótipo é a aparência correspondente do organismo (alto ou anão).

Um dos cruzamentos originais de Mendel (planta alta e planta anã) pode ser representado como se segue:

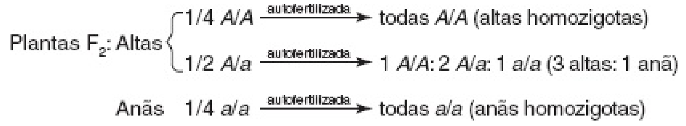


Todas as combinações possíveis dos gametas de F_1 nos zigotos de F_2 produzem uma razão fenotípica de 3:1 e genotípica de 1:2:1. É conveniente, em tais cruzamentos, usar o método do tabuleiro de Punnett (quadrado de Punnett) para representar as diferentes combinações produzidas por um cruzamento. No cruzamento de F_2, o seguinte esquema se aplicaria:

Pólen \ **Óvulo**	1/2 *A*	1/2 *a*
1/2 *A*	1/4 *A/A* (alta homozigota)	1/4 *A/a* (alta híbrida)
1/2 *a*	1/4 *A/a* (alta híbrida)	1/4 *a/a* (anã homozigota)

Razão: 3 altas para 1 anã

O passo seguinte foi importante porque permitiu a Mendel testar a sua hipótese de que cada planta continha fatores de ambos os pais que não se misturavam. Ele autofertilizou as plantas da geração F_2: o pólen de uma flor fecundou o estigma da mesma flor. Os resultados mostraram que plantas anãs de F_2 autopolinizadas produziam apenas plantas anãs, enquanto 33% das plantas altas de F_2 produziam plantas altas e os outros 66% produziam tanto plantas altas quanto anãs na razão de 3:1, exatamente como haviam feito as plantas de F_1. Os genótipos e fenótipos foram os seguintes:



Esse experimento mostrou que as plantas anãs eram puras porque, quando autopolinizadas, sempre originavam plantas anãs; as plantas altas eram altas puras e altas híbridas. Ele também demonstrou que, apesar de a característica anã não se expressar nas plantas de F_1, que eram todas altas, os fatores hereditários para nanismo eram transmitidos para as plantas de F_2 de forma inalterada.

Essa ideia formou a base da lei da segregação de Mendel, que postula que, sempre que dois fatores estão presentes em um híbrido, eles segregam-se para gametas diferentes. Os fatores pareados do genitor passam com igual frequência para os gametas. Agora entendemos que os fatores se segregam porque situam-se em diferentes cromossomos de um par de homólogos, mas os gametas recebem na meiose apenas um cromossomo de cada par. Assim, na prática, a lei da segregação indica a separação dos cromossomos homólogos durante a meiose.

A grande contribuição de Mendel foi a sua abordagem quantitativa da herança. Essa abordagem marca o nascimento da Genética, porque, antes de Mendel, as pessoas assumiam que as características se misturavam como duas cores de tinta, uma ideia que infelizmente ainda permanece na mente de muitos e que foi um problema para a teoria da seleção natural de Darwin quando ele a apresentou pela primeira vez (Capítulo 1). Se as características se misturassem, a variabilidade se perderia na hibridação. Com a herança particulada, os diferentes alelos permanecem intactos ao longo do processo hereditário e podem ser redistribuídos como unidades separadas, ou partículas.

Cruzamento-teste

O cruzamento-teste é utilizado para determinar se um indivíduo que tem um fenótipo geneticamente dominante tem um genótipo homozigoto ou heterozigoto para a característica em questão. Quando um alelo é dominante, os indivíduos heterozigotos que têm esse alelo apresentam o fenótipo idêntico aos dos indivíduos que são homozigotos para ele. Por esse motivo, não se pode determinar o genótipo desses indivíduos apenas olhando para seus fenótipos. Por exemplo, no experimento de Mendel sobre plantas altas e plantas anãs, é impossível determinar a constituição genética das plantas altas da geração F_2 por simples inspeção das plantas. Setenta e cinco por cento dessa geração são plantas altas, mas quais delas são heterozigotas?

Como Mendel concluiu, o teste é cruzar os indivíduos em questão com recessivos puros. Se a planta alta é homozigota, toda a descendência de tal cruzamento-teste será alta, assim:

Pais *A/A* (alta) × *a/a* (anã)

Pólen \ Óvulo	*A*	*A*
a	*A/a* (alta híbrida)	*A/a* (alta híbrida)
a	*A/a* (alta híbrida)	*A/a* (alta híbrida)

Todos os filhotes são *A/a* (altas híbridas). Se a planta alta é heterozigota, metade dos filhotes é alta e metade, anã, assim:

Pais *A/a* (alta híbrida) × *a/a* (anã)

Pólen \ Óvulo	*A*	*a*
a	*A/a* (alta híbrida)	*a/a* (anã homozigota)
a	*A/a* (alta híbrida)	*a/a* (anã homozigota)

O **cruzamento-teste** é frequentemente utilizado na genética moderna para avaliar a constituição genética dos filhotes, e também quando se quer fazer linhagens homozigotas de animais ou plantas.

Herança intermediária

Em alguns casos, nenhum dos alelos é completamente dominante sobre o outro, e o fenótipo do heterozigoto é diferente daquele de seus pais, frequentemente intermediário entre eles. Esse fato é chamado **herança intermediária**, ou **dominância incompleta**. Na flor maravilha (*Mirabilis*), dois alelos variantes determinam flores vermelhas, rosa ou brancas; homozigotos têm flores vermelhas ou brancas, mas os heterozigotos têm flores rosa. Em determinada linhagem de galinhas, um cruzamento entre aquelas que têm penas pretas e as que têm penas brancas salpicadas de preto produz filhotes que não são cinza, mas sim de uma cor chamada azul-andaluz (Figura 5.5). Em ambos os exemplos, se as F_1 são cruzadas, as F_2 têm uma razão de cores de 1:2:1 ou 1 vermelho: 2 rosa: 1 branco nas flores maravilha e 1 preto: 2 azuis: 1 branco salpicado nas galinhas andaluzas. Esse fenômeno é ilustrado para as galinhas como se segue:

Pais	P/P (penas pretas)	×	P'/P' (penas brancas)	
Gametas	todos P		todos P'	
F_1		P/P' (todos azuis)		
Híbridos cruzados		P/P'	×	P/P'
Gametas		P'/P'		P'/P'
Genótipos F_2	P/P	P/P'	P/P'	P/P'
Fenótipos F_2	Preto	Azul	Azul	Branco

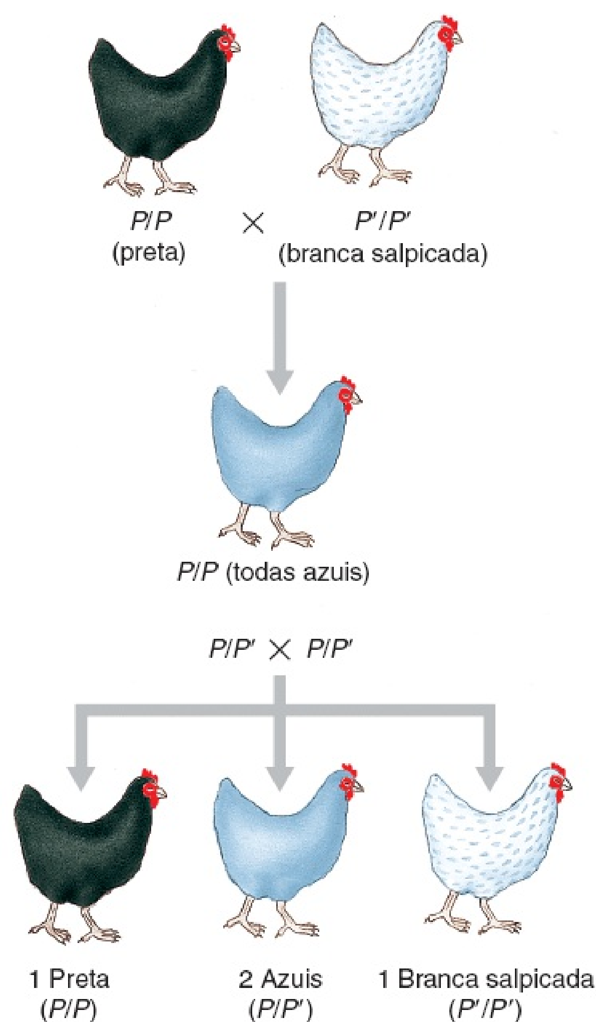


Figura 5.5 Cruzamento entre galinhas com penas pretas e brancas salpicadas de preto. Preto e branco são homozigotos. O azul-andaluz é heterozigoto.

> Quando nenhum dos alelos é recessivo, pode-se representar ambos por letras maiúsculas e identificá-los pela adição de um "apóstrofo" (P′) ou por letras sobrescritas, por exemplo, P^p (equivale a penas pretas) e P^b (equivale a penas brancas). Esse sistema para designar alelos não é universal, especialmente para locos que têm alelos múltiplos com padrões de dominância complexos (adiante).

Nesse tipo de cruzamento, o *fenótipo* heterozigoto é na verdade uma mistura de ambos os tipos parentais. É fácil ver como tais observações poderiam estimular a noção de herança misturada. Entretanto, no cruzamento de galinhas pretas e brancas ou no de flores vermelhas e brancas, apenas o fenótipo híbrido é uma mistura: seus fatores hereditários *não* se misturam e a descendência homozigota tem fenótipos iguais aos fenótipos parentais.

Segunda lei de Mendel

A segunda lei de Mendel diz respeito a estudo simultâneo de dois pares de fatores hereditários. Por exemplo, a herança de fatores para sementes amarelas *versus* sementes verdes influencia a herança de fatores para plantas altas *versus* plantas anãs quando as variedades que estão sendo cruzadas diferem tanto na cor da semente como na altura da planta? Mendel realizou experimentos entre variedades de ervilhas que diferiam por duas ou mais características fenotípicas, determinadas pela variação de diferentes genes localizados em cromossomos diferentes. De acordo com **a lei da segregação independente** de Mendel, *genes localizados em diferentes pares de cromossomos homólogos segregam-se independentemente durante a meiose*.

Mendel já havia estabelecido que as plantas altas são dominantes em relação às anãs. Ele também notou que os cruzamentos entre plantas com sementes amarelas e plantas com sementes verdes produziam, na geração F_1, plantas com sementes amarelas; logo, amarelo era dominante em relação a verde. O próximo passo foi fazer um cruzamento entre plantas que diferiam quanto a essas duas características. Quando uma planta alta com sementes amarelas (*A/A Y/Y*) foi cruzada com uma planta anã com sementes verdes (*a/a y/y*), as plantas F_1 eram altas com sementes amarelas, como esperado (*A/a Y/y*).

Os híbridos de F_1 foram então autofecundados, e os resultados de F_2 foram aqueles mostrados na Figura 5.6.

Pais	*A/A Y/Y* (altas, amarelas)	×	*a/a y/y* (anãs, verdes)
Gametas	todas *AY*		todas *ay*
F_1		*A/a Y/y* (altas, amarelas)	

Mendel já sabia que um cruzamento entre duas plantas de genótipo *A/a* iria originar a razão 3:1. Do mesmo modo, um cruzamento entre duas plantas com genótipo *Y/y* originaria a mesma proporção 3:1. Se examinarmos *apenas* os fenótipos alta e anã esperados no resultado do experimento di-híbrido, eles aparecem na proporção de 12 altas para 4 anãs, o que pode ser reduzido para uma proporção 3:1. Do mesmo modo, para cada 12 plantas que têm sementes amarelas, 4 plantas têm sementes verdes – outra vez uma proporção de 3:1. Assim, a proporção monoíbrida prevalece para ambas as características quando são consideradas de maneira independente. A razão 9:3:3:1 é apenas a combinação das duas proporções 3:1.

$$3 : 1 \times 3 : 1 = 9 : 3 : 3 : 1$$

Quando um dos alelos não é conhecido, ele pode ser representado por um traço (*A*/–). Essa representação é também usada quando estamos preocupados apenas com as proporções fenotípicas. O traço pode representar tanto *A* como *a*.

Pais

Alta, amarela × Anã, verde

A/A Y/Y *a/a y/y*

Geração F_1

Todas altas amarelas

Alta, amarela × Alta, amarela

A/a Y/y *A/a Y/y*

Geração F_2

	AY	*Ay*	*aY*	*ay*
AY	*A/A Y/Y*	*A/A Y/y*	*A/aY/Y*	*A/a Y/y*
Ay	*A/A Y/y*	*A/A y/y*	*A/a Y/y*	*A/a y/y*
aY	*A/a Y/Y*	*A/a Y/y*	*a/a Y/Y*	*a/a Y/y*
ay	*A/a Y/y*	*A/a y/y*	*a/a Y/y*	*a/a y/y*

Razão: 9 altas amarelas : 3 altas verdes : 3 anãs amarelas : 1 anã verde

Figura 5.6 O método do quadrado de Punnett para determinar as razões dos genótipos e fenótipos em um cruzamento di-híbrido para genes que se segregam independentemente.

Os genótipos e fenótipos de F_2 são os seguintes:

1	*A/A Y/Y*	9 *A/—Y/—*	9 amarelas altas
2	*A/a Y/Y*		
2	*A/A Y/y*		
4	*A/a Y/y*		
1	*A/A y/y*	3 *A/—y/y*	3 verdes altas
2	*A/a y/y*		
1	*a/a Y/Y*	3 *a/a—Y/—*	3 amarelas anãs
2	*a/a Y/y*		
1	*a/a y/y*	1 *a/a y/y*	1 verdes anãs

Os resultados desse experimento mostram que a segregação dos alelos para altura da planta é totalmente independente da segregação dos alelos para cor da semente. Assim, uma outra maneira de expressar a lei de Mendel da segregação independente é que *cópias de dois genes diferentes localizados em cromossomos diferentes (= não homólogos) segregam-se independentemente uma da outra*. O motivo é que, durante a meiose, o membro de qualquer par de cromossomos homólogos transmitido para um gameta é independente de qualquer membro de qualquer outro par de homólogos que o gameta também recebe. Claro que, se os genes se situam muito próximos em um mesmo cromossomo, eles irão segregar-se juntos (estarão ligados) a menos que ocorra *crossing over*. Os genes que se localizam no mesmo cromossomo mas muito distantes um do outro apresentam segregação independente porque ocorre *crossing over* entre eles em praticamente todas as meioses. Genes ligados e *crossing over* são discutidos mais adiante.

Uma maneira de estimar as proporções genotípicas e fenotípicas esperadas na progênie é construir um quadrado de Punnett. Para um cruzamento monoíbrido, isso é fácil; para um cruzamento di-híbrido, o quadrado de Punnett é trabalhoso e, para um cruzamento tri-híbrido, é muito tedioso. Nós fazemos essas estimativas mais facilmente tirando proveito de cálculos simples de probabilidade. O pressuposto básico é que os genótipos dos gametas de um sexo têm igual probabilidade de se unir com os genótipos dos gametas do outro sexo, na proporção relativa aos números de cada um deles presentes. De maneira geral, isso é verdade quando o tamanho da amostra é grande o suficiente e os números observados são próximos àqueles previstos pelas leis da probabilidade.

Definimos a probabilidade, que é a frequência esperada para determinado evento, como se segue:

$$\text{Probabilidade (p)} = \frac{\text{Número de vezes que um evento acontece}}{\text{Número total de tentativas ou possibilidades para a ocorrência do evento}}$$

Por exemplo, a probabilidade (p) de uma moeda jogada para o alto cair com a cara para cima é 1/2, porque uma moeda tem dois lados. A probabilidade de sair o número três ao rolar um dado é 1/6, porque o dado tem seis lados.

A probabilidade de eventos independentes ocorrerem juntos (eventos ordenados) envolve a **regra do produto**, que é simplesmente o produto de suas probabilidades individuais. Quando duas moedas são jogadas para o alto simultaneamente, a probabilidade de obter duas caras é de $1/2 \times 1/2 = 1/4$, ou uma chance em quatro. A probabilidade de obter dois números três simultaneamente com dois dados é a seguinte:

$$\text{Probabilidade de dois números três} = 1/6 \times 1/6 = 1/36$$

Podemos usar a regra do produto para prever as razões da herança em cruzamentos monoíbridos ou di-híbridos (ou maiores) se os genes forem selecionados independentemente nos gametas (como o são em todos os experimentos de Mendel) (Quadro 5.1).

Quadro 5.1 Utilização da regra do produto para determinar as razões genotípicas e fenotípicas em um cruzamento di-híbrido para genes selecionados independentemente.

Genótipos dos pais	A/a Y/y		×	A/a Y/y
Cruzamentos monoíbridos equivalentes	A/a × A/a		e	Y/y × Y/y
Razões genotípicas em F_1 de cruzamentos monoíbridos		1/4 A/A 2/4 A/a 1/4 a/a		1/4 Y/Y 2/4 Y/y 1/4 y/y
Razões combinadas de dois monoíbridos para determinar as razões genotípicas di-híbridas	1/4 A/A	×		1/4 Y/Y = 1/16 A/A Y/Y 2/4 Y/y = 2/16 A/A Y/y 1/4 y/y = 1/16 A/A y/y
	2/4 A/a	×		1/4 Y/Y = 2/16 A/a Y/Y 2/4 Y/y = 4/16 A/a Y/y 1/4 y/y = 2/16 A/a y/y
	1/4 a/a	×		1/4 Y/Y = 1/16 a/a Y/Y 2/4 Y/y = 2/16 a/a Y/y 1/4 y/y = 1/16 a/a y/y
Razões fenotípicas em F_1 de cruzamentos monoíbridos				3/4 A/– (alta), 1/4 a/a (anã) 3/4 Y/– (amarela), 1/4 y/y (verde)
Razões combinadas de dois monoíbridos para determinar as razões fenotípicas	3/4 A/–	×		3/4 Y/– = 9/16 A/– Y/– (alta, amarela) 1/4 y/y = 3/16 A/– y/y (alta, verde)
	1/4 a/a	×		3/4 Y/– = 3/16 a/a Y/– (anã, amarela) 1/4 y/y = 1/16 a/a y/y (anã, verde)

Portanto, razões fenotípicas = 9 altas, amarelas: 3 altas, verdes: 3 anãs, amarelas: 1 anã, verde.

Observe que uma amostra pequena, no entanto, pode produzir resultados bem diferentes daqueles previstos. Assim, se jogarmos a moeda 3 vezes e ela cair com a cara para cima nas três, não ficaríamos surpresos. Se jogarmos a moeda 1.000 vezes e o número de caras for muito diferente de 500, vamos suspeitar fortemente que há algo errado com a moeda. A probabilidade, entretanto, não tem "memória". A probabilidade de uma moeda jogada cair com a cara para cima será sempre 1/2, não importando quantas vezes a moeda foi jogada antes ou os resultados dessas jogadas.

Alelos múltiplos

Anteriormente definimos alelos como formas alternativas de um gene. Os alelos múltiplos se originam de mutações no mesmo loco gênico em tempos diferentes. Qualquer gene pode sofrer mutação (adiante) se houver tempo suficiente, e, assim, podem existir muitos alelos diferentes para um mesmo loco. Assim, em uma população, podem existir muitos alelos diferentes. Um exemplo é o conjunto de alelos múltiplos que afeta a cor da pelagem de coelhos. Os diferentes alelos são C (cor normal), c^{ch} (cor chinchila), c^h (cor himalaia) e c (albino). Os quatro alelos formam uma série com dominância, sendo C dominante sobre todos os outros. O alelo dominante é sempre escrito à esquerda e o recessivo, à direita:

$$C/c^h = \text{cor normal}$$
$$c^{ch}/c^h = \text{cor chinchila}$$
$$c^h/c = \text{cor himalaia}$$
$$c/c = \text{albino}$$

Interação gênica

Os tipos de cruzamentos descritos anteriormente são simples, no sentido de que as variações nas características resultam da ação de um único gene, com apenas um efeito no fenótipo. Muitos genes, entretanto, têm mais de um efeito no fenótipo, um fenômeno chamado **pleiotropia**. Um gene cuja variação influencia a cor dos olhos, por exemplo, pode ao mesmo tempo influenciar o desenvolvimento de outras características. Um alelo de determinado loco pode mascarar ou impedir a expressão de um gene de outro loco e que atua na mesma característica, um fenômeno chamado **epistasia**. Um outro caso de interação gênica é aquele em que vários conjuntos de alelos produzem um efeito cumulativo na mesma característica. São conhecidos muitos casos nos quais as variações de muitos genes diferentes podem afetar um único fenótipo **(herança poligênica)**.

Muitas características humanas são poligênicas. Nesses casos, as características, em vez de apresentarem fenótipos alternativos discretos, apresentam variação contínua entre os dois extremos. Cada um dos vários genes tem um alelo que

adiciona (+) e outro que não consegue adicionar (–) uma dose incremental ao valor do fenótipo. Essa herança dependente da dose e é algumas vezes chamada **herança quantitativa**. Nesse tipo de herança, as crianças têm, com frequência, fenótipo intermediário entre os dois pais. A variação nos genes múltiplos influencia a variação fenotípica, mas as diferentes formas alélicas de cada gene permanecem inalteradas como fatores hereditários discretos, quando são distribuídos para vários genótipos. À medida que o número de genes variáveis que afetam um fenótipo quantitativo aumenta, as condições intermediárias entre os valores extremos do fenótipo tornam-se mais contínuas (Figura 5.7).

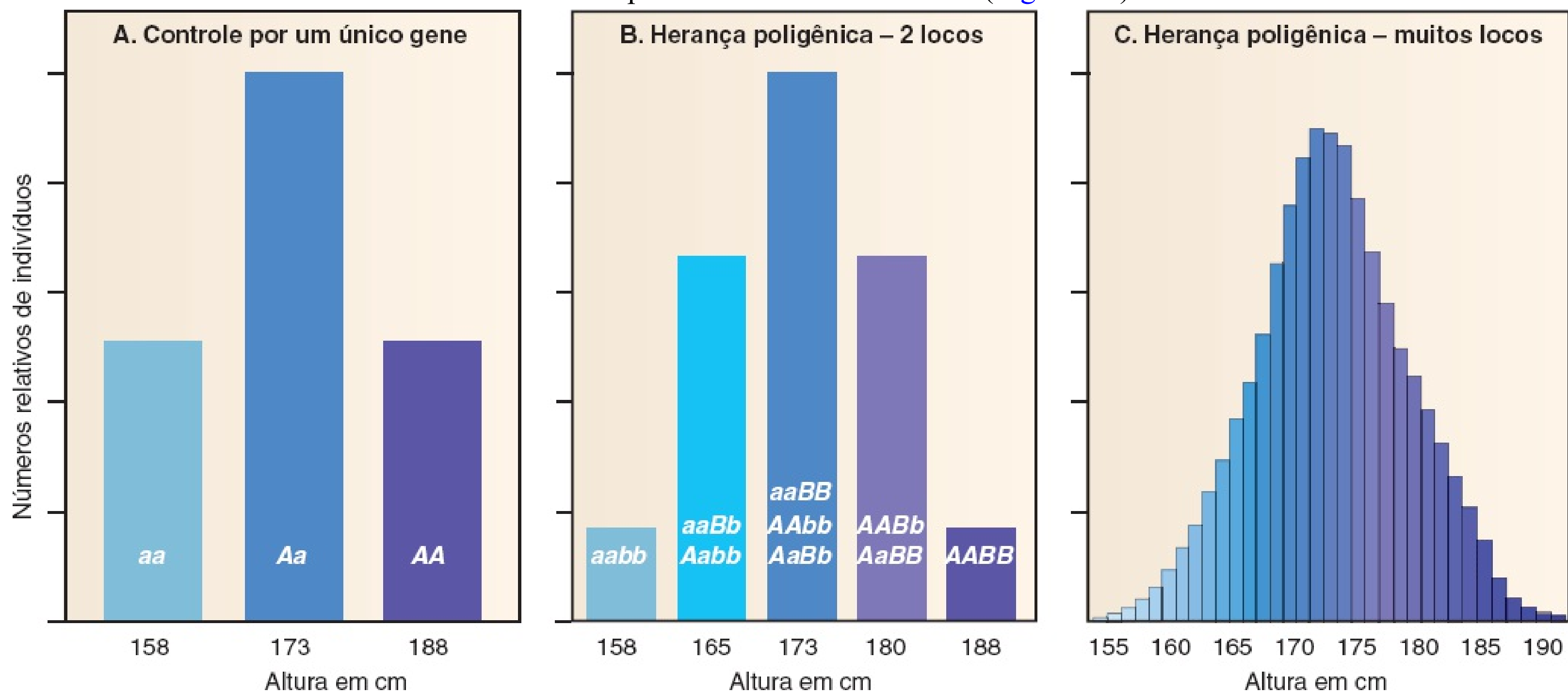


Figura 5.7 Herança poligênica e variação contínua. Vamos supor que a variação na altura entre 158 e 188 cm seja controlada por uma variação gênica com herança intermediária (o genótipo heterozigoto é intermediário na altura entre os genótipos homozigotos alternativos). **A.** Se um único gene controla essa variação, então há três classes discretas de altura na população, com classes adjacentes diferindo em 15 cm: 1,58 cm, 1,73 cm e 1,88 cm. **B.** Se dois genes controlam essa variação, e cada alelo maiúsculo contribui com um aumento da altura, haverá cinco classes de altura com classes adjacentes diferindo em apenas 7 ou 8 cm: 158 cm, 165 cm, 173 cm, 180 cm e 188 cm. **C.** Conforme o número de genes que influencia a variação aumenta, também aumenta o número das classes de tamanho, mas a diferença de tamanho entre as classes adjacentes diminui. O limite, à medida que o número de genes aumenta muito, é uma distribuição contínua de alturas de 1,58 cm a 1,88 cm.

Um exemplo desse tipo é o grau de pigmentação em acasalamentos entre pessoas que têm pele escura e pele clara. Os genes cumulativos envolvidos em tais casamentos têm expressão quantitativa. Provavelmente três ou quatro genes estão envolvidos na pigmentação da pele, mas simplificaremos nossa explicação usando apenas dois pares de genes com segregação independente. Assim, uma pessoa com pigmento muito escuro tem dois genes para pigmentação em cromossomos separados (*A/A B/B*). Cada cópia de um alelo maiúsculo contribui com uma unidade de pigmento. Uma pessoa com pigmento muito claro só tem alelos (*a/a b/b*) que não contribuem para cor (as sardas que ocorrem frequentemente na pele de pessoas muito claras se devem a outros genes, inteiramente independentes). Os filhos de pais muito escuros e muito claros teriam uma cor de pele intermediária (*A/a B/b*).

Filhos de pais que têm cor de pele intermediária apresentam uma gama de cores de pele que depende da quantidade de cópias de alelos para pigmentação que herdaram. As cores de suas peles variam de muito escura (*A/A B/B*), a escura (*A/A B/b* ou *A/a B/B*), intermediária (*A/A b/b* ou *A/a B/b* ou *a/a B/B*), clara (*A/a b/b* ou *a/a B/b*), até muito clara (*a/a b/b*). É possível, assim, que pais heterozigotos para cor da pele produzam crianças com cores mais escuras ou mais claras que as suas.

A herança da cor dos olhos em seres humanos é outro exemplo de interação gênica. Um alelo (*B*) determina se haverá pigmento na camada externa da íris. Esse alelo é dominante sobre o alelo para ausência de pigmento (*b*). Os genótipos *B/B* e *B/b* produzem geralmente olhos castanhos e o genótipo *b/b*, olhos azuis.

Entretanto, muitos genes modificadores influenciam, por exemplo, a quantidade de pigmento presente, o tom do pigmento e sua distribuição. Desse modo, uma pessoa com *B/b* pode até ter olhos azuis se os genes modificadores determinarem ausência de pigmento, o que explica as raras situações de crianças com olhos castanhos filhas de casais com olhos azuis.

Herança ligada ao sexo

Sabe-se que a herança de algumas características depende do sexo do genitor que porta o gene e do sexo da prole. Uma das características ligadas ao sexo mais bem conhecidas é a hemofilia (ver o Capítulo 31). Outro exemplo é a cegueira para as cores vermelha e verde, na qual essas cores são indistinguíveis em vários graus. Homens com cegueira para cores são muito mais numerosos do que mulheres com esse problema. Quando uma mulher apresenta cegueira para cores, seu pai também tem essa cegueira. Além disso, se uma mulher com visão normal e que é portadora da cegueira para cores (a **portadora** é heterozigota para o gene e é fenotipicamente normal) tem filhos homens, metade deles tem a probabilidade de ter cegueira para cores, não importando se o pai tem visão normal ou alterada. Como se explicam essas observações?

A cegueira para cores e a hemofilia são características recessivas cujos genes localizam-se no cromossomo X. Elas expressam-se fenotipicamente nas mulheres quando ambos os genes são defeituosos e, nos homens, quando apenas um gene defeituoso está presente. O padrão de herança desses defeitos é ilustrado para a cegueira para cores na Figura 5.8. Quando a mãe é portadora e o pai é normal, metade dos filhos, mas nenhuma das filhas, tem cegueira para cores. Mas, se o pai tem cegueira para cores e a mãe é portadora, metade dos filhos *e* metade das filhas tem a cegueira (na média e em uma amostra grande). É fácil entender agora por que tais defeitos são muito mais predominantes nos homens: um único gene recessivo ligado ao sexo tem efeito visível no homem porque ele só tem um cromossomo X. Qual seria o resultado de um casamento entre uma mulher homozigota normal e um homem com cegueira para cores?

Outro exemplo de característica ligada ao sexo foi descoberto por Thomas Hunt Morgan (1910) na *Drosophila*. A cor normal do olho dessa mosca é o vermelho, mas ocorrem mutações para olhos brancos (Figura 5.9). O cromossomo X tem um gene para cor de olho. Se machos com olhos brancos e fêmeas com olhos vermelhos, ambos de linhagens puras, são cruzados, toda a prole F_1 tem olhos vermelhos porque essa característica é dominante (Figura 5.9). Se esses filhotes F_1 são cruzados uns com os outros, todas as fêmeas F_2 têm olhos vermelhos, metade dos machos tem olhos vermelhos e a outra metade, olhos brancos. Nessa geração não aparecem fêmeas com olhos brancos, só os machos apresentam a característica recessiva (olhos brancos). O alelo para olhos brancos é recessivo e deveria afetar a cor dos olhos apenas em homozigose. Entretanto, como o macho só tem um cromossomo X (o Y não tem gene para cor de olho), os olhos brancos aparecem sempre que o cromossomo X tiver o alelo para essa característica. Os machos são **hemizigotos** (uma única cópia de um loco gênico está presente) para características situadas no cromossomo X.

Se o cruzamento recíproco é feito com fêmeas de olhos brancos e machos de olhos vermelhos, todas as fêmeas F_1 têm olhos vermelhos e todos os machos, olhos brancos (Figura 5.10). Se essa prole F_1 é intercruzada, a geração F_2 tem números iguais de fêmeas e machos com olhos vermelhos e olhos brancos.

Ligação autossômica e crossing over

Ligação

Após a redescoberta das leis de Mendel, em 1900, ficou claro que, contrariando a segunda lei de Mendel, nem todos os fatores segregam-se independentemente. Na verdade, muitos são herdados juntos. Uma vez que o número de cromossomos em todos os organismos é relativamente pequeno comparado ao número de características, cada cromossomo deve conter muitos genes. Todos os genes presentes em um cromossomo são **ligados**. A ligação especifica que os genes que estão no mesmo cromossomo, bem como todos os genes presentes em cromossomos homólogos, pertencem a um mesmo grupo de ligação. Portanto, devem existir tantos grupos de ligação quantos forem os pares de cromossomos.

Os geneticistas comumente usam a palavra "ligação" com dois significados diferentes. Ligação ao sexo refere-se à herança de uma característica que está nos cromossomos sexuais e, assim, sua expressão fenotípica depende do sexo do organismo e dos fatores já discutidos. Ligação autossômica, ou simplesmente ligação, significa a herança dos genes de determinado cromossomo autossômico. As letras utilizadas para representar tais genes são geralmente escritas sem a barra entre elas, o que indica que estão em um mesmo cromossomo. Por exemplo, *AB/ab* indica que os genes *A* e *B* estão em um mesmo cromossomo. É interessante notar que

Mendel estudou sete características de ervilhas e todas segregavam-se independentemente, porque estão em sete cromossomos diferentes. Se ele houvesse estudado oito características, ele não teria observado segregação independente para duas das características, porque as ervilhas só têm sete pares de cromossomos homólogos.

Mulher portadora (XX) | Homem normal (XY)
X X × X Y
Geração F_1
Normal ♀ (homozigota) | Portadora ♀ (heterozigota) | Normal ♂ (hemizigoto) | Cegueira para cores ♂ (hemizigoto)
A

Mulher portadora (XX) | Homem com cegueira (XY) para cores
X X × X Y
Portadora ♀ (heterozigota) | Mulher com cegueira para cores ♀ (homozigota) | Normal ♂ (hemizigoto) | Cegueira para cores ♂ (hemizigoto)
B

Figura 5.8 Herança ligada ao sexo da cegueira para vermelho e verde nos seres humanos. **A.** Mãe portadora e pai normal produzem cegueira para cores em metade de seus filhos, mas em nenhuma de suas filhas. **B.** Metade dos filhos e das filhas de uma mãe portadora e de um pai com cegueira para cores apresentam cegueira para cores.


A

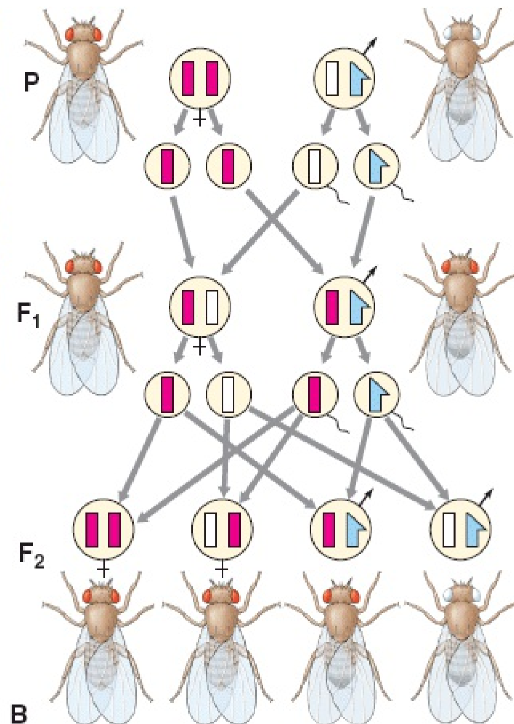


Figura 5.9 Herança da cor do olho, ligada ao sexo, na mosca-da-fruta *Drosophila melanogaster*. **A.** Olhos vermelhos e brancos da *D. melanogaster*. **B.** Os genes para cor do olho estão no cromossomo X, o Y não tem genes para cor de olho. O vermelho normal é dominante sobre o branco. Fêmeas de olhos vermelhos homozigotas cruzadas com machos de olhos brancos resultam em todos com olhos vermelhos na F_1. As razões da F_2 dos cruzamentos da F_1 são uma fêmea homozigota de olhos vermelhos e uma fêmea heterozigota de olhos vermelhos para um macho de olhos vermelhos e um macho de olhos brancos.

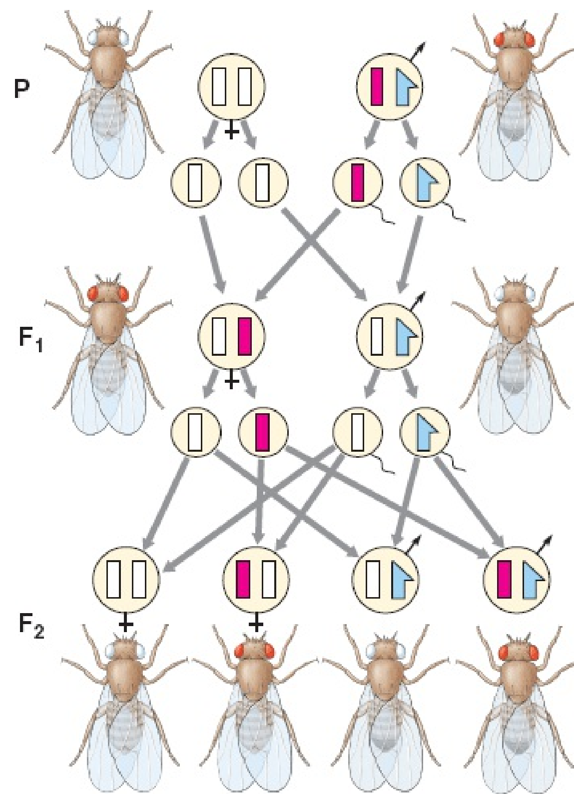


Figura 5.10 Cruzamento recíproco ao da Figura 5.9 (fêmeas homozigotas de olhos brancos com machos de olhos vermelhos) origina, na F_1, machos de olhos brancos e fêmeas de olhos vermelhos. A F_2 apresenta números iguais de fêmeas de olhos vermelhos e fêmeas de olhos brancos, bem como de machos de olhos vermelhos e fêmeas de olhos brancos.

Na *Drosophila* existem quatro grupos de ligação que correspondem aos quatro pares de cromossomos presentes. Em geral, cromossomos pequenos têm grupos de ligação pequenos e cromossomos grandes, grupos grandes.

Crossing over

A ligação, entretanto, geralmente não é completa. Se realizarmos um cruzamento di-híbrido em animais como a *Drosophila*, descobriremos que características ligadas se separam em determinada porcentagem da prole. A separação de características associadas no mesmo cromossomo ocorre por causa do ***crossing over***.

Durante a demorada prófase da primeira divisão meiótica, os cromossomos homólogos pareados se quebram e trocam porções equivalentes, ou seja, os genes passam de um cromossomo para seu homólogo, e vice-versa (Figura 5.11). Cada cromossomo é formado por duas cromátides-irmãs, e os cromossomos pareados (quatro cromátides no total) são mantidos juntos por uma estrutura proteica chamada complexo sinaptonêmico. Quebras e trocas ocorrem em pontos correspondentes das cromátides não irmãs (quebras e trocas também ocorrem entre cromátides-irmãs, mas geralmente não têm significado genético porque as cromátides-irmãs são idênticas). O *crossing over* é um modo de trocar genes entre cromossomos homólogos e, assim, aumentar muito a quantidade de recombinação genética. A frequência de *crossing over* varia dependendo da espécie e região do cromossomo, mas, geralmente, pelo menos um e frequentemente vários *crossing over* ocorrem por bivalente cada vez que os cromossomos pareiam-se.

Como a frequência de recombinação é proporcional à distância entre os locos, pode-se determinar a posição linear relativa de cada loco. *Genes muito distantes em cromossomos muito grandes podem segregar-se independentemente porque, em cada meiose, a probabilidade de ocorrer um crossing over entre eles é próxima de 100%*. Sabe-se que tais genes estão no mesmo cromossomo apenas porque cada um deles é, por sua vez, ligado geneticamente a outros genes do cromossomo que

estão localizados fisicamente entre eles. Trabalhosos experimentos genéticos seguidos por projetos de sequenciamento do genoma mapearam os vários milhares de genes distribuídos pelos quatro cromossomos da *Drosophila melanogaster*.

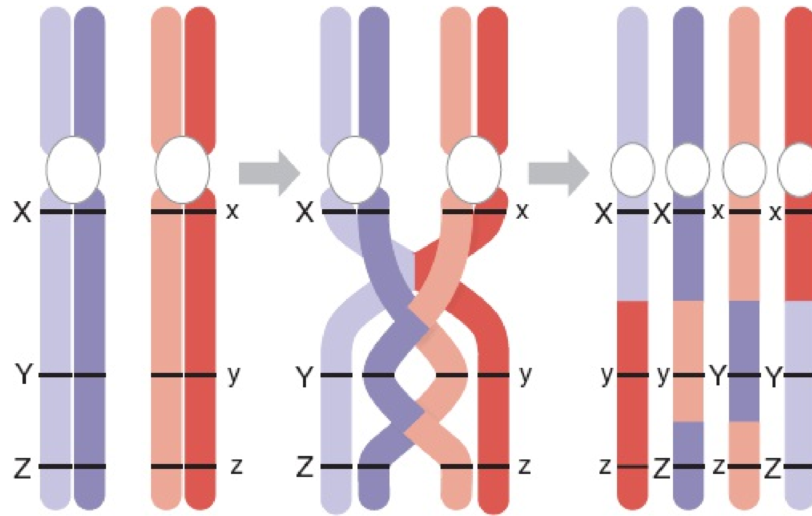


Figura 5.11 *Crossing over* durante a meiose. Cromátides não irmãs trocam pedaços, de tal modo que nenhum dos gametas resultantes é igual ao outro. O gene X está mais distante do gene Y do que este está do gene Z; desse modo, no *crossing over*, o gene X é mais frequentemente separado do gene Y do que Y é de Z.

Aberrações cromossômicas

Os desvios estruturais e numéricos da norma que afetam muitos genes ao mesmo tempo são chamados aberrações cromossômicas. Às vezes são chamados de mutações cromossômicas, mas o termo "mutação" habitualmente refere-se a alterações qualitativas em um gene (as mutações gênicas são discutidas adiante).

Apesar da incrível precisão da meiose, as aberrações cromossômicas são um acontecimento comum. Elas causam muitas malformações genéticas nos seres humanos. Estima-se que 5 em cada 1.000 pessoas nasçam com *graves* defeitos genéticos atribuíveis a anomalias cromossômicas. Um número ainda maior de embriões com defeitos cromossômicos é abortado espontaneamente, número esse bem maior do que o dos que sobrevivem até o nascimento.

As alterações nos números dos cromossomos são chamadas **euploidia**, quando há acréscimo ou perda de conjuntos inteiros de cromossomos, e de **aneuploidia**, quando um único cromossomo é acrescido ou subtraído de um conjunto. Lembre-se de que um "conjunto" de cromossomos contém um membro de cada par de homólogos, como seria encontrado no núcleo de um gameta. O tipo mais comum de euploidia é a **poliploidia**, ou a ocorrência de três ou mais conjuntos de cromossomos em um organismo. Um organismo com três ou mais conjuntos completos de cromossomos é chamado poliploide. Essas aberrações são muito mais comuns em plantas do que em animais. Os animais são muito menos tolerantes a aberrações cromossômicas, especialmente aqueles em que a determinação do sexo requer um equilíbrio preciso entre o número de cromossomos sexuais e o de autossomos. Muitas espécies de plantas domésticas são poliploides (algodão, trigo, maçã, aveia, tabaco e outras), e talvez 40% das espécies de plantas florescentes podem ter se originado dessa maneira. Os floricultores preferem as poliploides porque estas frequentemente têm flores com coloração mais intensa e crescimento vegetativo mais vigoroso.

A aneuploidia é geralmente causada pelo fracasso na separação de um par de cromossomos homólogos durante a meiose (**não disjunção**). Se um par de cromossomos não se separa durante a primeira ou segunda divisão da meiose, ambos os membros vão para um polo e nenhum vai para o outro. Essa condição resulta em que pelo menos um gameta ou um corpúsculo polar tenha $n - 1$ cromossomos e o outro, $n + 1$. Se um gameta $n - 1$ é fecundado por um gameta normal n, resulta um indivíduo **monossômico**. A sobrevivência é rara porque a ausência de um cromossomo resulta em um desequilíbrio nas instruções genéticas. Os **indivíduos trissômicos**, resultado da fusão de um gameta normal n com um gameta $n + 1$, são muito mais prováveis de sobreviver, principalmente os trissômicos para cromossomos pequenos. Vários tipos de condições trissômicas ocorrem nos seres humanos. A mais conhecida é, talvez, a **trissomia 21** ou **síndrome de Down**. Como o nome indica, ela compreende um cromossomo 21 extra combinado com o par de cromossomos 21 e é causada pela não disjunção desse par durante a meiose. O erro ocorre de maneira espontânea e raramente existe história familiar da anomalia. Entretanto, o risco de aparecimento aumenta extraordinariamente com o aumento da idade da mãe: ele é 40 vezes mais frequente em mulheres acima dos 40 anos de idade do que em mulheres com idades entre 20 e 30 anos. Nos casos em que a idade materna não é a causa, 20

a 25% das trissomias 21 resultam de não disjunção durante a espermatogênese, ou seja, têm origem paterna e parecem ser independentes da idade do pai.

Uma *síndrome* é um grupo de sintomas associados a determinada doença ou anomalia, apesar de que nem todos os sintomas estão necessariamente presentes em todos os pacientes com o problema. Um médico inglês, John Langdon Down, descreveu, em 1866, a síndrome cuja causa subjacente é a trissomia 21. Como Down achou que as características faciais dos indivíduos afetados tinham aparência mongoloide, a condição foi chamada mongolismo. As semelhanças, no entanto, são superficiais, e os nomes atualmente aceitos são trissomia 21 e síndrome de Down. Dentre as várias características da condição, a mais incapacitante é a diminuição da cognição. Esta e outras aberrações cromossômicas são diagnosticadas *antes do nascimento* por um procedimento chamado *exame das vilosidades coriônicas* (em inglês, CVS – *chorionic villus sampling*). O médico insere um cateter ou agulha hipodérmica através da parede abdominal da mãe e dentro de pequenas protuberâncias da placenta chamadas vilosidades coriônicas. As células das vilosidades coriônicas são geneticamente idênticas às células do feto. As células são cultivadas em cultura, e seus cromossomos são examinados e outros testes são realizados. Se for diagnosticado um defeito congênito grave, a mãe tem a opção de realizar um aborto.* Como um "bônus" extra, o sexo do feto pode ser descoberto pela observação dos cromossomos sexuais. Alternativamente, a dosagem de determinadas substâncias no soro da mãe pode detectar cerca de 60% dos fetos com síndrome de Down. O grau de acuidade da ultrassonografia é de mais de 80%.

Em todas as espécies diploides, o desenvolvimento normal requer exatamente dois de cada tipo de autossomos (cromossomos não sexuais). A não disjunção pode causar trissomias de outros cromossomos, mas, como estas causam desequilíbrio de muitos produtos gênicos, elas quase sempre resultam em morte, antes ou logo depois do nascimento. Entretanto, cada célula requer apenas um cromossomo X funcional (o outro está inativado nas fêmeas). A não disjunção dos cromossomos sexuais é mais bem tolerada, mas geralmente causa esterilidade e anomalias nos órgãos sexuais. Por exemplo, um ser humano com XXY (síndrome de Klinefelter) é fenotipicamente masculino, geralmente estéril e com algumas características sexuais secundárias femininas. A presença de apenas um X (e nenhum Y) é geralmente letal para os embriões, mas os que chegam a nascer apresentam fenótipo feminino e algumas anomalias de desenvolvimento (síndrome de Turner). A única condição aneuploide que não possui efeitos fenotípicos anormais é a presença de um cromossomo Y adicional em machos (XYY). Como este carrega poucos genes, um cromossomo Y adicional não afeta o desenvolvimento normal, embora aqueles que o possuem, em média, apresentem uma taxa de crescimento mais elevada e altura na fase adulta acima da média.

As aberrações estruturais envolvem muitos genes de um cromossomo. Uma parte do cromossomo pode estar invertida, o que resulta na disposição linear dos genes estar de maneira inversa (**inversão**); cromossomos não homólogos podem trocar pedaços (**translocação**); blocos inteiros de genes podem ser perdidos (**deleção**), geralmente causando defeitos graves do desenvolvimento, ou uma porção extra de cromossomo pode estar incorporada a um cromossomo normal (**duplicação**). Essas alterações estruturais frequentemente produzem alterações fenotípicas. As duplicações, apesar de raras, são importantes para a evolução porque fornecem informação genética adicional que poderá permitir novas funções.

TEORIA DOS GENES

Conceito de gene

Wilheln Johannsen, em 1909, cunhou o termo "gene" (Gr. *genos*, descendência) para designar os fatores hereditários de Mendel. Inicialmente, os genes foram considerados subunidades indivisíveis dos cromossomos em que se localizam. Estudos posteriores com alelos múltiplos mutantes demonstraram que os alelos são, na verdade, divisíveis pela recombinação, ou seja, *porções* de um gene são separáveis. Além disso, partes de muitos genes de eucariotas são separadas por seções de DNA que não codificam nenhuma parte do produto final (**íntrons**).

Como unidade principal da informação genética, um gene codifica produtos essenciais para a estrutura e metabolismo de todas as células. Por causa da sua capacidade de sofrerem mutações e de serem rearranjados em diferentes combinações, os genes são unidades de variação importantes no processo de evolução. Os genes mantêm suas identidades por muitas gerações, apesar das mudanças mutacionais em algumas partes de sua estrutura.

A Hipótese um gene–um polipeptídio

Uma vez que os genes atuam influenciando fenótipos variáveis, podemos inferir que sua ação segue o esquema: gene → produto gênico → expressão fenotípica. Além disso, os produtos específicos dos genes são moléculas de RNA, que

frequentemente especificam determinado polipeptídio. Os polipeptídios formam proteínas que atuam como enzimas, anticorpos, hormônios e elementos estruturais em todo o corpo.

O primeiro estudo bem documentado e claro a correlacionar os genes e as enzimas foi feito com *Neurospora*, fungo comum do pão, por Beadle e Tatum no início da década de 1940. Esse organismo era ideal para o estudo da função gênica por vários motivos: esses fungos são muito mais simples de manipular do que as moscas-das-frutas, eles crescem rapidamente em um meio químico bem definido e são organismos haploides, livres das complicações causadas pelas relações de dominância entre os alelos. Além disso, as mutações são facilmente induzidas pela irradiação com luz ultravioleta. Cada linhagem mutante utilizada por Beadle e Tatum era deficiente para uma enzima, o que impedia tal linhagem de sintetizar uma ou mais moléculas complexas.

Com base nesses experimentos Beadle e Tatum fizeram uma formulação importante e excitante: *cada gene produz uma enzima*. Por este trabalho eles receberam o Prêmio Nobel de 1958 para Fisiologia ou Medicina. A nova hipótese foi sem demora validada pela pesquisa de várias vias de biossíntese. Centenas de doenças herdadas, incluindo dezenas de doenças hereditárias humanas, são causadas por mutação em um único gene que resulta na ausência de uma enzima específica. Sabemos atualmente que determinada proteína pode conter várias cadeias de aminoácidos (polipeptídios), e que cada uma delas é produzida por um gene diferente e que nem todas as proteínas produzidas por um gene são enzimas (p. ex., proteínas estruturais, anticorpos, proteínas de transporte e hormônios). Além disso, os genes que comandam a síntese dos vários tipos de RNA não foram incluídos na formulação de Beadle e Tatum. Assim, um gene pode ser definido de modo mais abrangente como *uma sequência de ácido nucleico (geralmente DNA) que codifica um polipeptídio funcional ou uma sequência de RNA.*

ARMAZENAMENTO E TRANSFERÊNCIA DA INFORMAÇÃO GENÉTICA

Ácidos nucleicos | Base molecular da herança

As células contêm dois tipos de ácidos nucleicos: o ácido desoxirribonucleico (DNA), que é o material genético, e o ácido ribonucleico (RNA), que atua na síntese de proteínas. Ambos são polímeros formados por unidades repetidas chamadas **nucleotídios**. Cada nucleotídio é formado por três partes: um **açúcar**, uma **base nitrogenada** e um **grupo fosfato**. O açúcar é uma pentose (5 carbonos) – no DNA, é a **desoxirribose** e, no RNA, a **ribose** (Figura 5.12).

As bases nitrogenadas dos nucleotídios também são de dois tipos: pirimidinas, cuja estrutura característica é um único anel com cinco membros, e as purinas, que contêm dois anéis ligados. Purinas e pirimidinas contêm nitrogênio em seus anéis, junto com carbono e, por isso, são chamadas "nitrogenadas". As purinas no RNA e no DNA são adenina e guanina (Quadro 5.2). As pirimidinas no DNA são timina e citosina e, no RNA, uracila e citosina. Os átomos de carbono das bases são numerados (para identificação) de acordo com a notação padrão da Bioquímica (Figura 5.13). Os carbonos da ribose e desoxirribose também são numerados, mas, para distingui-los dos carbonos das bases, os números dos carbonos dos açúcares aparecem com apóstrofo (ver Figura 5.12).

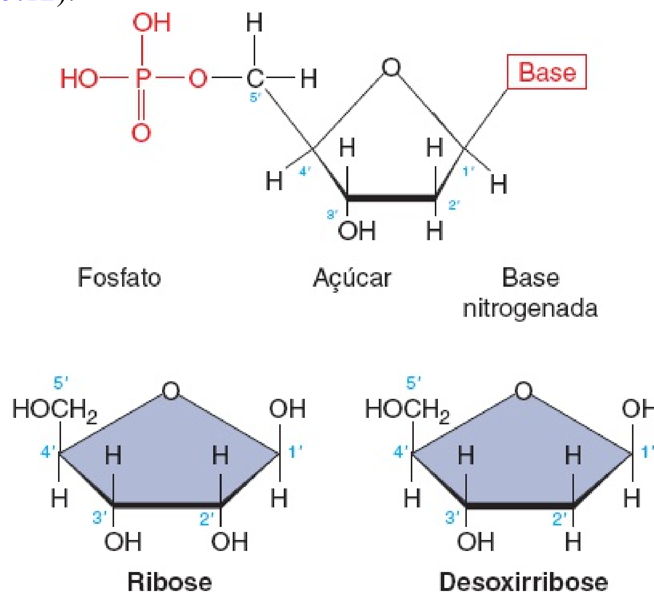
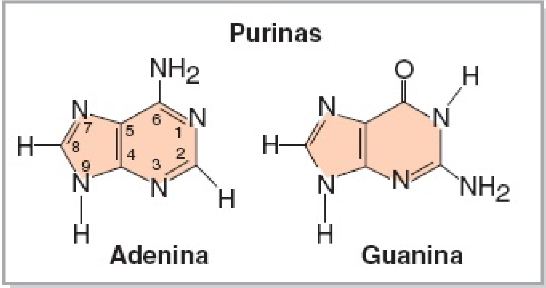


Figura 5.12 Ribose e desoxirribose, os açúcares pentoses dos ácidos nucleicos. Um átomo de carbono situa-se em cada um de quatro cantos do pentágono (numerados de 19 a 49). A ribose tem um grupo hidroxila (–OH) e um

hidrogênio no carbono número 29; a desoxirribose tem dois hidrogênios nessa posição. Atribuíram-se números primos aos átomos de carbono na ribose ou desoxirribose para representar suas posições no açúcar e números que não são primos para indicar as posições dos carbonos ou nitrogênios nos anéis de purina ou pirimidina das bases nucleotídicas (ver Figura 5.13).

Quadro 5.2 **Componentes químicos do DNA e do RNA.**

	DNA	RNA
Purinas	Adenina	Adenina
	Guanina	Guanina
Pirimidinas	Citosina	Citosina
	Timina	Uracila
Açúcar	2-Desoxirribose	Ribose
Fosfato	Ácido fosfórico	Ácido fosfórico



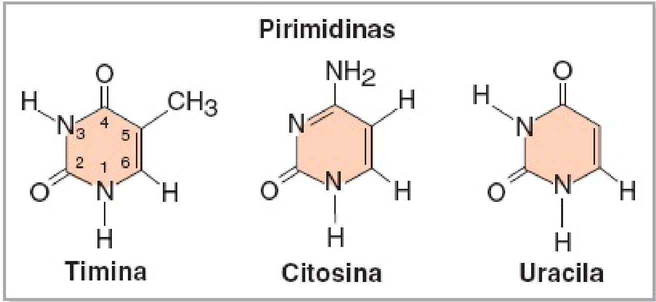


Figura 5.13 Purinas e pirimidinas do DNA e do RNA.

No DNA, a "coluna vertebral" da molécula é formada por ácido fosfórico e desoxirribose; as bases nitrogenadas se ligam a essa estrutura (Figura 5.14). A **terminação 5'** da coluna vertebral tem um grupo fosfato no carbono **5'** da ribose, e a **terminação 3'** tem um grupo hidroxila no carbono **3'**. Uma das descobertas mais interessantes e mais importantes sobre os ácidos nucleicos, entretanto, é que o DNA não é uma cadeia única de polinucleotídios; ele tem *duas* cadeias complementares que são ligadas com precisão por pontes de hidrogênio específicas entre as purinas e pirimidinas. O número de adeninas é igual ao de timinas, e o número de guaninas é igual ao de citosinas. Esse fato sugere um pareamento das bases: adenina com timina (AT) e guanina com citosina (GC) (ver Figuras 1.16 e 5.15).

O resultado é uma estrutura de escada (Figura 5.16). As partes verticais são as colunas de açúcar-fosfato e os degraus são as bases nitrogenadas pareadas, AT ou CG. Contudo, a escada é torcida em uma **dupla-hélice** com aproximadamente 10 pares

de bases em cada volta completa da hélice (Figura 5.17). As duas cadeias do DNA seguem em direções opostas (**antiparalelas**), e a terminação 5’ de uma cadeia é oposta à terminação 3’ da outra (Figura 5.17). As duas cadeias são também **complementares**: a sequência de bases de uma das cadeias determina a sequência de bases da outra.

A estrutura do DNA é amplamente considerada como a descoberta mais importante do século 20. Ela foi baseada nos estudos de difração dos raios X feitos por Maurice H. F. Wilkins e Rosalind Franklin e nas propostas engenhosas de Francis H. C. Crick e James D. Watson, publicadas em 1953. Por esse trabalho, Watson, Crick e Wilkins foram mais tarde agraciados com o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina. Rosalind Franklin não foi incluída porque ela morreu antes da premiação.

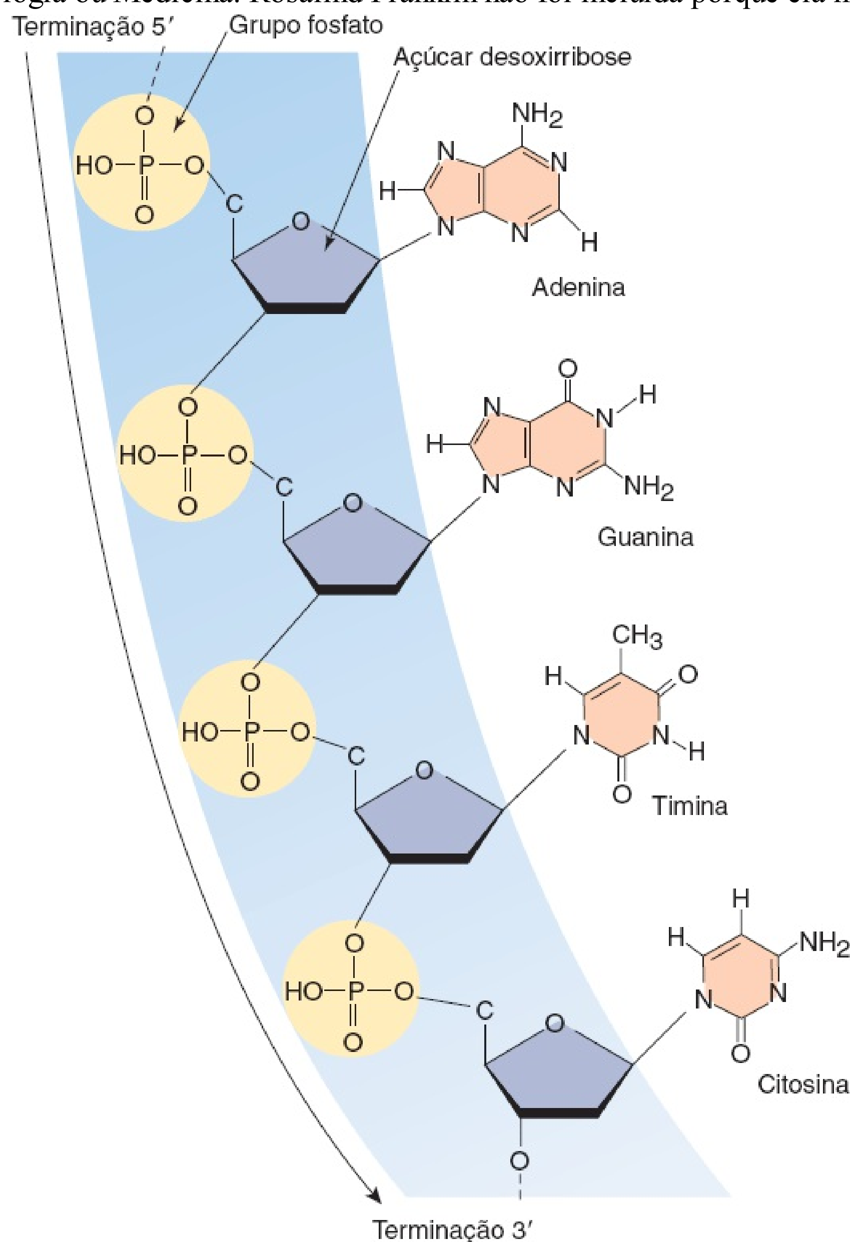


Figura 5.14 Seção de uma cadeia de DNA. A cadeia de polinucleotídios é formada por uma “coluna vertebral” de moléculas de ácido fosfórico e de açúcar desoxirribose. Cada açúcar se liga a uma base nitrogenada. Mostradas de cima para baixo estão adenina, guanina, timina e citosina.

O RNA tem estrutura semelhante à do DNA, mas consiste em *uma única* cadeia de polinucleotídios (com exceção de alguns vírus), tem ribose em lugar da desoxirribose e tem uracila em vez de timina. Os RNA ribossômico, de transferência e mensageiro são os tipos mais abundantes e mais bem conhecidos (funções descritas adiante), mas são também conhecidos muitos RNA estruturais e regulatórios, como os microRNA.

Cada vez que uma célula se divide, a estrutura do DNA precisa ser fielmente copiada nas células-filhas. Isso é chamado **replicação** (Figura 5.18). Durante a replicação, as duas cadeias da dupla-hélice se separam, e cada uma delas serve como **molde** para a síntese de uma nova cadeia. Uma enzima (DNA polimerase) catalisa a construção de uma nova cadeia de polinucleotídios com um grupo timina ligando-se de maneira oposta ao do grupo adenina da cadeia molde, um grupo guanina ligando-se a um grupo citosina da cadeia molde, e vice-versa. A DNA polimerase sintetiza novas cadeias apenas na direção

de 5’ para 3’. Como as cadeias originais de DNA são antiparalelas, uma na direção de 5’ para 3’ e a outra na direção de 3’ para 5’, a síntese ao longo de uma delas é contínua e, na outra, forma-se uma série de fragmentos, cada um dos quais começa com uma terminação 5’ e vai em direção a uma terminação 3’ (Figura 5.18).

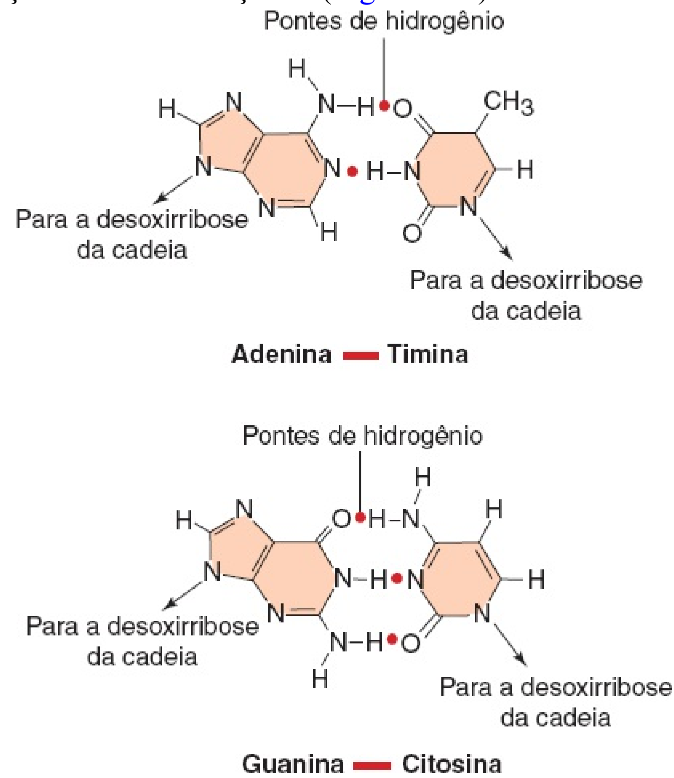


Figura 5.15 Posições das pontes de hidrogênio entre timina e adenina e entre citosina e guanina, no DNA.

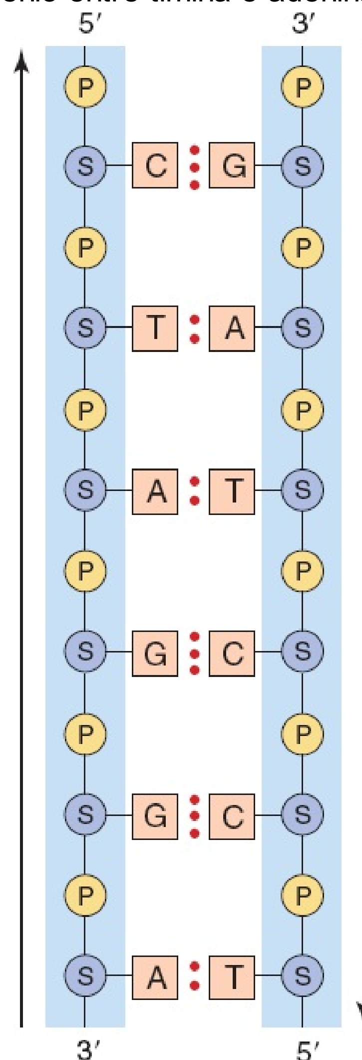


Figura 5.16 DNA mostrando como o pareamento complementar das bases entre a “coluna vertebral” de açúcar-fosfato mantém a dupla-hélice com um diâmetro constante ao longo de toda a molécula. Os pontos vermelhos

representam as três pontes de hidrogênio entre cada citosina e guanina e as duas pontes de hidrogênio entre cada adenina e timina.

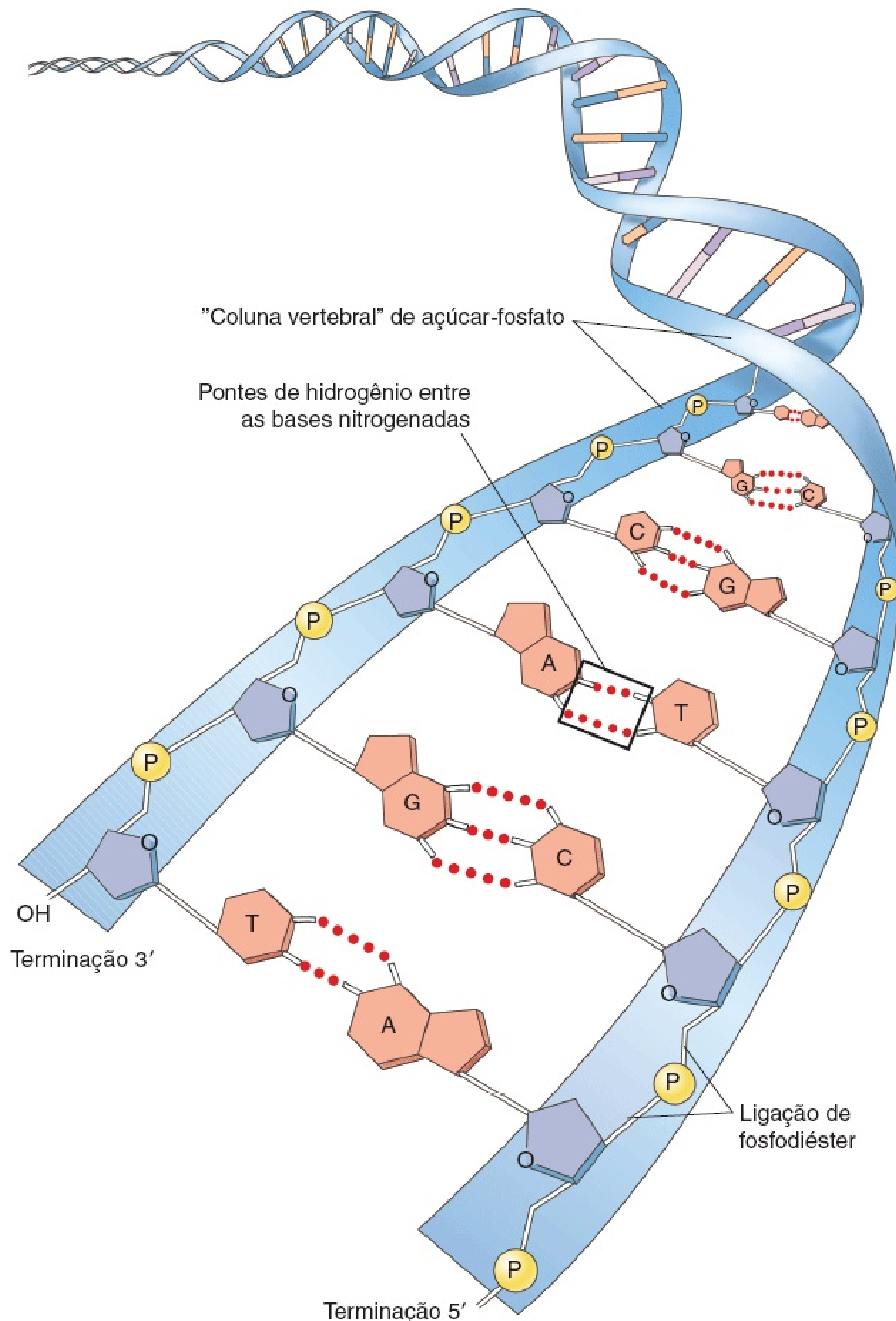


Figura 5.17 A molécula de DNA.

O DNA codifica por meio da sequência de bases

Como o DNA é o material genético e contém uma sequência linear de pares de bases, um prolongamento óbvio do modelo de Watson e Crick é que a sequência de pares de bases do DNA codifica a sequência de aminoácidos de uma proteína e é colinear com essa sequência da proteína. A hipótese da codificação deve explicar como uma fileira formada por quatro bases diferentes – um alfabeto de quatro letras – pode determinar a sequência de 20 aminoácidos diferentes.

No processo de codificação, obviamente não pode haver uma correspondência de 1:1 entre quatro bases e 20 aminoácidos. Se a unidade do código fossem duas bases, apenas 16 aminoácidos (4^2) poderiam ser codificados, o que não poderia especificar todos os 20 aminoácidos encontrados nas proteínas. Logo, a unidade do código deve conter pelo menos três bases, ou três letras, porque assim quatro bases arranjadas em trincas poderiam codificar 64 possíveis aminoácidos (4^3). Um código de trincas permite uma considerável redundância de trincas (códons), porque o DNA codifica apenas 20

aminoácidos. Trabalhos posteriores confirmaram que praticamente todos os aminoácidos são codificados por mais de um código de trinca.

O DNA apresenta uma estabilidade surpreendente, tanto nos procariotas como nos eucariotas. É interessante notar que ele é suscetível a danos por substâncias químicas nocivas do ambiente e pela radiação. Esses danos geralmente não são permanentes porque as células têm um eficiente sistema de reparo. Vários tipos de dano e de reparo são conhecidos, e um deles é o **reparo por excisão**. A radiação ultravioleta frequentemente danifica o DNA fazendo com que pirimidinas adjacentes se unam por ligações covalentes, impedindo a transcrição e a replicação. Um grupo de enzimas "reconhece" a cadeia danificada e remove o dímero de pirimidinas, junto com várias bases adjacentes. A DNA polimerase, então, sintetiza, de acordo com as regras de pareamentos das bases e usando como modelo a cadeia íntegra, o fragmento de cadeia removido, e a enzima **DNA ligase** une as terminações do novo fragmento com a cadeia antiga.

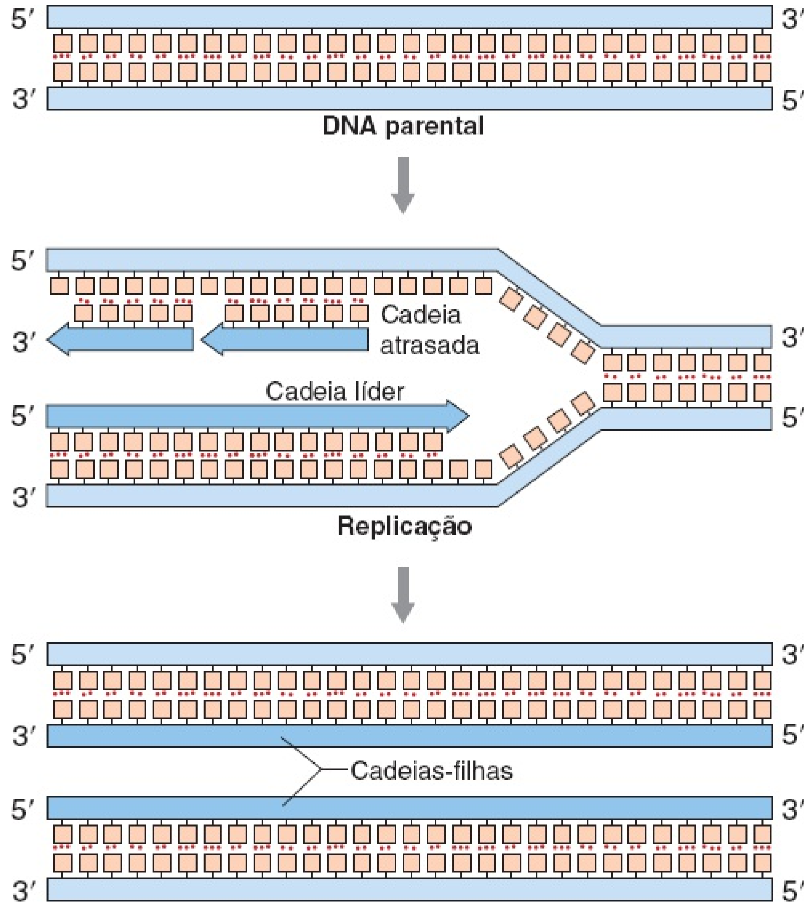


Figura 5.18 Replicação do DNA. As cadeias do DNA original se separam e a DNA polimerase sintetiza as cadeias-filhas, usando a sequência de bases das cadeias originais como molde. Como a síntese sempre ocorre na direção 5′ para 3′, a síntese em uma das cadeias é contínua e a outra cadeia é sintetizada como uma série de fragmentos.

A transcrição e o papel do RNA mensageiro

A informação está codificada no DNA, mas o DNA não participa diretamente na síntese de proteínas. A molécula intermediária entre o DNA e a proteína é um outro ácido nucleico chamado **RNA mensageiro (mRNA)**. Os códigos de trincas do DNA são **transcritos** para o mRNA, com a uracila substituindo a timina (Quadro 5.3). Cada trinca do mRNA que codifica um aminoácido na proteína correspondente é chamado **códon**.

Os RNA ribossômico, de transferência e mensageiro são transcritos diretamente do DNA, cada um deles codificado por um conjunto diferente de genes. O RNA é formado como uma cópia complementar de uma cadeia do gene apropriado, usando uma enzima **RNA polimerase** [nos eucariotas, cada tipo de RNA (ribossômico, transferência e mensageiro) é transcrito por um tipo diferente de RNA polimerase]. O RNA contém uma sequência de bases que complementa as bases de uma das duas cadeias do DNA, do mesmo modo que as duas cadeias de DNA complementam uma à outra. Assim, A na cadeia molde de DNA é substituída por U no RNA; C é substituída por G; G é substituída por C; e T é substituída por A. Apenas uma das cadeias do DNA é usada como molde para a síntese de RNA (Figura 5.19). Um códon é definido como a sequência de bases

presente em uma molécula de mRNA (Quadro 5.3), que é complementar e antiparalela à cadeia molde de DNA (frequentemente chamada cadeia “com significado”) da qual é copiada. A cadeia de DNA que não é usada como molde durante a transcrição de um gene é chamada “sem significado”.

Um gene de bactérias é codificado em um trecho contínuo de DNA, que é transcrito em mRNA e depois traduzido (ver a seção seguinte). A hipótese de que genes de eucariotas teriam a mesma estrutura foi rejeitada pela surpreendente descoberta de que alguns trechos do DNA são transcritos no núcleo, mas não são encontrados no mRNA correspondente no citoplasma. Alguns pedaços do transcrito inicial de mRNA foram removidos dentro do núcleo, antes de o mRNA pronto ter sido transportado para o citoplasma (Figura 5.20). Assim, muitos genes são divididos, interrompidos por sequências de bases que não codificam o produto final, e o mRNA transcrito a partir deles deve ser editado ou “amadurecido” antes da tradução no citoplasma. Os segmentos intermediários do DNA são chamados **íntrons**, e aqueles que codificam a parte madura do RNA e são traduzidos em proteínas são chamados **éxons**. Antes de o mRNA sair do núcleo, uma “tampa” de guanina metilada é adicionada à extremidade 5’ e uma cauda de nucleotídios de adenina (poli-*A*) é frequentemente adicionada à extremidade 3’ (Figura 5.20). A tampa e a cauda poli-*A* distinguem o mRNA dos outros tipos de moléculas de RNA.

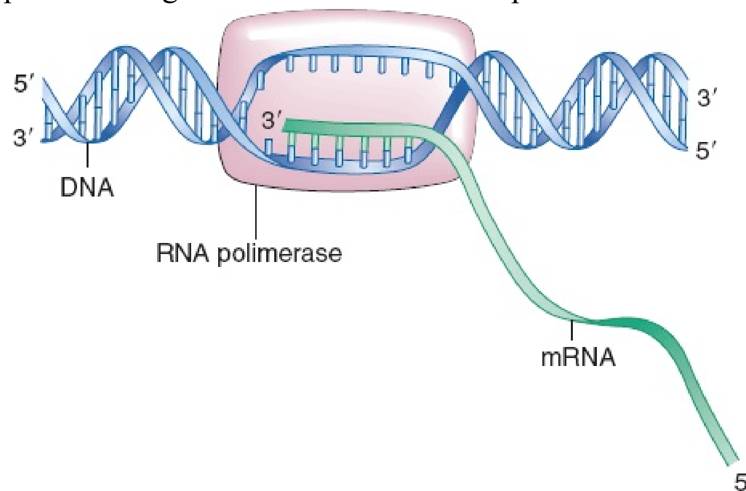


Figura 5.19 Transcrição do mRNA a partir de um molde de DNA. A transcrição para mRNA, rRNA e tRNA é semelhante; a diferença é apenas porque cada tipo de RNA usa uma forma diferente da enzima RNA polimerase. O diagrama mostra a transcrição a meio caminho de seu final. A transcrição começa pela separação da hélice de DNA, hibridização de um ativador de RNA com a cadeia molde do DNA e, a seguir, ocorre a extensão do ativador na sua extremidade 3′ pela adição de nucleotídios (não mostrados) complementares à sequência de bases da cadeia molde de DNA. O ativador está na extremidade 5′ do mRNA, que continua a crescer pela adição de nucleotídios na sua extremidade 3′ hibridizada. Quando a transcrição acabar, o mRNA vai se separar completamente do DNA molde.

Quadro 5.3 O código genético: aminoácidos especificados por códons do RNA mensageiro.

Primeira letra	Segunda letra: U		C		A		G		Terceira letra
U	UUU	Fenilalanina	UCU	Serina	UAU	Tirosina	UGU	Cisteína	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	Leucina	UCA		UAA	Terminação de cadeia	UGA	Terminação de cadeia	A
	UUG		UCG		UAG		UGG	Triptofano	G
C	CUU	Leucina	CCU	Prolina	CAU	Histidina	CGU	Arginina	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	Glutamina	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	Isoleucina	ACU	Treonina	AAU	Asparagina	AGU	Serina	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	Lisina	AGA	Arginina	A
	AUG	Metionina*	ACG		AAG		AGG		G
G	GUU	Valina	GCU	Alanina	GAU	Ácido aspártico	GGU	Glicina	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	Ácido glutâmico	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

*Também início da cadeia polipeptídica.

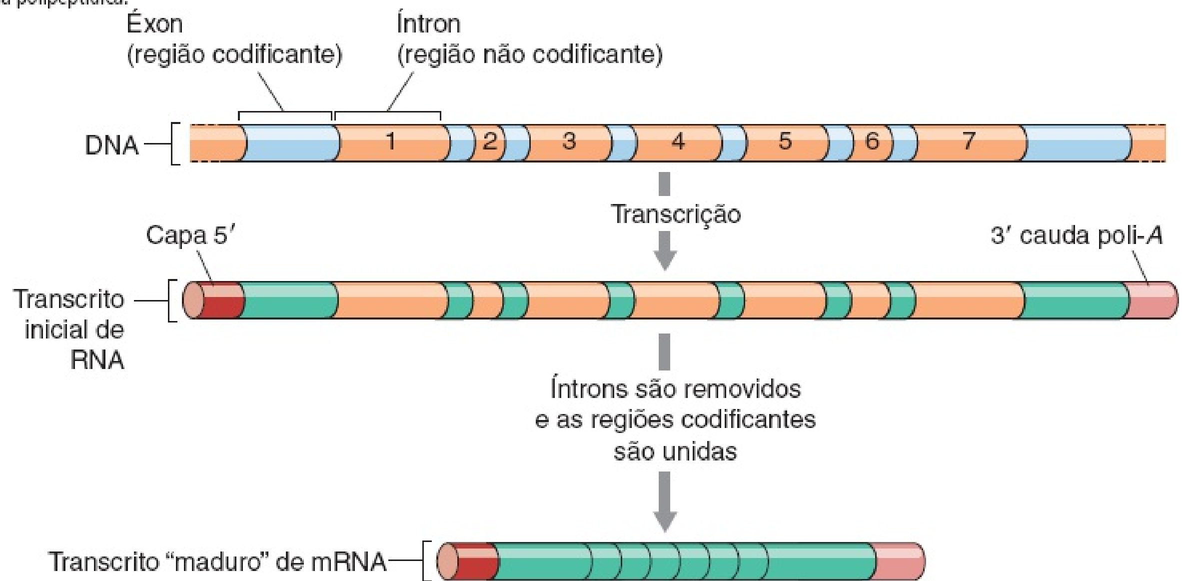


Figura 5.20 Expressão do gene da ovalbumina em galinhas. Todos os 7.700 pares de bases que formam o gene são transcritos na formação do mRNA primário, e, então, são adicionadas a capa 5′ de guanina metilada e a cauda 3′ de poliadenilato. Depois que os íntrons são excisados, o mRNA maduro é transferido para o citoplasma.

Nos mamíferos, os genes que codificam as histonas e as interferonas estão em trechos contínuos de DNA. Entretanto, sabemos atualmente que os genes que codificam muitas proteínas são descontínuos. Na diferenciação dos linfócitos, as partes dos genes descontínuos que codificam as imunoglobulinas são, de fato, *rearranjadas* durante o desenvolvimento, de modo que sua transcrição e tradução resultam em proteínas diferentes. Isso explica, em parte, a enorme diversidade de anticorpos fabricados pelos descendentes dos linfócitos (Capítulo 35).

As sequências de bases em alguns íntrons são complementares a outras sequências de bases do mesmo íntron, o que sugere que o íntron pode dobrar-se de tal modo que as sequências complementares poderiam parear-se. Essa dobra pode ser necessária para controlar o alinhamento adequado dos limites do íntron antes da sua remoção. O mais surpreendente de tudo é

a descoberta de que, em alguns casos, o RNA pode "autocatalisar" a excisão dos íntrons. As terminações do íntron se unem e o íntron, então, torna-se um pequeno círculo de RNA, e os éxons são hibridizados. Esse processo não se ajusta à definição clássica de uma enzima ou de outro catalisador porque a molécula em si modifica-se pela reação.

Tradução | Estágio final da transferência da informação

O processo de **tradução** ocorre nos **ribossomos**, estruturas granulares formadas por proteína e **RNA ribossômico** (**rRNA**). O RNA ribossômico contém uma subunidade grande e outra pequena, e a subunidade pequena se localiza em uma depressão da grande, formando assim um ribossomo funcional (Figura 5.21). As moléculas de RNA mensageiro ligam-se aos ribossomos para formar um complexo RNA mensageiro/ribossomos. Como apenas uma pequena seção do mRNA faz contato com um ribossomo, o mRNA geralmente tem vários ribossomos ligados ao longo de seu comprimento, cada um em um estágio diferente da síntese do polipeptídio codificado. Esse complexo, chamado **polirribossomo** ou **polissomo**, permite que várias moléculas do mesmo tipo de polipeptídio sejam sintetizadas ao mesmo tempo, uma em cada ribossomo do polissomo (Figura 5.21).

A montagem dos polipeptídios no complexo mRNA/ribossomo requer outro tipo de RNA chamado **RNA de transferência** (**tRNA**). Os tRNA têm uma estrutura secundária complicada, formando hastes dobradas e alças, frequentemente ilustradas na forma de folhas de trevo (Figura 5.22), apesar de a forma tridimensional ser um tanto diferente. As moléculas de tRNA coletam aminoácidos livres do citoplasma e os entregam ao polissomo, onde eles são montados num polipeptídio. Existem moléculas de tRNA especiais para cada aminoácido. Além disso, cada tRNA é acompanhado por uma sintetase de tRNA específica. As sintetases de tRNA são enzimas que ligam o aminoácido correto através de seu grupo carboxila à adenina terminal na extremidade 3' de cada tRNA, por um processo chamado **acoplamento**.

Uma sequência de três bases (o **anticódon**) fica exposta na molécula em forma de trevo do tRNA, na posição correta para formar pares de bases com as bases complementares (o códon) do mRNA. Os códons são lidos ao longo do mRNA na direção 5' para 3', começando em um códon AUG que especifica a metionina (Quadro 5.3). O anticódon de cada tRNA é a chave para a sequência correta dos aminoácidos no polipeptídio que está sendo montado. À medida que cada tRNA traz um novo aminoácido à cadeia de polipeptídio que está crescendo, o grupo amina livre do aminoácido que está chegando reage com o grupo carboxila do aminoácido precedente, que já está em seu lugar e, em seguida, o aminoácido prévio é destacado de seu tRNA específico e os aminoácidos são unidos por uma ligação peptídica (Figura 5.23).

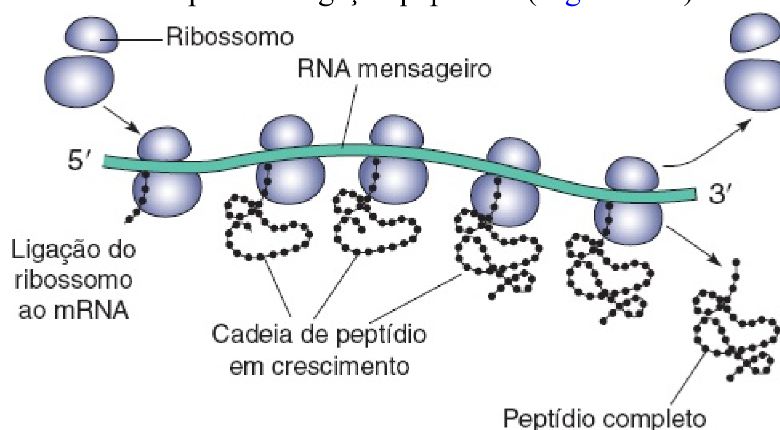


Figura 5.21 Como a cadeia de polipeptídio é formada. Enquanto os ribossomos se movem ao longo do RNA mensageiro na direção 5′ para 3′, os aminoácidos são adicionados passo a passo para formar a cadeia de polipeptídio.

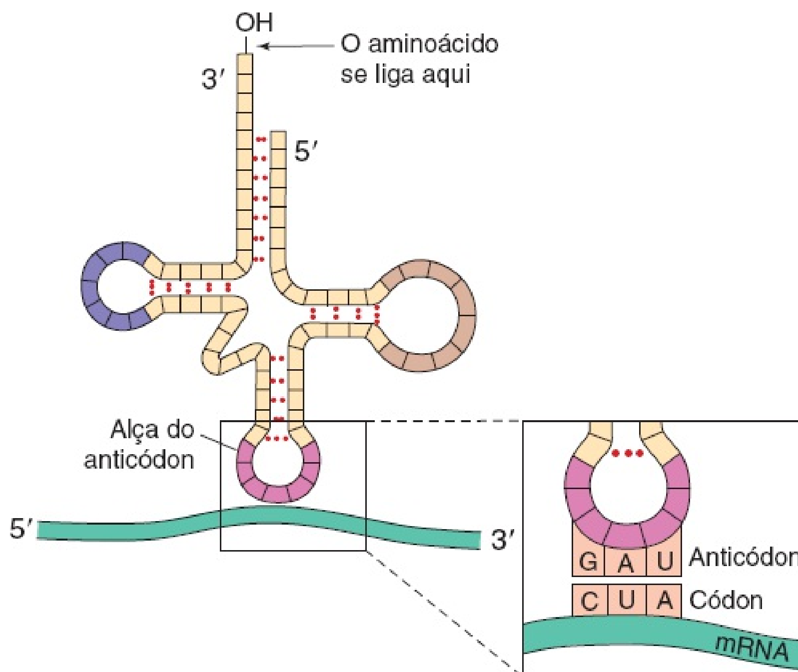


Figura 5.22 Diagrama de uma molécula de tRNA. A alça do anticódon apresenta bases complementares àquelas do códon do mRNA. As outras duas alças funcionam na ligação com o ribossomo na síntese de proteínas. O aminoácido é adicionado pela tRNA sintetase à extremidade 3′ livre da cadeia simples, através de seu grupo carboxila.

Por exemplo, o triptofano é incorporado a um polipeptídio quando ele é sinalizado pelo códon UGG em um mRNA. A tradução é feita pelo tRNA do triptofano, no qual o anticódon é ACC. Primeiro, a tRNA-sintetase específica carrega um tRNA de triptofano com triptofano. O complexo tRNA-sintetase se aproxima do ribossomo e se encaixa precisamente no local certo na cadeia de mRNA. A formação de uma ligação peptídica une o triptofano ao aminoácido precedente (fenilalanina na Figura 5.23) da cadeia de polipeptídio em crescimento. Então, o próximo tRNA carregado e especificado pelo código do mRNA (tRNA da leucina na Figura 5.23) chega ao ribossomo e se liga ao lado do tRNA do triptofano. Os dois aminoácidos são unidos por uma ligação peptídica e o tRNA do triptofano se desliga do ribossomo. O processo continua passo a passo para a construção da cadeia de polipeptídio (Figura 5.23). Um polipeptídio de 500 aminoácidos pode ser montado em menos de 30 s. Repare que, no final, o polipeptídio tem um grupo amino livre onde a síntese começou e um grupo carboxila livre onde a síntese acabou. A síntese termina quando o ribossomo alcança um códon que especifica “fim de cadeia” (Quadro 5.3).

Regulação da expressão gênica

No Capítulo 8 mostramos como a diferenciação organizada de um organismo desde o óvulo fertilizado até o adulto necessita da expressão do material genético em cada estágio do desenvolvimento. Os biólogos que estudam o desenvolvimento produziram evidência convincente de que cada célula de um embrião em desenvolvimento é geneticamente equivalente. Assim, quando os tecidos se diferenciam (alteram-se durante o desenvolvimento), cada um utiliza apenas uma parte da instrução genética presente em todas as células. Os genes se expressam apenas em determinados momentos, e não em outros. Na verdade, a maioria dos genes está inativa em qualquer dado momento, em um tecido ou célula específica. O problema no desenvolvimento é explicar como, se todas as células têm o conjunto completo de genes, alguns genes são “ligados” para produzir as proteínas necessárias para determinado estágio do desenvolvimento, enquanto outros genes permanecem silenciosos.

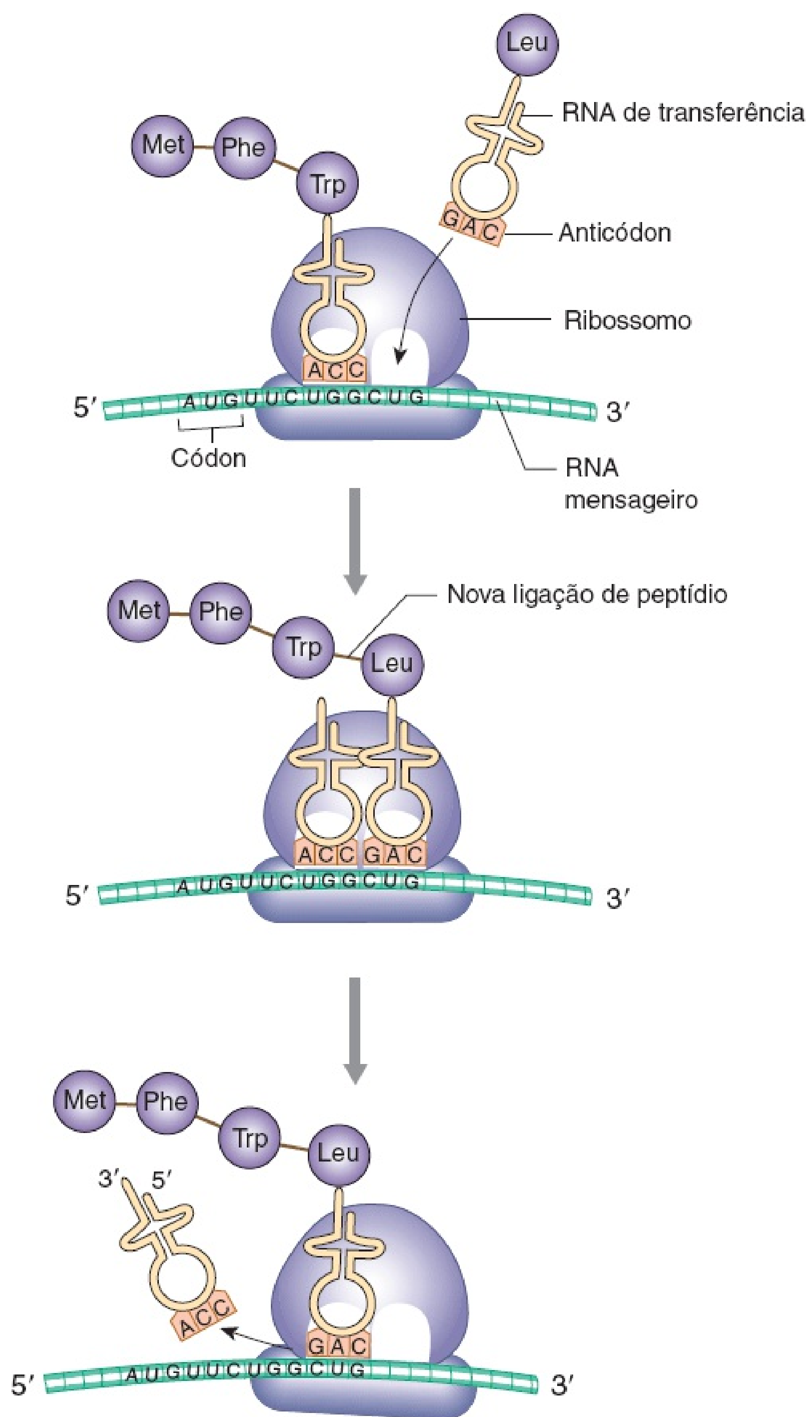


Figura 5.23 Formação da cadeia de polipeptídios no RNA mensageiro. À medida que o ribossomo se move ao longo da molécula de RNA mensageiro, moléculas de RNA de transferência com aminoácidos ligados chegam ao ribossomo (*parte de cima*). Os aminoácidos são unidos formando uma cadeia de polipeptídios e as moléculas de RNA de transferência separam-se do ribossomo (*parte de baixo*).

Apesar de as alterações no desenvolvimento colocarem claramente em foco a questão da ativação dos genes, a regulação gênica é necessária ao longo da existência de um organismo. Os sistemas de enzimas celulares que controlam todos os processos funcionais obviamente necessitam de regulação genética, porque as enzimas têm efeitos poderosos mesmo em quantidades diminutas. A síntese de enzimas deve ser regulada por processos de oferta e procura.

Regulação gênica nos eucariotas

Várias etapas metabólicas nas células eucarióticas podem servir como pontos de controle para a expressão dos genes. O controle da transcrição e da tradução são as etapas primárias para o controle da expressão dos genes em animais, e o rearranjo dos genes também é usado em alguns casos.

Controle da transcrição. A transcrição de um gene requer que o gene contenha uma sequência de bases chamada **promotor** à qual a RNA polimerase apropriada e os **fatores de transcrição** possam se ligar. Os fatores de transcrição são proteínas cujo reconhecimento de determinada região promotora permite a transcrição do gene a eles ligado. Para os genes que codificam

mRNA ou rRNA, a região promotora ocorre fora da região transcrita, na extremidade 3’ do molde. Para os genes que codificam tRNA, a função de promotor situa-se dentro da região transcrita.

A variação da sequência de bases de uma região promotora pode influenciar a ligação dos fatores de transcrição e, desse modo, afetar a transcrição do molde ligado. Para os genes que codificam mRNA ou rRNA, a sequência de DNA transcrita para RNA é chamada **gene estrutural** e a região promotora associada ligada é chamada **gene regulador**. Um gene regulador influencia em qual parte do corpo o seu gene ligado é transcrito, em que estágio do desenvolvimento ocorre a transcrição e as velocidades da transcrição. Essa interação da região promotora reguladora com o gene estrutural ligado é chamada **regulação cis** porque a região promotora influencia a transcrição *apenas do gene estrutural fisicamente ligado a ela, no mesmo cromossomo*. Ela *não* influencia a transcrição do gene estrutural correspondente situado no cromossomo homólogo da mesma célula diploide.

Suponha que determinada linhagem de *D. melanogaster* apresenta olhos brancos porque tem uma mutação no gene estrutural que codifica uma proteína cuja função é depositar pigmento nos olhos. Nessa linhagem, a região promotora está intacta e o gene é transcrito normalmente, mas o transcrito especifica uma proteína sem função. Suponha que outra linhagem de moscas tenha olhos brancos porque uma mutação na região promotora impede a ligação correta dos fatores de transcrição, apesar de o gene estrutural ligado codificar uma proteína funcional. A progênie de um cruzamento entre essas duas linhagens teria olhos brancos. Apesar de a progênie híbrida ter um promotor normal e um gene estrutural normal, as funções genéticas normais ocorrem em diferentes cromossomos homólogos e, portanto, não conseguem restaurar a pigmentação normal. Em um homólogo, um promotor normal estimula a transcrição de um gene estrutural que codifica uma proteína inativa e, no outro homólogo, um promotor defeituoso impede a transcrição do gene estrutural normal a ele ligado.

Os genes que codificam os fatores de transcrição influenciam a transcrição de outros genes. Os fatores de transcrição se deslocam do citoplasma para o núcleo e podem ligar-se a quaisquer promotores que eles reconheçam, em quaisquer dos cromossomos da célula. Os genes que codificam os fatores de transcrição são frequentemente chamados **reguladores trans**. Suponha que uma linhagem de *D. melanogaster* tenha olhos brancos porque uma mutação no gene que codifica um fator de transcrição crucial torna esse fator incapaz de reconhecer o promotor de uma cópia normal do gene de pigmentação descrito no parágrafo anterior. Se cruzarmos essa linhagem com aquela do parágrafo anterior, cujo único defeito genético está no gene estrutural da proteína que deposita o pigmento, a progênie resultante tem olhos com pigmentação normal. O fator de transcrição herdado regulador trans desta última linhagem liga-se ao promotor do gene-alvo normal herdado da outra linhagem. Nesse caso, as mutações das duas linhagens **complementam-se**, cada uma fornecendo para sua progênie híbrida uma função crucial que está ausente na outra linhagem. Em contraste, as mutações nas linhagens do parágrafo anterior não se complementam. A regulação cis da transcrição é distinguível experimentalmente da regulação trans quando se testa, dessa maneira, a complementação de mutações.

Os hormônios influenciam a expressão dos genes ligando-se a proteínas receptoras e, desse modo, ativando essas proteínas como fatores de transcrição. Hormônios esteroides produzidos pelas glândulas endócrinas em outro lugar do corpo penetram na célula-alvo e, no núcleo, ligam-se a uma proteína receptora. O complexo receptor/esteroide, então, liga-se com o DNA, próximo ao gene-alvo (Capítulo 34). A progesterona, por exemplo, liga-se a uma proteína do núcleo das células do oviduto de galinhas; o complexo hormônio/receptor então ativa a transcrição de genes que codificam a albumina do ovo e outras substâncias.

Um mecanismo importante para silenciar genes é a metilação das bases citosina: um grupo metila (CH_3–) liga-se ao carbono da posição 5 do anel da citosina (Figura 5.24A). Isso geralmente ocorre quando a citosina está próxima a uma base guanina. Assim, as bases da cadeia complementar do DNA serão também uma citosina e uma guanina (Figura 5.24B). Quando o DNA se replica, uma enzima reconhece a sequência CG e rapidamente metila a cadeia-filha, mantendo o gene inativo.

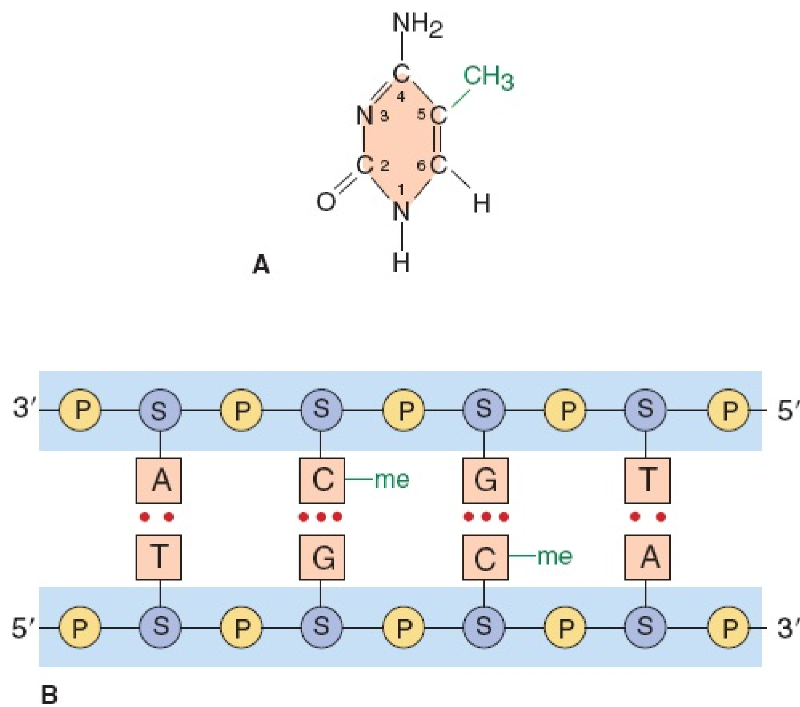


Figura 5.24 Alguns genes dos eucariotas são desligados pela metilação de alguns resíduos de citosina na cadeia. **A.** Estrutura da 5-metil citosina. **B.** Resíduos de citosina próximos à guanina são aqueles que estão metilados em uma cadeia, permitindo assim que ambas as cadeias sejam simetricamente metiladas.

Controle da tradução. Os genes podem ser transcritos e o mRNA ser sequestrado de modo a retardar a tradução. O desenvolvimento dos ovos de muitos animais comumente utiliza esse mecanismo. Os ovócitos acumulam grandes quantidades de RNA mensageiro durante seu desenvolvimento, e a fertilização, então, ativa o metabolismo e inicia a tradução do mRNA materno.

Pequenos RNA (aproximadamente 22 nucleotídios) que não codificam, chamados microRNA (RNAmi) ou pequenos interferentes RNA (RNAsi), podem inibir a expressão de mRNA-alvo ou mesmo levar à degradação do mRNA-alvo. A enzima chamada *Dicer* tem um papel importante na geração de RNAmi ou RNAsi no citoplasma, clivando-os a partir de RNA precursores mais longos. A maior diferença entre RNAmi e RNAsi não está no seu modo de ação, mas sim nos tipos de precursores dos quais eles são clivados e seus nomes são algumas vezes usados alternadamente quando se discute a regulação gênica. Os RNAmi são clivados de RNA precursores de cadeia simples, que se dobram sobre si mesmos para formar hastes e alças, de maneira semelhante àquela do RNA de transferência (anteriormente), enquanto os RNAsi são clivados de uma molécula de RNA maior e de cadeia dupla.

A regulação da expressão dos genes por esses pequenos RNA é crucialmente importante no desenvolvimento animal: a inativação experimental do gene que codifica a *Dicer* em camundongos resulta na morte do embrião. Os RNAmi ou RNAsi são empacotados em um complexo de ribonucleoproteína chamado complexo para silenciar induzido por RNA (RISC – *RNA-induced silencing complex*), o qual liga mRNA específicos que tenham sequências pelo menos parcialmente complementares às do RNAmi ou RNAsi. Diferentes órgãos, diferentes tipos de tecidos e mesmo diferentes estágios do desenvolvimento têm seus próprios RNAmi ou RNAsi, não encontrados em outro lugar do corpo. Ainda resta muito para ser conhecido sobre os papéis desses pequenos RNA na regulação da expressão gênica. Os RNAmi e RNAsi são muito promissores para aplicações médicas na terapia gênica.

Rearranjo dos genes. Os vertebrados contêm células chamadas linfócitos, que têm genes que codificam proteínas chamadas anticorpos (Capítulo 35). Cada tipo de anticorpo se liga apenas a determinada substância exógena (antígeno). Como o número de antígenos diferentes é enorme, a diversidade de genes para anticorpos deve ser igualmente grande. Uma fonte dessa diversidade é o rearranjo, durante o desenvolvimento dos linfócitos, das sequências do DNA que codificam os anticorpos. Uma troca de posições de éxons que codificam módulos de função da proteína permite a montagem de novos anticorpos.

Genética molecular

Descrevemos sumariamente as técnicas bioquímicas mais importantes que tornam possíveis os estudos da estrutura e função dos genes.

Uma ferramenta importante nessa tecnologia é uma série de enzimas chamadas **endonucleases de restrição**. Cada uma dessas enzimas originadas de bactérias cliva a dupla-hélice do DNA em pontos específicos determinados pelas suas sequências de bases. Muitas dessas endonucleases cortam as cadeias de DNA de tal modo que uma das cadeias fica com várias bases que se projetam além da outra cadeia (Figura 5.25), deixando o que se chama de "extremidades adesivas". Quando esses fragmentos de DNA se misturam com outros que foram clivados pela mesma endonuclease, suas extremidades adesivas tendem a se reunir de acordo com as regras de pareamento complementar das bases. As extremidades são soldadas em suas novas posições pela enzima DNA ligase em um processo chamado **ligação**.

As bactérias frequentemente têm pequenos círculos de DNA de cadeia dupla chamados *plasmídios*. Os plasmídios são independentes e muito menores do que o genoma primário da célula bacteriana, e podem ocorrer em múltiplas cópias por célula. Apesar de compreenderem apenas 1 a 3% do DNA da bactéria, os plasmídios podem carregar informações genéticas importantes, como, por exemplo, resistência a um antibiótico.

Se um DNA de origem diferente (como de um mamífero) é ligado a um plasmídio, o produto é um **DNA recombinante**. Para produzir o DNA recombinante em grandes quantidades, o plasmídio modificado deve ser clonado na bactéria. As bactérias são tratadas com cloreto de cálcio diluído para tornarem-se mais suscetíveis à entrada do DNA recombinante, mas os plasmídios não penetram na maioria das células da população de bactérias. Para selecionar as células que adquiriram o DNA recombinante, usa-se um plasmídio que tenha um marcador facilmente selecionável, como, por exemplo, resistência a um antibiótico. As bactérias que podem crescer na presença do antibiótico são somente aquelas que absorveram o DNA recombinante. Alguns bacteriófagos (vírus de bactérias) são também utilizados como portadores de DNA recombinante. Plasmídios e bacteriófagos que portam DNA recombinante são chamados **vetores**. Os vetores conservam a capacidade de replicarem-se nas células bacterianas; portanto, a inserção recombinante é produzida em grandes quantidades, um processo chamado amplificação.

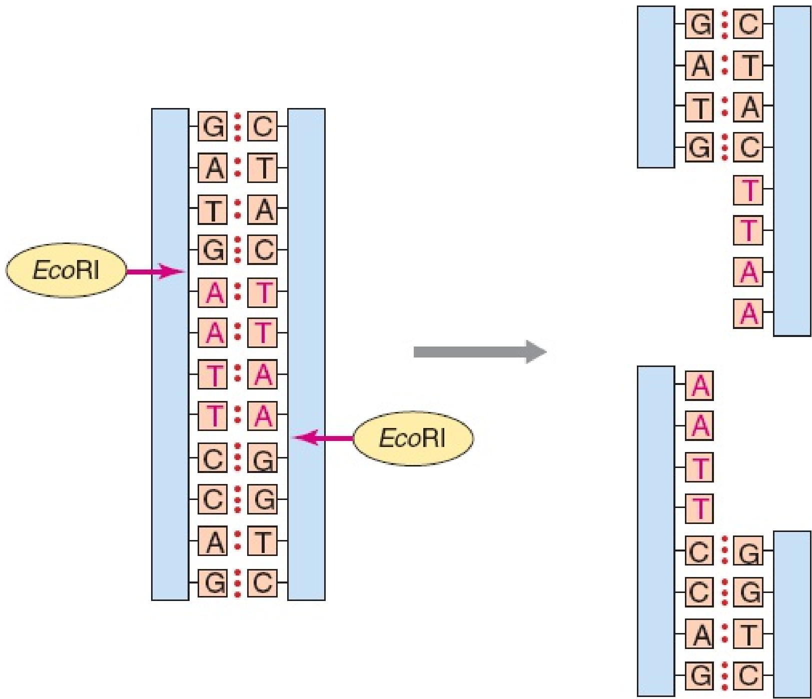


Figura 5.25 Ação da endonuclease de restrição *Eco*RI. Tais enzimas reconhecem sequências de bases específicas que são palindrômicas (um palíndromo é uma palavra soletrada do mesmo modo de frente para trás e de trás para a frente). A *Eco*RI deixa "extremidades adesivas" que se reúnem a outros fragmentos de DNA clivados pela mesma enzima. As cadeias são unidas pela DNA ligase.

Um clone é uma coleção de indivíduos ou células, todos derivados de um único indivíduo, por reprodução assexuada. Quando se fala em clonar um gene ou um plasmídio em bactérias, significa que se isolou uma colônia ou um grupo de bactérias derivadas de um único ancestral no qual o gene ou o plasmídio foi inserido. A clonagem é usada para obter grande quantidade de um gene que foi ligado a um plasmídio bacteriano.

Reação em cadeia da polimerase

Um pesquisador pode clonar enzimaticamente um gene específico de qualquer organismo desde que parte da sequência do gene em questão seja conhecida. A técnica é conhecida como **reação em cadeia da polimerase** (**PCR**). São sintetizadas duas pequenas cadeias de nucleotídios chamadas *primers*. Os *primers* são complementares a diferentes cadeias de DNA da sequência conhecida do gene, nas extremidades opostas do gene a ser clonado. Uma grande quantidade de cada *primer* é adicionada a uma amostra de DNA do organismo, e a mistura é aquecida para separar a dupla-hélice em cadeias simples. Quando a mistura é resfriada, cada cadeia do gene de interesse liga-se a um *primer*, em vez de ligar-se à outra cadeia do gene – porque o *primer* está em muito maior concentração. São adicionados à mistura uma DNA polimerase insensível ao calor e os quatro tipos de trifosfatos de desoxirribonucleotídios. A síntese de DNA procede a partir da extremidade 3' de cada *primer*, estendendo o *primer* na direção 5' para 3'. Os *primers* são projetados de tal modo que a extremidade 3' livre de cada um é voltada para o gene cuja sequência se deseja clonar. Cadeias complementares inteiras são sintetizadas, e o número de cópias do gene dobra (Figura 5.26). A mistura de reagentes é então reaquecida e resfriada em seguida, para permitir que mais *primers* liguem-se a cada filamento original e a cada cópia nova. A cada ciclo de síntese de DNA, o número de cópias do gene dobra. Uma vez que cada ciclo pode levar menos de 5 min, o número de cópias de um gene pode aumentar de um a mais de um milhão em menos de 2 h! O PCR permite a clonagem de um gene conhecido de determinado paciente, a identificação de uma gota de sangue seco da cena de um crime ou a clonagem do DNA de um mamute de 40.000 anos.

A tecnologia do DNA recombinante e a PCR são atualmente utilizadas na engenharia da produção de plantas como soja, algodão, arroz, milho e tomate. Camundongos transgênicos são frequentemente utilizados em pesquisas, e a terapia gênica para doenças genéticas humanas está sendo desenvolvida.

Genômica e proteinômica

A área da ciência de mapeamento, sequenciamento e análise de genomas é chamada atualmente de **genômica**. Alguns pesquisadores dividem a análise genômica em "genômica estrutural" (mapeamento e sequenciamento) e "genômica funcional" (desenvolvimento de abordagens experimentais do genoma ou sistemas, para entender a função gênica).

Na década de 1970, Allan Maxam e Walter Gilbert, nos EUA, e Frederick Sanger, na Inglaterra, relataram técnicas práticas para identificar a sequência de bases do DNA. Em 1984 e 1985, cientistas propuseram-se a sequenciar e mapear o genoma humano completo, um esforço chamado Projeto Genoma Humano. Era um empreendimento dos mais ambiciosos: estimava-se que o genoma humano tivesse 50.000 a 100.000 genes e subunidades reguladoras, codificados em uma sequência linear de cerca de 3 a 6 bilhões de pares de bases. Usando as técnicas disponíveis em 1988, demoraria até o ano 2700 para sequenciar completamente o genoma, mas os biólogos, na época, esperavam que o desenvolvimento das técnicas tornasse possível a conclusão por volta do século 22. De fato, o desenvolvimento e a melhoria dos sequenciadores automáticos, bem como a competição entre o Consórcio para Sequenciamento do Genoma Humano, financiado com verbas públicas, e um grande grupo de cientistas com financiamento privado (Celera Genomics e colaboradores), resultaram na publicação do rascunho das sequências em 2001!

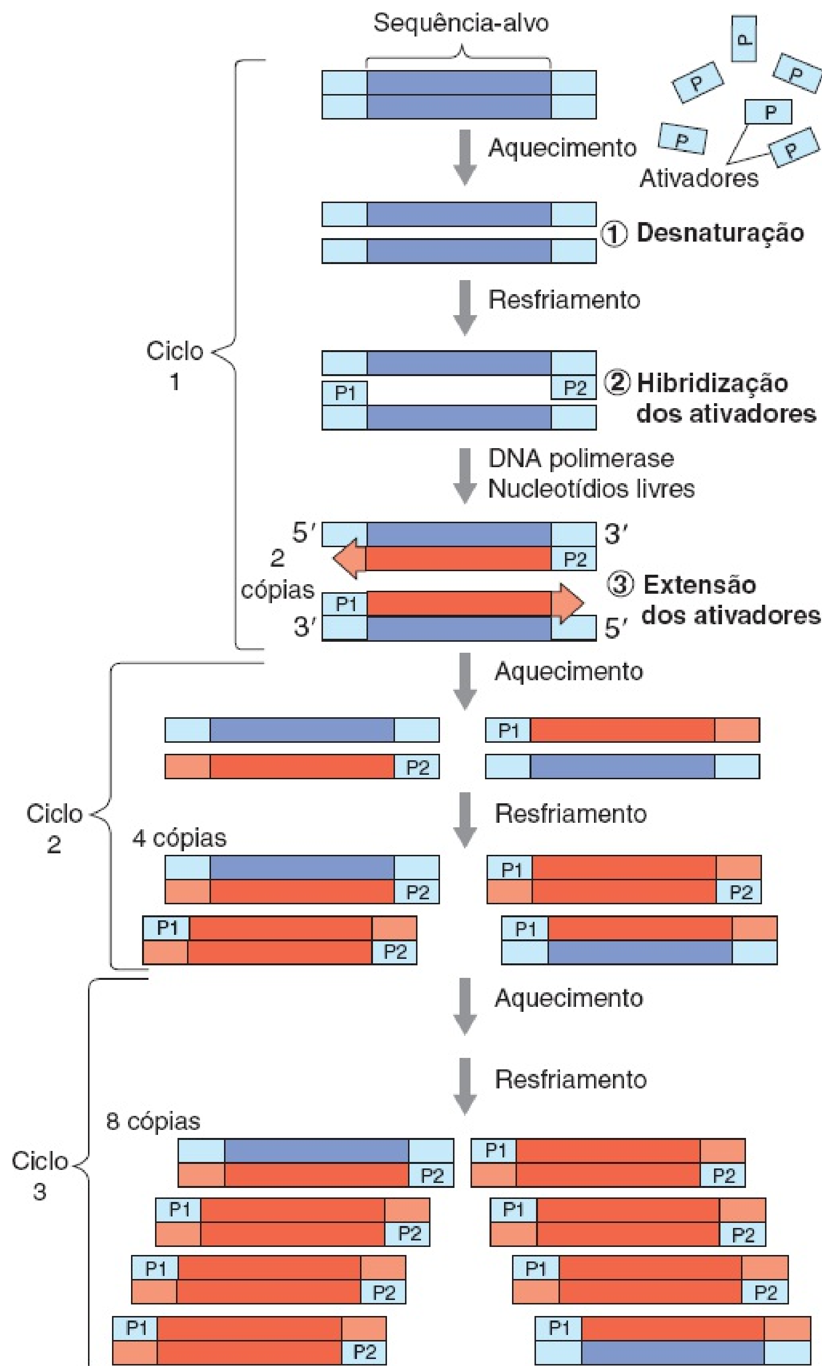


Figura 5.26 Os passos da reação em cadeia da polimerase. Repare que são necessários dois *primers* diferentes, um para cada extremidade da sequência-alvo.

É discutível se a conclusão do rascunho da sequência foi "a maior descoberta científica do nosso tempo", como reivindicado pelo livro de Davies (nas Referências Selecionadas). Mas, com certeza, foi muito excitante e produziu muitas surpresas. Por exemplo, o genoma humano tem menos genes do que se pensava, são 21.724 genes até agora conhecidos. Dos 28% do genoma que são transcritos em RNA, apenas 5% codificam proteínas. Mais da metade do DNA presente são sequências repetidas de vários tipos, incluindo 45% de elementos de DNA parasito. O DNA parasito (também chamado DNA "egoísta" e DNA "sucata") é DNA que parece não ter nenhuma função na célula ou no organismo, a não ser sua própria propagação, mas a evolução algumas vezes convoca-o para novos papéis biológicos.

As espécies animais diferem por várias ordens de grandeza quanto à quantidade total de DNA em seus genomas nucleares (de 108 a 1011 pares de bases, em um núcleo haploide de gameta). Dentre os que têm menos estão as esponjas (108, ver Capítulo 12). Os insetos (ver Capítulo 21) variam de um pouco menos de 109 a 1010. A maioria dos vertebrados tem genomas com aproximadamente 109 pares de bases, mas salamandras (Capítulo 25), gimnofionos (cecília, cobra-cega) (Capítulo 25) e peixes pulmonados (Capítulo 24) têm genomas maiores do que 1010 pares de bases; algumas salamandras chegam a 1011 pares de bases. Entretanto, genomas grandes não devem ser considerados vantajosos porque, em vez de sequências de DNA úteis para o metabolismo celular e funcionamento do

organismo, a maior parte da diferença no tamanho do genoma deve-se ao acúmulo de grandes quantidades de DNA "egoísta" ou "sucata" nos genomas maiores. A demanda metabólica para replicar grandes quantidades de DNA e as demandas físicas para abrigá-las no núcleo da célula ocasionam seleção contra o acúmulo de grandes quantidades de DNA parasito no genoma. Os grupos animais com os maiores genomas são provavelmente aqueles mais capazes de tolerar o acúmulo, em seus genomas nucleares, de grandes quantidades de DNA parasito sem danificar as funções celulares e do organismo. Como a ênfase de nosso livro é na biologia do organismo, nossa revisão de genética concentra-se nos genes que têm papéis claros nas funções celulares e dos organismos, apesar de esses genes serem uma pequena minoria das sequências de DNA presentes nos genomas nucleares dos animais. Algumas sequências de DNA que são consideradas inúteis para o organismo apresentam variação que é útil nos estudos de genética de populações (Capítulo 6) e relações evolutivas entre as espécies.

Defeitos em um único gene explicam muitas doenças genéticas dos seres humanos, incluindo fibrose cística e a doença de Huntington. São conhecidos quase 300 genes associados a doenças. As informações desenvolvidas a partir do conhecimento das sequências gênicas permitem novos testes diagnósticos, tratamentos, possíveis estratégias de prevenção e avanços no entendimento molecular das doenças genéticas. Entretanto, para realizar tais benefícios, não é suficiente simplesmente conhecer a sequência de aminoácidos codificados pela sequência de nucleotídios de um gene. O genoma humano é responsável por centenas de milhares de proteínas diferentes (**proteinoma**). Para produzir funções proteicas diversas, o polipeptídio codificado por um gene pode ser clivado em partes funcionais separadas, ou então associado a polipeptídios codificados por outros genes. Muitos cientistas estão agora comprometidos com a difícil área da **proteinômica**, para identificar todas as proteínas em uma célula, tecido ou organismo; para determinar como as proteínas interagem para cumprir suas funções; e para delinear as estruturas dobráveis das proteínas. Por causa da recomposição alternativa do transcrito primário dos genes e de modificações pós-tradução dos polipeptídios, o número de proteínas no proteinoma de um animal é maior do que o número de genes em seu genoma.

FONTES GENÉTICAS DA VARIAÇÃO FENOTÍPICA

A força criativa da evolução é a seleção natural agindo sobre a variabilidade biológica. Sem a variabilidade entre indivíduos, não poderia haver a contínua adaptação a um ambiente estável ou em mudança e não haveria evolução (Capítulo 6). Apesar de a seleção natural agir nos fenótipos variantes dos organismos, a variação fenotípica em uma população de determinado ambiente é frequentemente causada pela variação no genótipo. A preservação, pela seleção natural, de fenótipos favorecidos, portanto, aumenta em uma população a abundância de alelos associados aos fenótipos favorecidos, levando à evolução adaptativa da população. Por meio desse processo, uma população evolui os fenótipos de organismos modelados para o uso efetivo dos recursos do ambiente. Tais fenótipos são chamados de **adaptações**.

Existem várias fontes genéticas da variabilidade fenotípica, todas elas envolvendo mutações em genes individuais e as combinações, nos gametas e zigotos, dos alelos resultantes de vários genes. A segregação independente dos cromossomos durante a meiose é um processo aleatório que cria novas combinações de cromossomos nos gametas. Além disso, o *crossing over* dos cromossomos durante a meiose permite a recombinação de genes ligados entre os cromossomos homólogos, aumentando ainda mais a variabilidade. A fusão aleatória de gametas de ambos os pais também produz variação.

Assim, a reprodução sexuada multiplica a variação e provê a diversidade e plasticidade necessárias para que uma espécie sobreviva às alterações ambientais. A reprodução sexuada, com sua sequência de segregação e recombinação de genes, de geração para geração, é o que o geneticista T. Dobzhansky chamou de "adaptação principal", que torna mais acessíveis todas as outras adaptações evolutivas.

Apesar de a reprodução sexuada recombinar e amplificar qualquer diversidade genética existente em uma população, variações genéticas "novas" ocorrem por causa das mutações gênicas, aberrações cromossômicas e, possivelmente, pela participação do DNA parasito.

Mutações gênicas

Mutações gênicas são alterações físico-químicas que modificam a sequência de bases do DNA. Essas mutações são estudadas diretamente pela determinação da sequência do DNA e indiretamente pelos seus efeitos no fenótipo do organismo, se tais efeitos ocorrerem. Algumas mutações produzem uma substituição de códon, como na doença humana chamada **anemia falciforme**. A substituição de uma única base do gene que codifica a beta-hemoglobina (ver Figura 2.15) causa a alteração do

sexto códon do mRNA, de GAG (que especifica o aminoácido ácido glutâmico no alelo normal) por GUG (que especifica a valina no alelo que causa a anemia falciforme). Essa substituição de um único aminoácido faz com que a molécula de hemoglobina desprenda-se de sua estrutura globular normal (Figura 2.15) quando sem oxigênio. A estrutura alterada apresenta uma cavidade no centro da molécula e uma saliência de polipeptídios nas margens, formando uma cunha. A parte saliente de uma molécula de hemoglobina fica encravada na outra, dando início a uma reação em cadeia na qual muitas moléculas de hemoglobina formam uma longa cadeia em forma de foice que distorce a forma da célula.

Os homozigotos para o alelo da célula falciforme frequentemente morrem antes dos 30 anos de idade porque a capacidade de suas hemácias de transportar oxigênio está grandemente afetada por causa da substituição de um único aminoácido na sua hemoglobina. Os indivíduos heterozigotos para a anemia falciforme e os alelos normais têm respiração normal, a não ser em condições de estresse de oxigênio, e, desse modo, adquirem alguma resistência à infecção por malária. Quando um parasito da malária penetra na hemácia de um indivíduo heterozigoto, ele causa queda na tensão de oxigênio, o que distorce a célula para uma forma de foice. Tais células são destruídas pelo baço antes de o parasito completar seu ciclo de vida. Esse exemplo mostra como as consequências de uma única mutação podem ser prejudiciais em determinadas condições e favoráveis em outras, dependendo, nesse caso, do ambiente (com malária *versus* sem malária) e do genótipo (homozigoto *versus* heterozigoto para o alelo da anemia falciforme). Consulte o Capítulo 6 para discussão mais extensa sobre a ação da seleção natural nessa variação.

Outras mutações envolvem a deleção de uma ou mais bases, ou então a inserção de bases adicionais na cadeia do DNA. A tradução do mRNA é então alterada, produzindo códons que especificam aminoácidos incorretos, e geralmente o produto proteico é defeituoso ou não funcional.

Uma vez mutado, um gene reproduz fielmente sua nova forma. Muitas mutações são prejudiciais, muitas não são nem benéficas e nem prejudiciais e, algumas vezes, as mutações são vantajosas. As mutações benéficas têm grande significado para a evolução porque elas fornecem novas possibilidades que, com a seleção natural, podem estabelecer adaptações. A seleção natural determina quais dos novos alelos merecem sobreviver: o ambiente impõe um processo de filtragem que acumula os alelos benéficos e elimina os prejudiciais.

Quando um alelo de um gene é mutado para um novo alelo, a nova forma normalmente é recessiva e seus efeitos são, normalmente, mascarados por seu alelo parceiro. Tais alelos mutantes podem influenciar o fenótipo apenas em homozigose. Assim, uma população acumula um reservatório de alelos mutantes recessivos, alguns dos quais seriam letais se homozigotos, mas raramente ocorrem nessa condição. O endocruzamento promove a formação de homozigotos e aumenta a probabilidade da expressão fenotípica de mutantes recessivos.

A maioria das mutações é destinada a uma existência breve. Existem casos, entretanto, nos quais mutações prejudiciais ou neutras em um conjunto de condições ambientais tornam-se benéficas em outro conjunto de condições. O ambiente mutável da Terra forneceu numerosas oportunidades para o favorecimento de novas mutações gênicas, como evidenciado pela grande diversidade da vida animal.

Frequência das mutações

Apesar de as mutações ocorrerem ao acaso em relação às necessidades de um organismo, diferentes taxas de mutação prevalecem em diferentes locos. Alguns *tipos* de mutação têm mais probabilidade de ocorrer do que outros, e os genes diferem consideravelmente em seu comprimento. Um gene longo (mais pares de bases) tem maior probabilidade de sofrer uma mutação do que um gene curto. Contudo, é possível estimar as taxas médias de mutação espontânea para diferentes organismos e características.

Os genes são extremamente estáveis. Na bem estudada mosca-da-fruta, *Drosophila melanogaster*, há aproximadamente uma mutação detectável para cada 10.000 locos (taxa de 0,01% por loco, por geração). A taxa para a espécie humana é de 1 mutação por 10.000 até 1 por 100.000 locos por geração. Se aceitarmos esta última taxa, mais conservadora, esperaremos então que um único alelo normal passe por 100.000 gerações antes de sofrer mutação. Entretanto, uma vez que os cromossomos humanos contêm aproximadamente 21.724 locos, 1 em cada 3 pessoas é portadora de uma mutação nova. Analogamente, cada óvulo ou espermatozoide contém, em média, um alelo mutante.

Uma vez que a maioria das mutações é deletéria, essas estatísticas não são nada animadoras. Felizmente, a maioria dos

genes mutantes prejudiciais é recessivo e não se expressa nos heterozigotos. Apenas alguns vão, por acaso, ter sua frequência aumentada o suficiente para a ocorrência de homozigotos.

Genética molecular do câncer

O defeito crucial nas células cancerosas é que elas proliferam de maneira desenfreada (**crescimento neoplásico**). O mecanismo que controla o ritmo de divisão das células normais foi de algum modo perdido, e as células cancerosas se multiplicam muito mais rapidamente, invadindo outros tecidos do corpo. As células cancerosas se originam de células normais que perderam a regulação das divisões e, assim, se tornam indiferenciadas (menos especializadas). Existem vários tipos de câncer, dependendo da célula original fundadora do tumor. Em muitas células cancerosas, talvez em todas, a mudança tem base genética, e a investigação do dano genético que causa o câncer é atualmente o principal impulso da pesquisa sobre o câncer.

As células cancerosas tipicamente apresentam uma mudança genética em um dos dois tipos de genes que existem em grande número: os **oncogenes** e os **genes supressores de tumor**.

Os oncogenes (do grego *onkos*, volume, massa, + *genos*, descendência) ocorrem normalmente nas células, e em suas formas normais são chamados **proto-oncogenes**. Um destes codifica uma proteína chamada **Ras**. A proteína Ras é uma guanosina trifosfatase (GTPase) localizada logo abaixo da membrana celular. Quando um receptor na superfície celular se liga a um fator de crescimento, a Ras é ativada e inicia uma cascata de reações que causam a divisão da célula. A forma oncogene codifica uma proteína que inicia a cascata de divisão celular mesmo quando o fator de crescimento está ausente do receptor de superfície.

Dentre as várias maneiras pelas quais o DNA celular pode sofrer danos, as três mais importantes são a radiação ionizante, a radiação ultravioleta e os agentes mutagênicos químicos. A alta energia das radiações ionizantes (raios X e raios gama) faz com que os elétrons sejam expelidos dos átomos com os quais elas se chocam, produzindo átomos ionizados com elétrons não pareados (radicais livres). Os radicais livres (principalmente da água) são altamente reativos quimicamente, e eles reagem com as moléculas da célula, incluindo o DNA. Parte do DNA danificado é reparada, mas, se o reparo é imperfeito, o resultado é uma mutação. A radiação ultravioleta tem bem menos energia do que a radiação ionizante e não produz radicais livres: ela é absorvida pelas pirimidinas do DNA e causa a formação de uma ligação covalente dupla entre as pirimidinas adjacentes. Os mecanismos de reparo de UV também podem ser imprecisos. Os agentes mutagênicos químicos reagem com as bases do DNA e causam erros de pareamento durante a replicação.

Os produtos dos genes supressores de tumor atuam como reguladores da proliferação celular. Um desses produtos é chamado **p53** (de "proteína de 53 quilodáltons", uma referência ao seu peso molecular). Mutações no gene que codifica a p53 ocorrem em cerca de metade dos 6,5 milhões de casos de câncer humano diagnosticados a cada ano. A p53 normal tem várias funções cruciais, dependendo das circunstâncias na célula. Ela pode iniciar um processo de apoptose (Capítulo 3), agir como ativadora ou repressora da transcrição (ligando ou desligando genes), controlar a progressão da fase G_1 para a fase S do ciclo celular e promover o reparo de DNA danificado. Muitas das mutações conhecidas na p53 interferem com a sua ligação ao DNA e, assim, com a sua função.

Resumo

Em animais cuja reprodução é sexuada, o material genético é distribuído para a prole por meio dos gametas (óvulo e espermatozoide), produzidos pela meiose. Cada célula somática de um organismo tem dois cromossomos de cada tipo (cromossomos homólogos) e, por isso, é diploide.

A meiose separa os cromossomos homólogos, de tal modo que cada gameta tem metade do número somático de cromossomos (haploide). Na primeira divisão da meiose, os centrômeros não se dividem, e cada célula-filha recebe um par de de cromossomos homólogos replicados com as cromátides-irmãs ainda ligadas pelo centrômero. No início da primeira divisão meiótica, os cromossomos homólogos replicados posicionam-se um ao lado do outro (sinapse), formando bivalentes. Os locos gênicos em um conjunto de cromátides situam-se opostos aos locos correspondentes nas cromátides homólogas. Partes das cromátides adjacentes podem ser trocadas com as cromátides não irmãs (*crossing over*) para produzir novas combinações genéticas. Na segunda divisão meiótica, os centrômeros se dividem, completando a redução do número de cromossomos e quantidade de DNA. O número diploide é restaurado quando os gametas masculinos e femininos se fundem

para formar o zigoto.

Em muitos animais, o gênero é determinado pelos cromossomos sexuais: nos seres humanos, moscas-das-frutas e em muitos outros animais, as fêmeas têm dois cromossomos X e os machos, um X e um Y.

Os genes são as entidades unitárias que influenciam todas as características de um organismo e são herdados de seus pais pelos filhotes. Variantes alélicas dos genes podem ser dominantes, recessivas ou intermediárias. Um alelo recessivo em um genótipo heterozigoto não se expressará no fenótipo, pois requer homozigose para se manifestar. Em um cruzamento monoíbrido que envolve um alelo dominante e um alelo alternativo recessivo (ambos os pais homozigotos), a geração F_1 é toda heterozigota, enquanto os genótipos da F_2 ocorrem em uma proporção de 1:2:1 e os fenótipos, na proporção de 3:1. Esse resultado demonstra a lei de Mendel da segregação. Os heterozigotos na herança intermediária apresentam fenótipos diferentes dos fenótipos homozigotos, às vezes formas intermediárias, com as correspondentes alterações nas proporções fenotípicas.

Os cruzamentos di-híbridos (nos quais genes para duas características diferentes ocorrem em diferentes pares de cromossomos homólogos) demonstram a lei de Mendel da segregação independente e as proporções fenotípicas são 9:3:3:1 para características dominantes e recessivas. As proporções esperadas em cruzamentos de duas ou mais características são calculadas pelas leis da probabilidade.

Os genes podem ter, em uma população, mais de dois alelos, e combinações diferentes dos alelos podem produzir efeitos fenotípicos diferentes. Alelos de genes diferentes podem interagir na produção de um fenótipo, como na herança poligênica e na epistasia, na qual a expressão de um gene afeta a expressão de outro.

Um gene do cromossomo X tem herança ligada ao sexo e produz efeito nos machos, mesmo se um alelo recessivo está presente, porque o cromossomo Y não tem um alelo correspondente. Todos os genes que estão em determinado cromossomo autossômico são ligados, e seus variantes não se segregam independentemente, a não ser que estejam muito afastados entre si no cromossomo, caso em que ocorre *crossing over* entre eles em praticamente toda a meiose. O *crossing over* aumenta a quantidade de recombinação genética em uma população.

Ocasionalmente, um par de cromossomos homólogos não consegue separar-se na meiose, o que resulta em gametas com cromossomos demais ou de menos. Os zigotos resultantes geralmente não sobrevivem. Seres humanos com $2n + 1$ cromossomos algumas vezes sobrevivem, mas têm anomalias graves, como na síndrome de Down.

Os ácidos nucleicos da célula são o DNA e o RNA, que são grandes polímeros de nucleotídios, compostos de uma base nitrogenada, açúcar pentose e grupo fosfato. As bases nitrogenadas do DNA são adenina (A), guanina (G), timina (T) e citosina (C), e as do RNA são as mesmas, com exceção de que a uracila (U) substitui a timina. O DNA é uma molécula helicoidal com duas cadeias, nas quais as bases estendem-se lateralmente, uma de frente para a outra, a partir da espinha dorsal de açúcar e fosfato. A sempre pareia com T, e G com C. As cadeias são antiparalelas e complementares, e são mantidas no lugar por pontes de hidrogênio entre as bases pareadas. Na replicação do DNA, as cadeias separam-se e a enzima DNA polimerase sintetiza uma nova cadeia ao longo de cada cadeia parental, usando-a como molde.

Um gene pode codificar um RNA ribossômico (rRNA), um RNA de transferência (tRNA) ou um RNA mensageiro (mRNA). O gene deste último tipo especifica a sequência de aminoácidos de um polipeptídio (hipótese um gene–um polipeptídio). No mRNA cada trinca de bases corresponde a determinado aminoácido.

As proteínas são sintetizadas pela transcrição do DNA em uma sequência de bases de uma molécula de RNA mensageiro (mRNA) que funciona de comum acordo com os ribossomos [os quais contêm RNA ribossômico (rRNA) e proteína] e o RNA de transferência (tRNA). Os ribossomos ligam-se à cadeia de mRNA e movem-se ao longo dela, montando a sequência de aminoácidos da proteína. Cada aminoácido é trazido para sua posição na montagem por uma molécula de tRNA, a qual contém uma sequência de bases (anticódon) complementar aos respectivos códons do mRNA. No DNA nuclear dos eucariotas, as sequências de bases do DNA que codifica os aminoácidos de uma proteína (éxons) são interrompidas por sequências intercaladas (íntrons). Os íntrons são removidos do mRNA primário antes que ele saia do núcleo e a proteína seja sintetizada no citoplasma.

Os genes e a síntese dos produtos pelos quais eles são responsáveis devem ser regulados: ligados ou desligados em resposta a condições ambientais variáveis ou à diferenciação celular. A regulação gênica nos eucariotas ocorre em vários níveis, e especialmente importante é o controle da transcrição e tradução de mRNA específicos.

Os métodos da genética molecular tornaram possíveis avanços espetaculares. As endonucleases de restrição clivam o DNA em sequências de bases específicas, e o DNA de diferentes origens pode ser reunido para formar o DNA recombinante. Combinando DNA de mamíferos com DNA de plasmídios ou DNA viral, um gene de mamífero pode ser introduzido em células bacterianas, que então se multiplicam e produzem muitas cópias do gene de mamífero. A reação em cadeia da polimerase (PCR) é usada para clonar genes específicos se a sequência de bases de pequenos pedaços de DNA que circundam o gene é conhecida. Rascunhos das sequências do genoma humano foram publicados em 2001. Um dos vários resultados excitantes foi a revisão do número de genes para 21.724, bem menor do que os 100.000 estimados. Esses genes são responsáveis por centenas de milhares de proteínas em uma célula típica.

Uma mutação é uma alteração físico-química nas bases do DNA que pode alterar o efeito fenotípico de um gene. As mutações, apesar de raras e geralmente danosas para a sobrevivência e a reprodução de um organismo, são ocasionalmente benéficas, e a seleção natural entra em ação para acumular mutações favoráveis em uma população.

As alterações genéticas que permitem que as células suportem proliferação descontrolada causam câncer (crescimento neoplásico). Os oncogenes (como o gene que codifica a proteína Ras) e a inativação dos genes supressores de tumor (como o que codifica a proteína p53) estão envolvidos em muitos cânceres.

Questões de revisão

1. Qual é a relação entre cromossomos homólogos, cópias de um gene e alelos?
2. Descreva ou esquematize a sequência de eventos na meiose (ambas as divisões).
3. Como se denominam os cromossomos sexuais dos machos de besouros, seres humanos e borboletas?
4. Quais as diferenças entre os mecanismos de determinação do sexo dos três táxons da questão 3?
5. Represente em um quadrado de Punnet um cruzamento entre indivíduos com os seguintes genótipos: $A/a \times A/a$; $A/a\ B/b \times A/a\ B/b$.
6. De maneira concisa, expresse as leis de Mendel da segregação e da segregação independente.
7. Supondo que olhos castanhos (*C*) são dominantes sobre olhos azuis (*c*), determine os genótipos de todos os seguintes indivíduos: um filho com olhos azuis e cujos pais tinham olhos castanhos casou-se com uma mulher com olhos castanhos cuja mãe tinha olhos castanhos e o pai, azuis. O filho do casal tem olhos azuis.
8. Lembre-se de que a cor vermelha (*V*) das flores da maravilha é completamente não dominante sobre a cor branca (*V'*). Nos cruzamentos seguintes, dê os genótipos dos gametas produzidos por cada genitor e também a cor da flor da prole: $V/V' \times V/V'$; $V'V' \times V/V'$; $V/V \times V/V'$; $V/V \times V'/V'$.
9. Um camundongo-macho com pelagem marrom é cruzado com duas fêmeas de camundongo de pelagem preta. Em várias ninhadas, a primeira fêmea teve 48 filhotes pretos, e a segunda fêmea teve 14 filhotes pretos e 11 marrons. Você consegue deduzir o padrão de herança da cor da pelagem e os genótipos dos pais?
10. Nos porquinhos-da-índia, o pelo áspero (*A*) é dominante sobre o pelo macio (*a*), e o pelo preto (*P*) é dominante sobre o branco (*p*). Esse par de características contrastantes obedece a ambas as leis de Mendel. Se um homozigoto áspero e preto é cruzado com um homozigoto macio e branco, descreva a aparência de cada um dos seguintes animais: F_1; F_2; filhotes de F_1 cruzados com genitor de pelo macio e branco; filhotes de F_1 cruzados com genitor de pelo áspero e preto.
11. Suponha que, na espécie humana, o gene para ser destro (*D*) seja geneticamente dominante sobre o gene para ser canhoto (*d*) e que olhos castanhos (*C*) sejam geneticamente dominantes sobre olhos azuis (*c*). Um homem destro e com olhos azuis casa-se com uma mulher destra e com olhos castanhos. Seus dois filhos são (1) destro com olhos azuis e (2) canhoto com olhos castanhos. O homem casa-se novamente com uma mulher destra e com olhos castanhos. Eles têm 10 filhos, todos destros e com olhos castanhos. Quais são os prováveis genótipos do homem e de suas duas mulheres?
12. Na *Drosophila melanogaster*, olhos vermelhos (*V*) são dominantes sobre olhos brancos (*v*) e os genes situam-se no cromossomo X. Asas vestigiais (*n*) são recessivas em relação às asas normais (*N*), para um gene autossômico. Qual será a aparência dos filhotes dos seguintes cruzamentos: $X^V/X^v\ N/n \times X^v/Y\ n/n$; $X^v/X^v\ N/n \times X^V/Y\ N/n$.
13. Suponha que a cegueira para cores seja uma característica recessiva ligada ao cromossomo X. Um homem e uma mulher com visão normal têm os seguintes filhos: uma filha com visão normal e que tem um filho com cegueira para cores e outro normal; outra filha com visão normal e que tem seis filhos normais e um filho com cegueira para cores que, por sua vez,

tem uma filha com visão normal. Quais são os prováveis genótipos de todos esses indivíduos?

14. Quais são as diferenças entre: euploidia, aneuploidia e poliploidia? Monossomia e trissomia?
15. Qual o nome das purinas e pirimidinas do DNA e quais são os pares que elas formam na dupla-hélice? Quais são as purinas e pirimidinas do RNA e de quais bases do DNA elas são complementares?
16. Explique como o DNA se replica.
17. Por que um códon não pode ser composto por duas bases?
18. Explique a transcrição e o processamento do mRNA no núcleo.
19. Explique o papel do mRNA, tRNA e rRNA na síntese de polipeptídios.
20. Descreva quatro maneiras pelas quais a expressão dos genes pode ser regulada nos eucariotas.
21. Na genética molecular moderna, o que é o DNA recombinante e como ele é formado?
22. Cite três fontes de recombinação genética que contribuem para a variação fenotípica.
23. Faça a distinção entre proto-oncogene e oncogene. Descreva dois mecanismos pelos quais a alteração genética causa câncer.
24. O que são as proteínas Ras e p53? Como uma mutação nos genes para essas proteínas contribui para o câncer?
25. Delineie os passos essenciais da reação em cadeia da polimerase.
26. Já foram publicados rascunhos das sequências do genoma humano. Quais são as conclusões gerais sobre o número de genes e sobre a proporção relativa do genoma que executa funções genéticas?
27. O que é o proteinoma? Por que a informação genômica sozinha é insuficiente para caracterizar o proteinoma?

Para aprofundar seu raciocínio. Como o sistema genético cromossômico nos animais permite tanto o controle preciso do conteúdo de genes e sua expressão nas células como também uma oportunidade para grandes quantidades de variação genética?

Referências selecionadas

Burt, A., and R. Trivers. 2006. Genes in conflict: the biology of selfish genetic elements. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard Univ. Press. *Uma discussão completa sobre os meios pelos quais alguns genes adquirem uma capacidade de promover sua própria transmissão ou expressão à custa de outros.*

Conery, J. S., and M. Lynch. 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. Science **290:**1151–1155. *As duplicações do gene são uma fonte importante de variação genética.*

Davies, K. 2001. Cracking the genome: inside the race to unlock human DNA. Craig Venter, Francis Collins, James Watson, and the story of the greatest scientific discovery of our time. New York, The Free Press. *História fascinante da competição entre o Projeto de Sequenciamento do Genoma Humano e a Celera Genomics de Craig Venter. É claro que o genoma não será "desvendado" até que seu significado seja decifrado, e ainda temos um longo caminho a percorrer.*

Ezzell, C. 2002. Proteins rule. Sci. Am. **286:**40-47 (April). *Uma excelente explicação sobre Proteômica.*

Futreal, P. A., A. Kasprzyk, E. Birney, J. C. Mullikin, R. Wooster, and M. R. Stratton. 2001. Cancer and genomics. Nature **409:**850-852. *Ótima lista dos genes cancerígenos.*

Griffiths, A. J. F., S. R. Wessler, S. B. Carroll and J. Doebley. 2010. Introduction to genetic analysis, ed. 9. New York, W. H. Freeman & Company. *Um ótimo texto geral sobre Genética.*

International Human Genome Mapping Consortium. 2001. A physical map of the human genome. Nature **409:**934-941. *O esboço da sequência do genoma publicado pelo consórcio apoiado pelo setor público.*

Jimenez-Sanchez, G., B. Childs, and D. Valle. 2001. Human disease genes. Nature **409:**853-855. *Eles descobriram uma "correlação surpreendente entre a função do produto do gene e as características da doença".*

Korf, B. R. 2006. Human genetics and genomics, ed. 3. Hoboken, New Jersey, John Wiley and Sons. *Uma abordagem baseada no problema para aplicações médicas da Genética e da Genômica.*

Krebs, J. E., E. S. Goldstein, and S. T. Kilpatrick. 2011. Lewin's genes X. Burlington, MA, Jones and Bartlett Learning. *Uma cobertura completa da biologia molecular dos genes.*

Mullis, K. B. 1990. The unusual origin of the polymerase chain reaction. Sci. Am. **262:**56-65 (April). *Como o autor teve a*

ideia de uma produção simples de cópias ilimitadas do DNA enquanto dirigia pelas montanhas da Califórnia.

Pennisi, E. 2000. Genomics comes of age. Science **290:**2220–2221. *A determinação dos genomas de uma série de organismos recebeu o prêmio "Breakthrough of the year".*

Pevsner, J. 2009. Bioinformatics and functional genomics, ed. 2. Hoboken, NJ, Wiley-Blackwell. *Um importante texto sobre Genômica Funcional.*

Roberts, L. 2001. A history of the Human Genome Project. Science **291:**chart. *As descobertas mais importantes desde a dupla hélice ao genoma inteiro (1953-2001). Inclui glossário.*

Venter, J. C., M. D. Adams, E. W. Myers, P. W. Li, R. J. Mural, and 265 others. 2001. The sequence of the human genome. Science **291:**1304–1351. *O esboço da sequência do genoma publicado pela Celera Genomics e seus colaboradores.*

Watson, J. D., and A. Berry. 2003. DNA: the secret of life. New York, Alfred A. Knopf. *Um relato interessante sobre a história e as aplicações da genética.*

Wu, L., and J. G. Belasco. 2008. Let me count the ways: mechanisms of gene regulation by miRNAs and siRNAs. Molecular Cell **29:**1-7. *Um breve resumo da regulação pós-transcricional da expressão do gene por um complexo de silenciamento induzido pelo RNA.*

CAPÍTULO 6

Evolução Orgânica



Um trilobita fossilizado em uma rocha da Era Paleozoica.

Um legado de mudanças

A história da vida é um legado de mudanças contínuas. Apesar da aparente imutabilidade do mundo natural, tudo na Terra e no universo é caracterizado por transformação. O registro estratigráfico da Terra guarda a história irreversível das transformações que chamamos evolução orgânica. Inúmeros tipos de animais e plantas surgiram e desapareceram, deixando para trás um esparso registro fóssil de sua existência. Muitos, mas nem todos, deixaram descendentes que vivem no presente e que a eles se assemelham.

Observamos e quantificamos as modificações nos seres vivos de várias maneiras. Em um tempo evolutivo curto, detectamos mudanças nas frequências de diferentes atributos genéticos nas populações. As mudanças evolutivas nas frequências relativas de mariposas claras e escuras ocorreram no decurso de uma única vida humana nas cidades poluídas da Inglaterra industrial. A criação de novas espécies e mudanças dramáticas na forma dos organismos, ilustrada pela diversificação evolutiva das aves havaianas, ocorre em escalas temporais maiores, que vão de 100.000 a 1 milhão de anos. Tendências macroevolutivas e episódios de extinção em massa ocorrem em escalas de tempo ainda maiores, abrangendo dezenas de milhões de anos. O registro fóssil de cavalos ao longo dos últimos 50 milhões de anos mostra uma sucessão de diferentes espécies substituindo as mais antigas no tempo, chegando até os cavalos do presente. O registro fóssil de invertebrados marinhos revela episódios de extinções em massa, separados por intervalos de cerca de 26 milhões de anos.

Como todas as características da vida conhecidas hoje são um produto de evolução, os biólogos consideram a evolução

orgânica a chave para todo conhecimento biológico.

No Capítulo 1, apresentamos a teoria evolutiva darwiniana como o paradigma dominante da biologia. Charles Robert Darwin e Alfred Russel Wallace (Figura 6.1) foram os primeiros a estabelecer evolução como uma poderosa teoria científica. Hoje a realidade da evolução orgânica só pode ser negada abandonando-se a razão. Como escreveu o notório biólogo inglês Sir Julian Huxley, "Charles Darwin efetuou a maior de todas as revoluções no pensamento humano, maior que a de Einstein, Freud ou Newton, quando, simultaneamente, estabeleceu o fato e descobriu o mecanismo da evolução orgânica". A teoria darwiniana nos ajuda a entender tanto a genética das populações quanto as tendências de longa duração do registro fóssil. Darwin e Wallace não conceberam a ideia básica de evolução orgânica, que tem na verdade uma história muito mais antiga. Revisaremos a história do pensamento evolutivo que levou à teoria de Darwin, as evidências que a suportam e as mudanças nessa teoria que conduziram à síntese moderna da teoria de evolução.

ORIGENS DA TEORIA EVOLUTIVA DARWINIANA

Conceitos evolutivos pré-darwinianos

Os primeiros filósofos gregos, principalmente Xenófanes, Empédocles e Aristóteles, conceberam as primeiras ideias de mudança evolutiva. Eles reconheceram os fósseis como evidência da vida passada e acreditavam ter sido destruída por uma catástrofe natural. Apesar de sua inquisitividade, os gregos não estabeleceram um conceito de evolução. As oportunidades para o pensamento evolutivo tornaram-se ainda mais restritas quando as interpretações literais da narrativa bíblica da criação foram aceitas como doutrina da fé. O ano 4004 a.C. foi arbitrado pelo Arcebispo James Ussher (em meados do século 17) como a data da criação da vida. As perspectivas evolutivas eram consideradas rebeldes e heréticas, mas ainda assim persistiram. O naturalista francês George Louis Buffon (1707-1788) ressaltou a influência do ambiente na modificação da forma dos animais. Ele também aumentou a idade da Terra para 70.000 anos.



Figura 6.1 Os fundadores da teoria da evolução pela seleção natural. **A.** Charles Robert Darwin (1809-1882), como ele era em 1881, o ano anterior ao de sua morte. **B.** Alfred Russel Wallace (1823-1913), em 1895. Darwin e Wallace desenvolveram a mesma teoria independentemente. Uma carta e ensaio de Wallace endereçados a Darwin em 1858 levou Darwin a escrever *A Origem das Espécies*, publicado em 1859.

Lamarquismo | Primeira explicação científica da evolução

O biólogo francês Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829; Figura 6.2) foi o autor da primeira explicação abrangente para evolução em 1809, o ano do nascimento de Darwin. Ele construiu uma tese convincente de que os fósseis eram os remanescentes de animais extintos. O mecanismo evolutivo proposto por Lamarck, a **herança de caracteres adquiridos**, era atraente por sua simplicidade: os organismos, ao se esforçarem para satisfazerem as exigências do ambiente, adquiriram adaptações que foram herdadas por seus descendentes. De acordo com Lamarck, o pescoço comprido da girafa evoluiu porque seus ancestrais esticavam seus pescoços para se alimentarem e, subsequentemente, transmitiam seus pescoços alongados à prole. Ao longo de muitas gerações, essas mudanças acumularam-se, produzindo os enormes pescoços das girafas modernas.

Chamamos o conceito lamarquista de evolução **transformacional** porque afirma que os indivíduos transformam suas características através do uso e desuso das partes do corpo, e que a hereditariedade efetua os ajustes correspondentes para

produzir evolução. Rejeitamos agora as teorias transformacionais porque estudos genéticos mostram que os atributos adquiridos por um organismo durante sua vida, como músculos mais fortes, não são herdados pela prole. A teoria evolutiva de Darwin difere da de Lamarck por ser uma teoria **variacional**, baseada na distribuição da variação genética nas populações. A evolução ocorre no nível populacional e inclui mudanças, ao longo das gerações, nas características do organismo que prevalecem na população. Darwin argumentou que os organismos com características hereditárias que funcionavam como uma vantagem para a sobrevivência ou reprodução deixariam uma prole maior do que outros organismos, fazendo com que as características mais favoráveis à sobrevivência e ao sucesso reprodutivo de seus portadores fossem acumuladas pelas populações ao longo das gerações.



Figura 6.2 Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829), naturalista francês que formulou a primeira explicação científica para evolução. A hipótese de Lamarck de que evolução progride por herança de caracteres adquiridos foi rejeitada e substituída pelas teorias neodarwinianas.

Charles Lyell e o uniformismo

O geólogo Sir Charles Lyell (1797-1875; Figura 6.3) estabeleceu em seus *Princípios de Geologia* (1830-1833) o princípio do uniformismo. O uniformismo inclui duas ideias importantes que embasam o estudo científico da história da natureza: (1) as leis da física e da química não mudaram ao longo da história da Terra, e (2) os eventos geológicos do passado ocorreram por processos semelhantes aos observados no presente. Lyell mostrou que as forças da natureza, agindo por um longo período de tempo, poderiam explicar a formação das rochas que contêm fósseis. Os estudos geológicos de Lyell levaram-no a concluir que a idade da Terra deve ser medida em milhões de anos. Esses princípios foram importantes para desacreditar as explicações miraculosas e sobrenaturais da história da natureza, substituindo-as por explicações científicas. Lyell também ressaltou que as mudanças geológicas ocorrem principalmente através de pequenos acréscimos, cujo acúmulo gradual através dos tempos gerou as principais formações geológicas da Terra, e argumentou que tais mudanças não ocorrem de forma intrinsecamente direcional. Por exemplo, as posições das montanhas e dos mares mudariam gradativamente no tempo, mas a superfície da Terra não teria tendência direcional de se tornar mais montanhosa ou submersa. Ambas as afirmações tiveram impactos importantes na teoria evolutiva de Darwin.

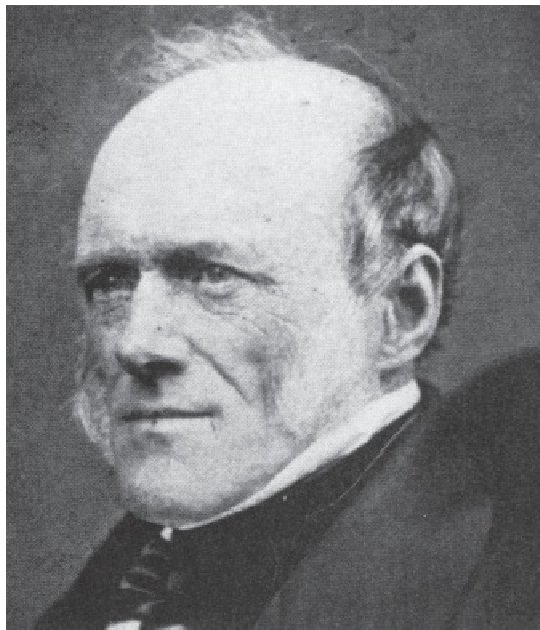


Figura 6.3 Sir Charles Lyell (1797-1875), geólogo inglês e amigo de Darwin. Seu livro *Princípios de Geologia* exerceu forte influência sobre Darwin durante seu período formativo. Essa fotografia foi feita por volta de 1856.

A grande viagem de descobrimento de Darwin

"Depois de ter sido por 2 vezes rechaçado pelos fortes ventos sudoeste, o navio de Sua Majestade, o *Beagle*, um brigue de 10 canhões, sob o comando do capitão Robert FitzRoy, R.N.,* partiu de Devonport no dia 27 de dezembro de 1831". Assim começa o relato de Charles Darwin da histórica viagem de 5 anos do *Beagle* ao redor do mundo (Figura 6.4). Darwin, que mal completara 23 anos de idade, foi requisitado para acompanhar o capitão FitzRoy no *Beagle*, um pequeno navio de apenas 90 pés de comprimento (~27,4 m), que estava prestes a partir em uma longa viagem de prospecção pela América do Sul e oceano Pacífico (Figura 6.5). Foi o começo da viagem científica mais importante do século 19.

Durante a viagem (1831-1836), Darwin sofreu com os enjoos e a volúvel companhia do capitão FitzRoy, mas o vigor da juventude e sua experiência como naturalista o capacitaram bem para a tarefa. O *Beagle* fez várias paradas ao longo das costas da América do Sul e ilhas adjacentes. Darwin coletou extensivamente e escreveu muito sobre a flora e a fauna dessas regiões. Ele escavou inúmeros fósseis de animais há muito extintos e notou a semelhança entre os fósseis dos pampas da América do Sul e os já conhecidos da América do Norte. Nos Andes, encontrou conchas do mar encrustadas em rochas a 4.000 metros de altitude. Enfrentou um forte terremoto e presenciou enxurradas de montanha que desgastavam sem trégua a terra ao redor. Tais observações, somadas à leitura dos *Princípios de Geologia* de Lyell durante a viagem, reforçaram suas convicções de que forças naturais poderiam explicar as características geológicas da Terra.



Figura 6.4 A viagem de 5 anos do H.M.S. *Beagle*.



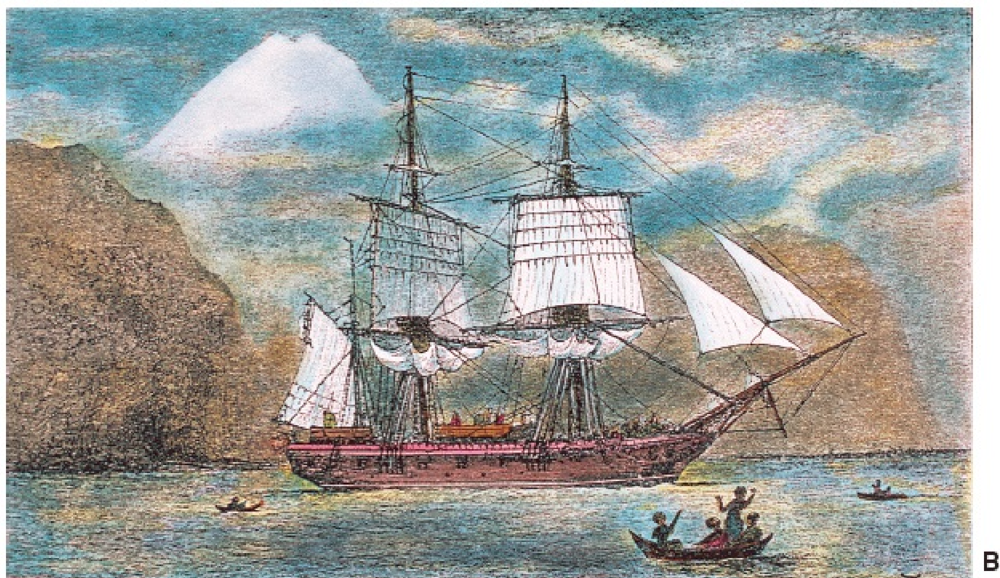


Figura 6.5 Charles Darwin e o H.M.S. *Beagle*. **A.** Darwin em 1840, 4 anos após o retorno do *Beagle* à Inglaterra e 1 ano após seu casamento com sua prima, Emma Wedgwood. **B.** O H.M.S. *Beagle* navega o Estreito de Beagle, Terra do Fogo, na extremidade meridional da América do Sul, em 1833. A aquarela é de autoria de Conrad Martens, um dos dois artistas oficiais da viagem do *Beagle*.

Em meados de setembro de 1835, o *Beagle* chegou às ilhas Galápagos, um arquipélago vulcânico que se espalha pelo equador terrestre, a 965 km a oeste do Equador (Figura 6.6). A fama das ilhas vem de seu isolamento oceânico e terreno vulcânico acidentado. Circundadas por correntes inconstantes e litoral de lava torcida, pontilhadas de arbustos esqueléticos torrados pelo sol equatorial, habitadas por répteis estranhos e por gente exilada pelo governo equatoriano, as ilhas tinham poucos admiradores entre os marinheiros. Em meados do século 17, eram conhecidas pelos espanhóis como “Las Islas Galápagos” – as ilhas das tartarugas. As tartarugas gigantes, usadas como alimento, primeiro pelos bucaneiros e mais tarde pelos baleeiros americanos e britânicos, caçadores de foca e navios de guerra, eram a principal atração das ilhas. As populações de tartaruga haviam sido muito exploradas já à época da visita de Darwin.



Figura 6.6 As ilhas Galápagos vistas da borda de um vulcão.

Durante a visita de 5 semanas do *Beagle* a Galápagos, Darwin documentou o caráter ímpar das plantas e animais de Galápagos, incluindo as tartarugas gigantes, iguanas marinhas, sinsonte de Galápagos e tentilhões. Darwin mais tarde descreveu esses estudos como “a origem de todas as minhas ideias”.

Darwin impressionou-se com o fato de que, embora Galápagos e Cabo Verde (onde o *Beagle* aportara anteriormente) possuíssem clima e topografia semelhantes, as plantas e animais de Galápagos se assemelhavam muito mais com as do continente sul-americano e eram completamente diferentes das formas africanas das ilhas de Cabo Verde. Cada ilha de Galápagos frequentemente continha uma única espécie aparentada às formas de outras ilhas do arquipélago. Em resumo, a vida em Galápagos deve ter se originado no continente sul-americano e, subsequentemente sofreu modificações nas várias condições ambientais das diferentes ilhas. Ele concluiu que as formas vivas não são um produto da criação divina e tampouco são imutáveis; são, na verdade, produtos de uma longa história de mudança evolutiva.

Em 2 de outubro de 1836, o *Beagle* retornou à Inglaterra, onde Darwin conduziu a maior parte de seu trabalho científico (Figura 6.7). A maior parte das extensas coleções de Darwin já haviam se antecipado a ele, assim como os cadernos e diários que manteve durante o cruzeiro. O diário de Darwin, publicado 3 anos após o retorno do *Beagle*, foi um sucesso instantâneo e houve duas impressões adicionais ainda durante o primeiro ano. Mais tarde, uma revisão desse diário por Darwin resultou em *A Viagem do Beagle*, um dos mais duradouros e populares relatos de viagem já publicados.

O principal produto da viagem de Darwin, sua teoria da evolução, continuou a se desenvolver por mais de 20 anos após o retorno do *Beagle*. Em 1838, ele leu, “a título de entretenimento”, um ensaio sobre populações por T. R. Malthus (1766-1834), que afirmara que populações de animais e plantas, incluindo populações humanas, tendem a crescer além da capacidade de suporte dos recursos ambientais. Darwin já começara a acumular informação sobre seleção artificial de animais domesticados. Fascinavam-no, sobretudo, as raças artificiais de pombos. Muitas dessas raças diferenciavam-se tão radicalmente entre si quanto à morfologia e ao comportamento, que seriam consideradas espécies diferentes, se encontradas na natureza, mas ainda assim haviam se originado de uma única espécie selvagem, o pombo-doméstico (*Columba livia*). Após ler o artigo de Malthus, Darwin percebeu que o processo de seleção na natureza, a “luta pela existência” causada pelo excesso demográfico, poderia ser uma força poderosa na evolução das espécies selvagens.



Figura 6.7 O estúdio de Darwin na Down House em Kent, Inglaterra, é mantido em estado muito semelhante ao que se encontrava na época em que Darwin escreveu *A Origem das Espécies*.

Darwin deixou essa ideia amadurecer em sua cabeça, escrevendo ensaios privados em 1842 e 1844. Finalmente, em 1856, ele começou a organizar seu grande volume de dados em um trabalho sobre a origem das espécies. Esperava escrever em quatro volumes, um livro muito grande, "tão perfeito quanto o puder fazer". Entretanto, seus planos seriam subitamente alterados.

Em 1858, ele recebeu um manuscrito de Alfred Russel Wallace (1823-1913), um naturalista inglês que trabalhava na Malásia, com quem regularmente se correspondia. Darwin ficou surpreso ao ver que, em poucas páginas, Wallace resumiu os pontos principais da teoria de seleção natural, na qual Darwin trabalhara por duas décadas. Em vez de atrasar o próprio manuscrito e assim favorecer Wallace, sua inclinação inicial, foi convencido por dois amigos próximos, o geólogo Lyell e o botânico Hooker, a publicar sua perspectiva em um breve ensaio que apareceria junto com o artigo de Wallace no *Journal of the Linnean Society*. Trechos de ambos os artigos foram lidos perante uma audiência indiferente em 1º de julho de 1858.

Durante o ano seguinte, Darwin trabalhou freneticamente, preparando um "resumo" dos quatro volumes que planejara. Esse livro foi publicado em novembro de 1859, com o título *A Origem das Espécies Através da Seleção Natural, ou a Preservação das Raças Favorecidas na Luta pela Vida*. As 1.250 cópias da primeira impressão esgotaram-se no primeiro dia! Esse livro gerou instantaneamente uma comoção que jamais se abateu. As ideias de Darwin trouxeram consequências extraordinárias para as crenças científicas e religiosas, e estão entre os maiores feitos intelectuais de todos os tempos.

"Sempre que descubro que errei, ou que meu trabalho foi imperfeito, e quando fui duramente criticado, e mesmo quando fui indevidamente elogiado, o que também me mortificou, tem sido meu maior conforto dizer a mim mesmo centenas de vezes que 'trabalhei com tanto afinco e da melhor forma que pude, e nenhum homem pode fazer mais do que isso'." *Charles Darwin, em sua autobiografia, 1876*

Uma vez que a publicação de *A Origem das Espécies* eliminou as reticências de Darwin, seu pensamento evolutivo entrou em um período extraordinariamente produtivo durante os 23 anos seguintes, nos quais produziu 5 revisões de *A Origem das Espécies* e uma dúzia de novos livros. Ele manteve o intercâmbio científico com Wallace, que documentou cuidadosamente a distribuição geográfica de espécies de plantas e animais, fundando assim o campo da biogeografia histórica (Capítulo 37). Darwin faleceu em 19 de abril de 1882 e foi enterrado na abadia de Westminster. O pequeno *Beagle* já havia desaparecido, tendo sido aposentado em 1870 e, mais tarde, vendido como ferro velho.

TEORIA EVOLUTIVA DARWINIANA | A EVIDÊNCIA

A mudança contínua

A principal premissa subjacente à evolução darwiniana é a de que o mundo dos seres vivos não está em ciclagem constante ou perpétua, mas em permanente modificação e com continuidade hereditária desde o passado até o presente. As mudanças contínuas na forma e na diversidade animal, através de seus 600 a 700 milhões de anos de existência, são documentadas de maneira mais evidente pelo registro fóssil. Um **fóssil** é um remanescente da vida passada descoberto na crosta terrestre

(Figura 6.8). Alguns fósseis são remanescentes completos (insetos em âmbar e mamutes), partes rígidas (dentes e ossos), ou partes esqueléticas petrificadas infiltradas com sílica ou outros minerais (ostracodermes e moluscos). Outros fósseis incluem moldes, impressões e excrementos (coprólitos). Além de documentar a evolução dos organismos, os fósseis revelam transformações profundas no ambiente terrestre, incluindo grandes mudanças na distribuição das terras e dos mares. Como muitos organismos não deixaram fósseis, um registro completo do passado estará para sempre além do nosso alcance; ainda assim, a descoberta de novos fósseis e a reinterpretação de fósseis conhecidos aumentam nosso conhecimento de como a forma e a diversidade dos animais mudou no tempo geológico.

Restos fossilizados podem, em raras ocasiões, incluir tecido tão bem preservado que organelas celulares podem ser identificadas através de microscopia eletrônica! Insetos são frequentemente encontrados envoltos em âmbar, que nada mais é que a resina fossilizada de árvores. O estudo de uma mosca aprisionada em âmbar de 40 milhões de anos revelou estruturas que correspondem a fibras musculares, núcleos, ribossomos, gotículas de lipídio, retículos endoplasmáticos e mitocôndrias (Figura 6.8D). A causa provável desses casos de mumificação extraordinária é a difusão de compostos químicos da seiva das plantas, que embalsamaram o tecido dos insetos.

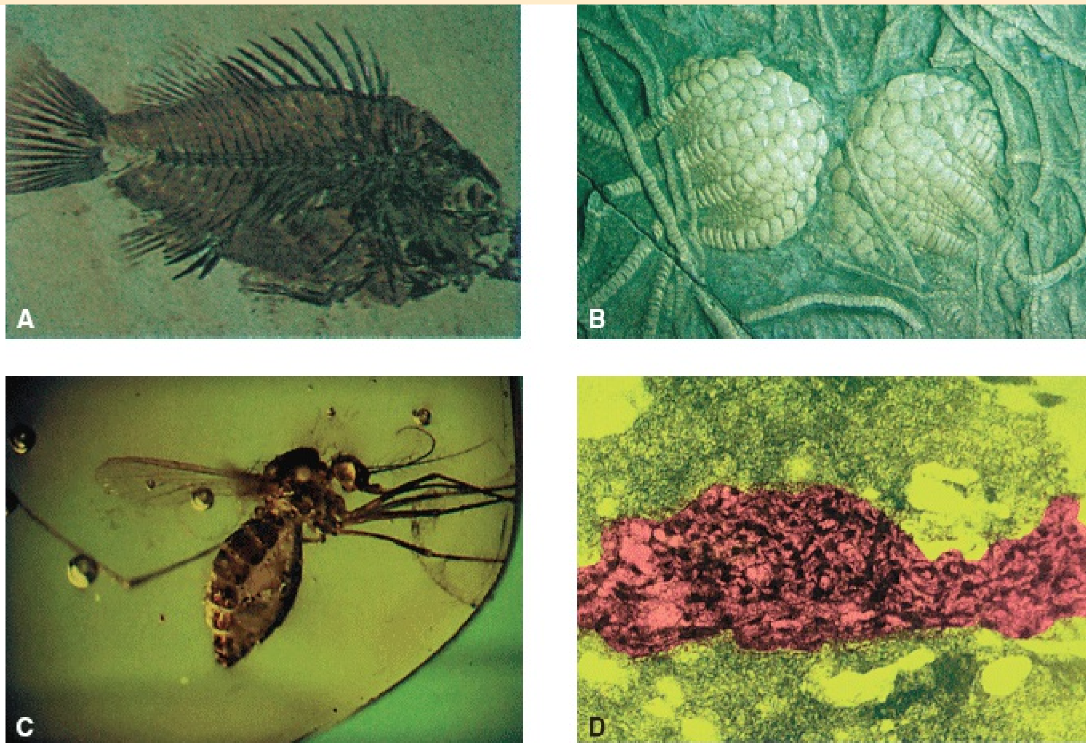


Figura 6.8 Quatro exemplos de material fóssil. **A.** Fóssil de peixe das rochas da Formação Rio Verde, Wyoming, EUA. Esses peixes nadavam aqui durante a época do Eoceno, período Terciário, há aproximadamente 55 milhões de anos. **B.** Crinoides pedunculados (classe Crinóidea, Capítulo 22) de rochas Cretáceas de 85 milhões de anos de idade. O registro fóssil desses equinodermos mostra que atingiram seu ápice milhões de anos antes e, então, deram início a seu lento declínio em direção ao presente. **C.** O fóssil de um inseto que foi aprisionado pela resina de uma árvore há 40 milhões de anos e que desde então se solidificou, formando âmbar. **D.** Micrografia eletrônica do tecido de mosca fossilizada como mostrada em **C**; o núcleo da célula está corado em vermelho.

Interpretando o registro fóssil

O registro fóssil é tendencioso porque a preservação é seletiva. As partes esqueléticas de vertebrados e invertebrados com conchas e outras estruturas rígidas são normalmente as mais bem preservadas (Figura 6.8). Animais de corpo mole, como as águas-vivas e a maior parte dos vermes, só fossilizam-se sob circunstâncias incomuns, como as encontradas em Burgess Shale,* na Colúmbia Britânica (Figura 6.9). Condições excepcionais para a fossilização produziram os depósitos fósseis Pré-cambrianos do sul da Austrália, os poços de piche do Rancho La Brea (Parque Hancock em Los Angeles, EUA), os grandes depósitos de dinossauros (Alberta, Canadá e Jensen, Utah, EUA; Figura 6.10) e os depósitos fósseis das províncias chinesas de Yunnan e Lianoning.

Os fósseis formam-se em camadas estratificadas, com novos acúmulos formando-se em cima de depósitos mais antigos.

Se essas camadas permanecem não perturbadas, o que é raro, as idades dos fósseis em uma sequência preservada são diretamente proporcionais à profundidade em que foram encontrados. As particularidades dos fósseis normalmente servem para identificar camadas específicas. Alguns fósseis de invertebrados marinhos amplamente distribuídos, incluindo diversos foraminíferos (Capítulo 11) e equinodermos (Capítulo 22), são tão correlacionados com certos períodos geológicos que são chamados de fósseis "índices" ou "guias". Infelizmente, essas camadas são normalmente oblíquas ou apresentam falhas (fissuras). Depósitos antigos expostos pela erosão podem vir a ser cobertos por outros depósitos, formando um novo plano de deposição. Quando expostas a pressões ou temperaturas extremas, as rochas sedimentares estratificadas transformam-se em quartzo cristalino, ardósia ou mármore, o que leva à destruição dos fósseis.

A Figura 6.11 mostra a estratigrafia de dois grandes grupos de antílopes africanos e sua interpretação evolutiva. As espécies desse grupo são identificadas pelos tamanhos e formatos característicos dos chifres, que formam muito do registro fóssil desse grupo. As linhas sólidas verticais na Figura 6.11 correspondem às distribuições temporais das espécies determinadas pela presença de seus chifres característicos no estrato rochoso de várias idades. As linhas vermelhas denotam os registros fósseis de espécies vivas, e as linhas cinza denotam os registros fósseis de espécies extintas. As linhas cinza pontilhadas mostram as relações inferidas entre as espécies vivas e as espécies fósseis, com base em suas características estruturais homólogas compartilhadas.

Tempo geológico

Muito antes de a idade da Terra ser conhecida, os geólogos dividiam a sua história em uma tabela de eventos sucessivos que seguem a ordenação das camadas de rochas sedimentares. A "lei da estratigrafia" resulta em datação relativa, com as camadas mais antigas no fundo e as mais novas no topo da sequência. O tempo geológico foi dividido em éons, eras, períodos e épocas, esquematizados na contracapa deste livro. A duração do tempo no último éon (Fanerozoico) é expressa em eras (p. ex., a Cenozoica), períodos (p. ex., o Terciário), épocas (p. ex., o Paleoceno) e algumas vezes em subdivisões das épocas.

No fim da década de 1940, foram desenvolvidos métodos de datação radiométrica para determinar a idade absoluta em anos das formações rochosas. Vários métodos independentes são correntemente utilizados, todos baseados no decaimento radioativo de elementos naturais em outros elementos. Esses "relógios radioativos" independem de mudanças de pressão e temperatura e, portanto, não são afetados pelas violentas atividades tectônicas.



B

Amiskwia, pertence a um filo extinto

Odontogriphus, pertence a um filo extinto

Eldonia, possível equinodermo

Pikaia, cordado primitivo

Anomalocaris canadensis, pertence a um filo extinto

Aysheaia, um onicóforo

Halichondrites, uma esponja

Xianguangia, um animal semelhante a uma anêmona

Opabinia, pertence a um filo extinto

Yohoia, um artrópode singular

Sidneyia, um artrópode singular

Canadia, uma poliqueta

Marrela splendens, um artrópode singular

Wiwaxia, pertence a um filo extinto

Ottoia, um priápulo

Dinomischus, pertence a um filo extinto

Hallucigenia, pertence a um filo extinto

Figura 6.9 A. Trilobitas fósseis visíveis nas minas do depósito de Burgess Shale, Colúmbia Britânica, Canadá. **B.**

Animais do período Cambriano, de aproximadamente 505 milhões de anos atrás, reconstruídos a partir de fósseis preservados no depósito de Burgess Shale da Colúmbia Britânica, Canadá. Os principais planos de organização morfológica que apareceram abruptamente nessa época estabeleceram os arquétipos dos animais que hoje nos são familiares.



Figura 6.10 Um esqueleto de dinossauro parcialmente escavado de uma rocha no Parque Provincial dos Dinossauros, Alberta, Canadá.

Um método, a datação por potássio-argônio, usa o decaimento de potássio-40 (^{40}K) em argônio-40 (^{40}Ar) (12%) e cálcio-40 (^{40}Ca) (88%). A meia-vida do potássio-40 é de 1,3 bilhão de anos; metade dos átomos originais decai em 1,3 bilhão de anos e metade dos remanescentes desaparecerão no fim dos próximos 1,3 bilhão de anos. Esse decaimento continua até que todos os átomos radioativos de potássio-40 tenham se extinguido. Para se medir a idade das rochas, calcula-se a razão entre os átomos de potássio-40 remanescentes em relação ao número de átomos originalmente presentes (os átomos remanescentes de potássio-40 mais o argônio-40 e o cálcio-40 em que os outros átomos de potássio-40 decaíram). Vários desses isótopos existem para datação, alguns para datar a idade da própria Terra. Um dos relógios radioativos mais úteis é baseado no decaimento de urânio em chumbo. Com esse método, rochas de mais de 2 bilhões de anos podem ser datadas com erro provável menor que 1%.

O registro fóssil de organismos macroscópicos começa nos primórdios do período Cambriano da Era Paleozoica, há aproximadamente 542 milhões de anos. O estágio geológico antes do Cambriano é chamado de Era Pré-cambriana ou Éon Proterozoico. Embora a Era Pré-cambriana tenha ocupado 85% de todo o tempo geológico, tem recebido muito menos atenção que as eras posteriores, em parte porque o petróleo, que provê muito do incentivo comercial para a maior parte dos estudos geológicos, raramente existe nas formações pré-cambrianas. A Era Pré-cambriana contém fósseis bem preservados de bactérias e algas e moldes de águas-vivas, de espículas de esponjas, de corais moles, de platelmintos segmentados e de trilhas de vermes. A maior parte desses fósseis, mas não todos, são microscópicos.

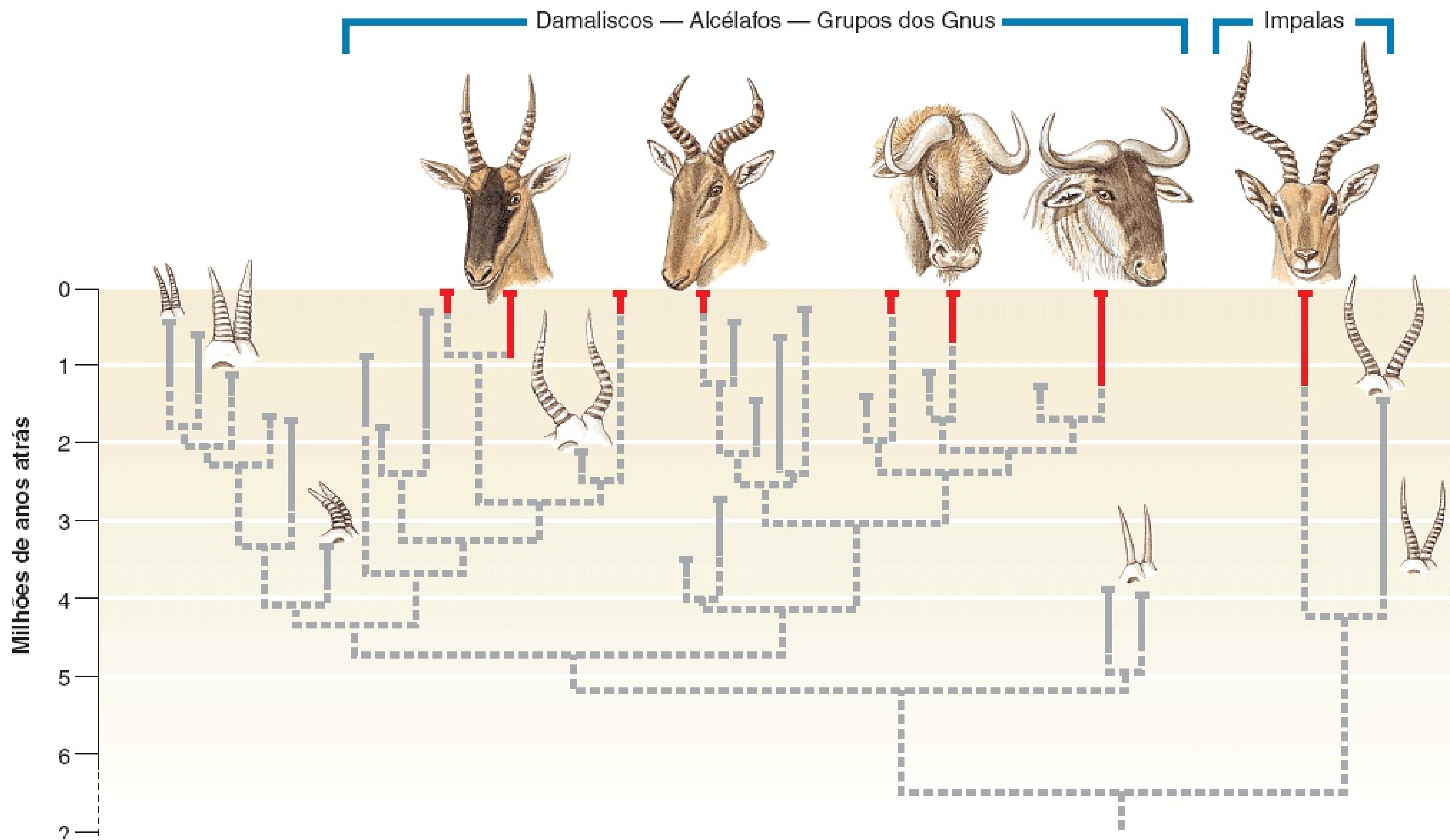


Figura 6.11 Registro estratigráfico e relações evolutivas inferidas para as subfamílias de antílopes africanos Alcelaphinae (damaliscos, alcélafos, gnus) e os Aepycerotinae (impalas). As espécies nesse grupo são identificadas pelos tamanhos e formas característicos dos chifres encontrados em estratos rochosos de várias idades. As linhas verticais sólidas mostram a distribuição temporal das espécies no estrato rochoso, cujas idades são mostradas na escala do lado esquerdo da figura. As linhas vermelhas mostram as distribuições temporais das espécies vivas, e as linhas cinza mostram a distribuição temporal das espécies extintas. As linhas cinza pontilhadas mostram as relações inferidas entre as espécies com base nos atributos estruturais homólogos compartilhados. A constância relativa da estrutura dos chifres nas espécies ao longo do tempo geológico é consistente com a teoria do equilíbrio pontuado (adiante). Este registro fóssil mostra que as taxas de especiação e extinção são maiores nos antílopes Alcelaphinae do que nos impalas.

Tendências evolutivas

O registro fóssil permite-nos visualizar mudanças evolutivas através de grandes intervalos de tempo. Espécies originam-se e extinguem-se através da história geológica documentada pelo registro fóssil. Espécies animais tipicamente sobrevivem de 1 a 10 milhões de anos, embora suas durações sejam altamente variáveis. Quando estudamos os padrões de substituição de espécies ou dos táxons através dos tempos, verificamos a existência de tendências. As tendências são mudanças direcionais em atributos característicos ou em padrões de diversidade em um grupo de organismos. Tendências em fósseis demonstram o princípio de Darwin da mudança perpétua.

> Nossa utilização da expressão "tendência evolutiva" não implica que as formas mais recentes sejam superiores às mais antigas, ou que as mudanças representem progresso na adaptação ou complexidade do organismo. Embora Darwin tenha predito que tais tendências evidenciariam adaptação progressiva, muitos paleontólogos contemporâneos consideram a adaptação progressiva rara entre as tendências evolutivas. As tendências observadas na evolução dos cavalos não significam que os cavalos modernos sejam superiores num sentido geral aos seus ancestrais do Eoceno.

Uma tendência evolutiva bem estudada é a evolução dos cavalos da época do Eoceno até o presente. O exame retrospectivo do Eoceno mostra vários gêneros e espécies diferentes de cavalos que se substituem ao longo do tempo (Figura 6.12). George Gaylord Simpson (Capítulo 10) mostrou que essa tendência é compatível com a teoria evolutiva darwiniana. Os

três atributos que mostram as tendências mais evidentes na evolução dos cavalos são o tamanho corpóreo, estrutura das patas e dos dentes. Comparados aos cavalos modernos, os gêneros extintos eram menores, seus dentes apresentavam uma superfície de mastigação relativamente pequena e suas patas tinham um número relativamente grande de dedos (quatro). Através das épocas subsequentes, Oligoceno, Mioceno, Plioceno e Pleistoceno, novos gêneros surgiram e extinguiram-se gêneros antigos. Em todos os casos, houve um aumento do tamanho do corpo, a expansão da superfície de mastigação e a redução do número de dedos. À medida que o número de dedos diminuía, o dígito central tornava-se progressivamente mais proeminente até que apenas esse dígito fosse mantido.

O registro fóssil mostra não apenas um saldo positivo de mudanças nas características dos cavalos, mas também variação nos números de diferentes gêneros de cavalos (e número de espécies) ao longo do tempo. Os muitos gêneros de cavalos de épocas passadas extinguiram-se, deixando apenas um único sobrevivente, *Equus*. As tendências evolutivas na diversidade são observadas em fósseis de diversos grupos animais (Figura 6.13).

As tendências na diversidade fóssil ao longo das eras são produzidas por taxas diferenciais de formação de espécies *versus* a de extinção de espécies. Por que algumas linhagens originam um número grande de novas espécies enquanto outras geram relativamente poucas espécies? Por que diferentes linhagens sofrem taxas de extinção mais altas ou mais baixas (de espécies, gêneros ou famílias taxonômicas) através do tempo evolutivo? Para responder a essas questões, temos que nos valer das quatro outras teorias de evolução de Darwin. Independentemente de como responder a essas questões, contudo, as tendências observadas em diversidade animal ilustram claramente o princípio de mudança contínua de Darwin. Como as quatro teorias darwinianas remanescentes também dependem da ideia de mudança contínua, as evidências em favor dessas teorias fortalecem a teoria de mudança contínua de Darwin.

Descendência comum

Darwin propôs que todas as plantas e animais descendem de uma forma ancestral. A história da vida pode ser representada por uma árvore ramificada, chamada de **filogenia**. Evolucionistas pré-darwinianos, incluindo Lamarck, defenderam que os seres vivos têm múltiplas origens independentes, cada uma originando linhagens que mudaram através dos tempos sem ramificação significativa. Como todas as boas teorias científicas, a descendência comum faz várias predições importantes que podem ser testadas e potencialmente utilizadas em sua própria rejeição. De acordo com essa teoria, devemos ser capazes de rastrear as genealogias de todas as espécies modernas, até convergirem nas linhagens ancestrais de todas as espécies, tanto as vivas quanto as extintas.

Devemos ser capazes de continuar esse processo, andando para trás no tempo evolutivo, até atingirmos o ancestral primordial de toda a vida na Terra. Todas as formas de vida, incluindo muitas formas extintas que representam ramos mortos, conectam-se a esta árvore da vida em algum ponto. Embora reconstruir a história da vida desse modo possa parecer praticamente impossível, estudos filogenéticos têm sido extraordinariamente bem-sucedidos. Como é possível executar uma tarefa tão difícil?

Homologia e reconstrução filogenética

Darwin reconheceu a maior fonte de evidência para a descendência comum no conceito de **homologia**. Um contemporâneo de Darwin, Richard Owen (1804-1892), usou o termo para descrever “o mesmo órgão, em organismos diferentes, sujeito a toda variação de forma e função”. Um exemplo clássico de homologia é o esqueleto dos membros dos vertebrados. Os ossos dos membros dos vertebrados mantêm estruturas e padrões de conexão característicos apesar de modificados para diferentes funções (Figura 6.14). De acordo com a teoria darwiniana de descendência comum, as estruturas que chamamos de homólogas representam características herdadas com alguma modificação de um atributo correspondente em um ancestral comum.

Darwin dedicou um livro inteiro, *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo*, à ideia de que os seres humanos descendem dos mesmos ancestrais de grandes macacos e outros animais. Essa ideia era considerada repulsiva por muitos vitorianos, que a ela responderam com indignação (Figura 6.15). Darwin construiu sua tese principalmente com base em comparações anatômicas que revelaram homologia entre os seres humanos e outros primatas. Para Darwin, a única explicação plausível para a grande semelhança entre macacos e seres humanos só poderia ser explicada pela descendência comum.

Ao longo da história de todas as formas de vida, os processos evolutivos geraram novas características que foram

herdadas por gerações subsequentes. Cada vez que um novo atributo surge em uma linhagem evolutiva, presenciamos a origem de uma nova homologia. Essa homologia é transmitida a todas as linhagens descendentes, a não ser que seja subsequentemente perdida. O padrão formado pelo compartilhamento de homologia entre as espécies provê a evidência para descendência comum e nos permite reconstruir as bifurcações da história evolutiva da vida.

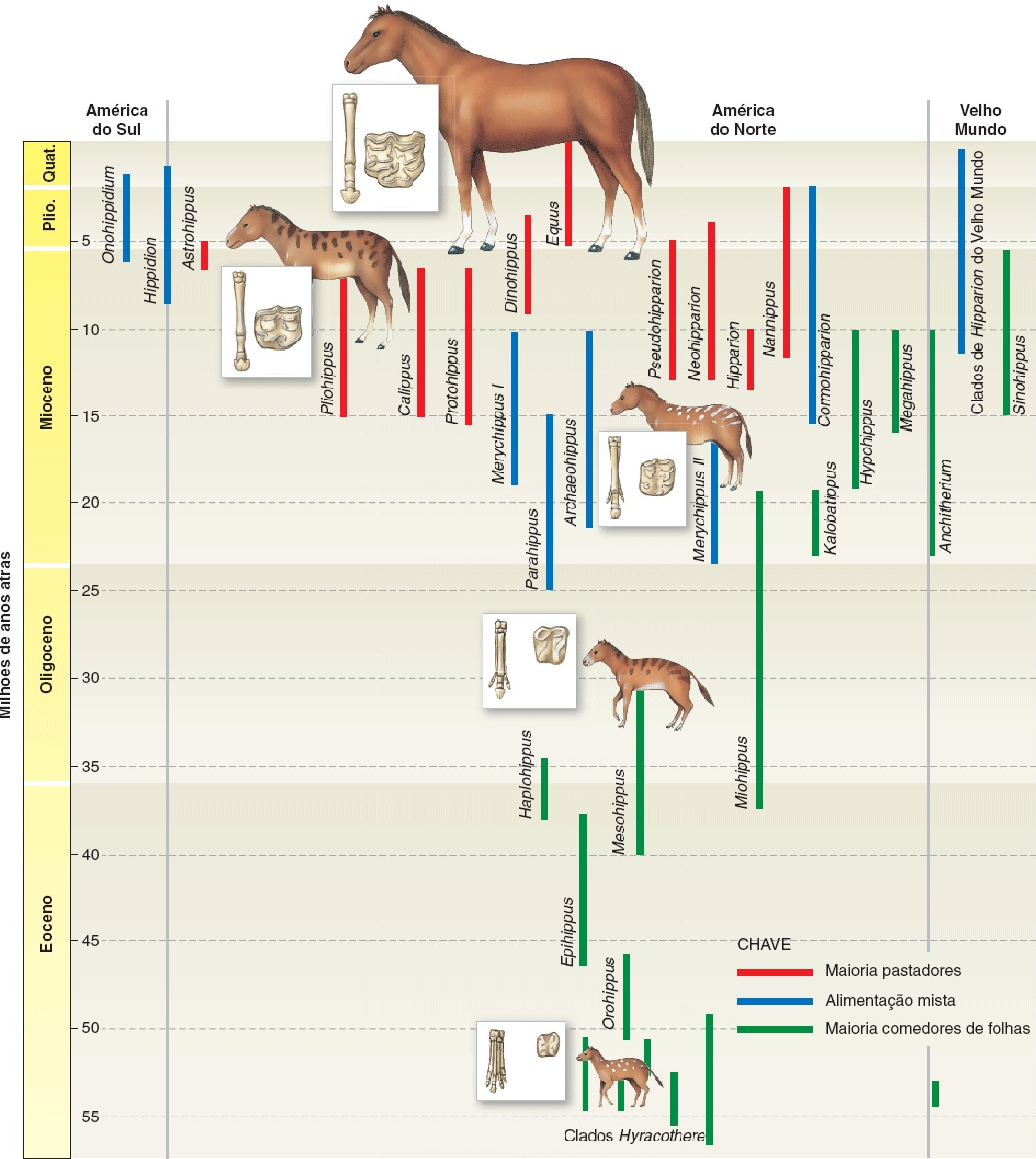


Figura 6.12 Estratigrafia de gêneros de cavalos do Eoceno ao presente. A tendência evolutiva de aumento do tamanho, da ornamentação dos molares e a perda de dedos são mostradas conjuntamente por barras que

representam a duração temporal e a localização continental dos gêneros.

Hexactinellida Demospongiae Calcarea Sclerospongiae Hydrozoa Scyphozoa Anthozoa Nemertea Polyplacophora Monoplacophora Gastropoda Scaphopoda Bivalvia Cephalopoda Sipuncula Echiura

Polychaeta Pycnogonida Trilobita Ostracoda Copepoda Cirripedia Malacostraca Echinoidea Stelleroidea Holothuroidea Crinoidea Agnatha Placodermi Chondrichthyes Osteichthyes Reptilia Mammalia

Tempo C M P PC

Escala: 10 Famílias

Figura 6.13 Perfis de diversidade de famílias taxonômicas de diferentes grupos animais do registro fóssil. A escala denota as eras Pré-Cambriana (PC), Paleozoica (P), Mesozoica (M) e Cenozoica (C). O número relativo de famílias é indicado pela largura do perfil.

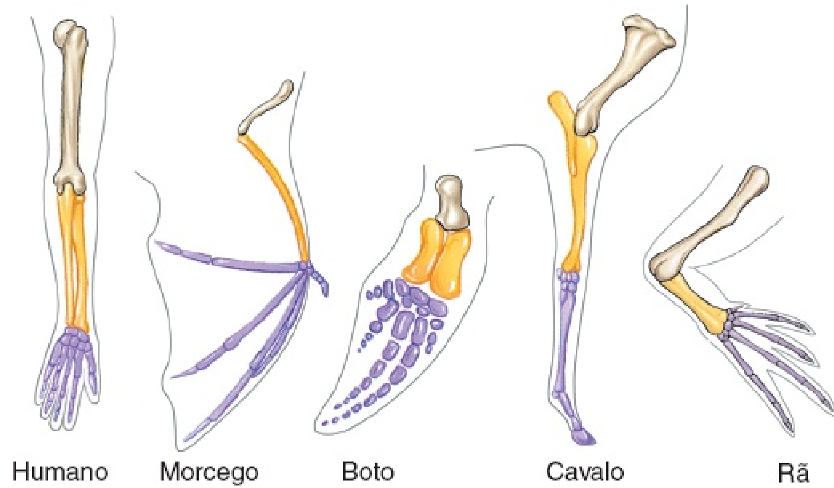


Figura 6.14 Membros anteriores de cinco vertebrados mostram homologias esqueléticas: *marrom*, úmero; *laranja*, rádio e ulna; *roxo*, "mão" (carpos, metacarpos e falanges). As claras homologias dos ossos e dos padrões de conexão são evidentes apesar das modificações evolutivas para diferentes funções.



Figura 6.15 Esse anúncio de 1873 do Óleo para Gargarejo Merchant ridiculariza a teoria de Darwin da descendência comum de seres humanos e macacos, que teve pouca aceitação pelo público em geral durante a vida de Darwin.

O poder de uma teoria

A teoria darwiniana de descendência comum ilustra a importância científica das teorias gerais, que fornecem explicações unificadas para diversos tipos de dados. Darwin propôs sua teoria de descendência com modificação de todas as formas vivas porque ela explica padrões de similaridade e dissimilaridade entre as estruturas anatômicas e organização celular dos organismos.

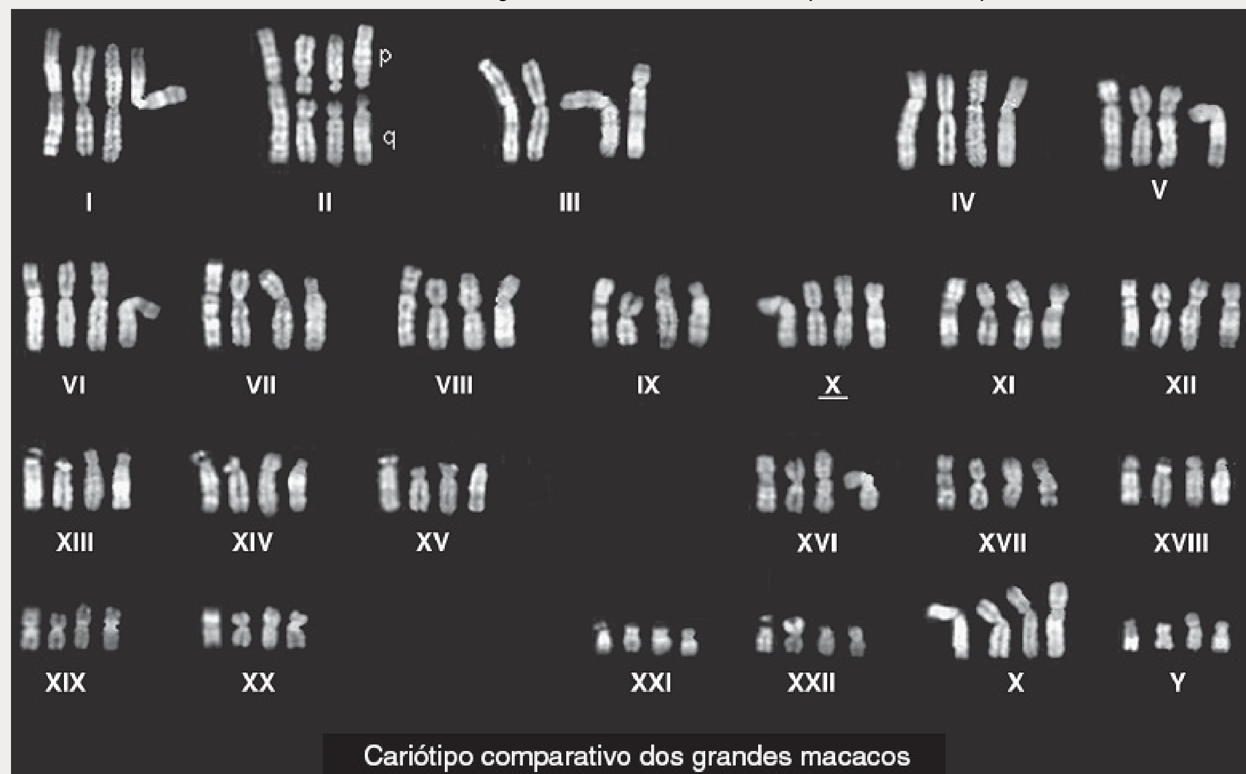
As similaridades anatômicas entre os seres humanos e os grandes macacos* levaram Darwin a propor que esses organismos compartilham uma ancestralidade comum mais recente uns com os outros, do que com qualquer outra espécie. Darwin ignorava o fato de que sua teoria, 1 século mais tarde, proveria a explicação primária para a ocorrência de similaridades e dissimilaridades entre as espécies nas estruturas de seus cromossomos, sequências de aminoácidos em proteínas homólogas e sequências de bases no DNA genômico homólogo.

A figura a seguir é uma fotografia de um conjunto haploide de cromossomos de cada uma das espécies de hominídeos: humanos (*Homo sapiens*), bonobo (o chimpanzé-pigmeu, *Pan paniscus*), gorila (*Gorilla gorilla*) e orangotangos (*Pongo pygmaeus*). Cada cromossomo no genoma humano tem um correspondente com estrutura e conteúdo genético semelhantes aos dos genomas das outras espécies dos grandes macacos. A diferença mais óbvia entre os cromossomos de humanos e macacos é que o segundo grande cromossomo do genoma nuclear humano foi evolutivamente formado pela fusão de dois cromossomos menores, característicos do genoma dos grandes macacos. O estudo detalhado dos cromossomos humanos e de outros macacos mostram correspondência notável entre seus conteúdos gênicos e organização. Os cromossomos dos macacos têm maior semelhança entre si do que com os cromossomos de quaisquer outros animais.

De forma semelhante, a comparação entre sequências de DNA e proteínas dos grandes macacos confirma sua proximidade de parentesco com humanos, e as duas espécies existentes de chimpanzé, por sua vez, apresentam maior grau de parentesco entre si do que com quaisquer outros macacos. As sequências de DNA

dos genomas nuclear e mitocondrial sustentam de forma independente as relações estreitas entre as espécies de macacos e especialmente o agrupamento de humanos e chimpanzés como parentes próximos. Trechos homólogos de DNA em humanos e chimpanzés são 99% similares em suas sequências de bases.

Os estudos de variação na estrutura dos cromossomos, sequências de DNA mitocondrial e nuclear proporcionam múltiplos conjuntos de dados independentes, cada qual com o potencial de rejeitar a teoria de descendência comum de Darwin. A teoria de Darwin seria rejeitada, por exemplo, se as estruturas dos cromossomos e sequências de DNA dos grandes macacos não apresentassem maior similaridade entre si do que com os cromossomos e sequências de outros animais. Os dados, no caso que discutimos, corroboram em vez de rejeitar as predições da teoria de Darwin. A capacidade da teoria de Darwin da descendência comum em fazer predições precisas de similaridade genética entre estas e outras espécies, e de ter suas predições confirmadas por numerosos estudos empíricos, evidencia seu grande poder. À medida que novos tipos de dados biológicos tornaram-se disponíveis, o escopo e a força da teoria de descendência comum de Darwin têm aumentado enormemente. Realmente, nada em biologia faz sentido na ausência dessa poderosa teoria explicativa.



O genoma haploide humano contém 22 autossomos (I – XXII) e um cromossomo sexual (X ou Y). O cromossomo humano é mostrado na figura como o primeiro de cada grupo de quatro, seguido pelos cromossomos correspondentes de bonobo, gorila e orangotango, nessa ordem. Note que a cromatina do cromossomo humano II corresponde às cromatinas de dois cromossomos menores (marcados com p e q) nos outros grandes macacos.

Ilustramos tal evidência usando uma árvore filogenética para um grupo de grandes aves ratitas (Figura 6.16). Uma nova homologia esquelética surge em cada uma das linhagens representadas (descrições de homologias específicas não estão incluídas por serem muito técnicas). Os diferentes grupos de espécies localizados nos terminais dos ramos contêm combinações diferentes dessas homologias, as quais refletem a sua ancestralidade. Por exemplo, avestruzes apresentam as homologias de 1 a 5 e 8, enquanto quivis apresentam as homologias 1, 2, 13 e 15. Os ramos da árvore organizam essas espécies em uma **hierarquia aninhada** de grupos dentro de grupos (ver Capítulo 10). Grupos menores (espécies agrupadas próximas aos ramos terminais) estão contidos em grupos maiores (espécies agrupadas nos ramos basais, incluindo o tronco da árvore). Se eliminarmos a estrutura da árvore, mas mantivermos os padrões de homologia observados nas espécies vivas, podemos reconstruir a estrutura ramificada de toda a árvore. Os evolucionistas testam a teoria de descendência comum por meio da observação de padrões de homologia encontrados em todos os organismos. O padrão formado por todas as homologias tomadas em conjunto deve especificar uma única ramificação, que represente a genealogia evolutiva de todos os organismos vivos.

A estrutura em árvore inferida da análise das estruturas esqueléticas de aves que não voam pode ser testada por dados reunidos independentemente a partir das informações da sequência de DNA (ver Capítulo 10). A filogenia de aves que não

voam inferida dos dados da sequência de DNA não se conforma totalmente com aquela inferida das estruturas esqueléticas (Figura 6.16); se optarmos pela hipótese que favorece os dados da sequência de DNA, devemos então considerar que algumas das estruturas esqueléticas ocorrem várias vezes ou foram perdidas em algumas linhagens como mostrado na Figura 6.16B. O conflito entre as hipóteses filogenéticas derivado das estruturas esqueléticas e das sequências de DNA requer que os sistematas examinem seus caracteres e análises filogenéticas para fontes de erro ao inferir as relações filogenéticas detalhadas entre essas espécies. Todos os dados filogenéticos embasam a hipótese de que essas aves que não voam possuem um parentesco mais próximo umas com as outras do que com qualquer outra espécie viva.

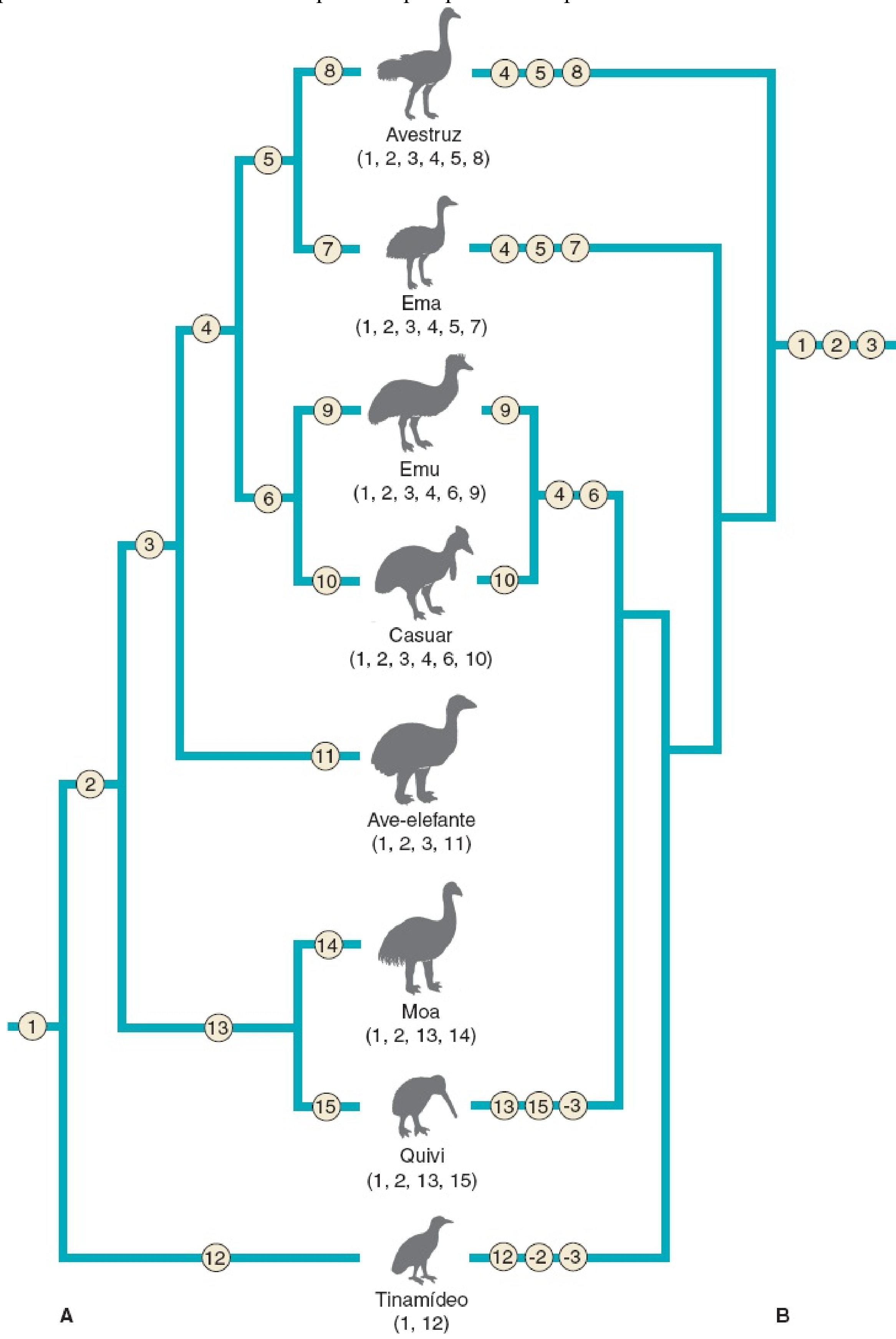


Figura 6.16 A. O padrão filogenético especificado por 15 estruturas homólogas dos esqueletos de um grupo de

aves ratitas. As características homólogas foram numeradas de 1 a 15 e estão assinaladas tanto nos ramos da árvore da qual surgiram quanto nas aves que as apresentam. Se você fosse eliminar a estrutura da árvore, seria capaz de reconstruí-la sem erro a partir das distribuições dos atributos homólogos representados para as aves nos ramos terminais. **B.** Uma análise dos dados moleculares sugere um padrão diferente para as relações entre as aves ratitas vivas (com a exceção das moas e aves-elefantes). Se a análise molecular estiver correta, então a evolução dos caracteres esqueléticos 2, 3, 4 e 5 deve ser reinterpretada. Na interpretação apresentada, o caráter 2 foi perdido nos tinamídeos (–2), e o caráter 3 foi perdido tanto nos quivis quanto nos tinamídeos (–3). O caráter 4 surgiu independentemente em avestruzes, emas e no ancestral comum dos casuares e emus. O caráter 5 origina-se separadamente em avestruzes e emas. Múltiplas origens e perdas complicam a análise filogenética, como explicado no Capítulo 10.

A estrutura hierárquica aninhada ditada pelas homologias é tão ubíqua entre os seres vivos que forma a base da classificação sistemática de todas as formas de vida (gêneros agrupados em famílias, famílias agrupadas em ordens e outras categorias). O padrão é tão evidente que essa classificação hierárquica precede a teoria de Darwin, mas ela não foi explicada cientificamente antes de Darwin. Uma vez que a ideia de descendência comum foi aceita, os biólogos começaram a investigar as homologias estruturais, moleculares e cromossômicas dos grupos animais. Em conjunto, os padrões hierárquicos aninhados revelados por tais estudos já nos permitiram reconstruir árvores evolutivas de muitos grupos e continuar a investigar outros. O uso da teoria de descendência comum de Darwin na reconstrução da história evolutiva da vida e na classificação dos animais será abordado no Capítulo 10.

Note que as hipóteses evolutivas primitivas de que a vida surgiu diversas vezes, formando linhagens não ramificadas, preveem uma sequência linear de evolução, desprovida da hierarquia aninhada de homologias entre as espécies. Já que observamos essa hierarquia aninhada nos seres vivos, essas hipóteses foram rejeitadas. Note também como o argumento criacionista conhecido como projeto inteligente não é uma hipótese científica, não nos proporciona nenhuma previsão testável a respeito de qualquer padrão de homologia e, portanto, não satisfaz os critérios de uma teoria científica para a diversidade animal.

Os caracteres de diferentes organismos que desempenham funções similares não são necessariamente homólogos. As asas de morcegos e aves, embora homólogas como os membros anteriores dos vertebrados, não são homólogas como asas. O ancestral comum mais recente dos morcegos e das aves tinha membros anteriores, mais estes não eram em forma de asas. As asas dos morcegos e aves evoluíram independentemente e apresentam similaridades apenas superficiais em suas estruturas de voo. As asas dos morcegos são formadas por pele esticada sobre dedos alongados, enquanto as asas das aves são formadas por penas afixadas ao longo dos membros anteriores. Essa funcionalidade semelhante, porém de estruturas não homólogas, é geralmente chamada de análoga.

Ontogenia, filogenia e recapitulação

A **ontogenia** é a história do desenvolvimento de um organismo ao longo de toda a sua vida, desde sua origem de um ovo fertilizado ou broto, e por toda a sua vida adulta até a morte. Os atributos embriológicos primitivos e aqueles relacionados com o desenvolvimento contribuem muito para nosso entendimento de homologia e descendência comum. Os estudos comparativos da ontogenia mostram como a modificação evolutiva da cronologia do desenvolvimento gera novas características, promovendo divergência evolutiva entre as linhagens.

O zoólogo alemão Ernst Haeckel, contemporâneo de Darwin, propôs que cada estágio sucessivo no desenvolvimento do indivíduo representa uma das formas adultas que apareceram em sua história evolutiva. O embrião humano, com fendas faríngeas formadas por sulcos no pescoço, corresponde, por exemplo, ao aparecimento das brânquias em nossos ancestrais que se assemelhavam a peixes. Baseando-se em observações semelhantes, Haeckel formulou uma generalização: *a ontogenia (desenvolvimento do indivíduo) recapitula (repete) a filogenia (descendência evolutiva)*. Essa ideia tornou-se mais tarde conhecida simplesmente por **recapitulação** ou a **lei biogenética**. Haeckel baseou essa lei biogenética na premissa falaciosa de que a mudança evolutiva ocorre principalmente pela adição sucessiva de novas características ao final de uma ontogenia ancestral imutável, concomitante à condensação dessa ontogenia ancestral nos estágios iniciais do desenvolvimento. Essa noção se baseou no conceito de Lamarck da herança dos caracteres adquiridos (ver anteriormente).

K. E. von Baer, um embriologista do século 19, propôs uma explicação mais satisfatória para a correspondência entre filogenia e ontogenia. Ele argumentou que as características iniciais do desenvolvimento eram simplesmente mais amplamente difundidas entre os grupos diferentes de animais do que as características tardias. A Figura 6.17 mostra, por exemplo, as similaridades embriológicas iniciais de organismos cujas formas adultas são muito diferentes (ver Figura 8.22, no Capítulo 8). Os adultos de animais com ontogenias simples e breves frequentemente lembram os estágios juvenis de animais que apresentam ontogenias mais elaboradas, mas os embriões dos descendentes não necessariamente assemelham-se aos adultos de seus ancestrais. Entretanto, mesmo os estágios iniciais de desenvolvimento estão sujeitos à divergência evolutiva entre as linhagens, e o padrão não é tão estável quanto o proposto por von Baer.

Conhecemos agora muitos paralelos entre a ontogenia e a filogenia, mas os atributos de uma ontogenia ancestral podem ser deslocados para um estado mais inicial ou tardio nas ontogenias descendentes. A mudança evolutiva na cronologia do desenvolvimento é chamada de **heterocronia**, um termo inicialmente usado por Haeckel para as exceções à recapitulação. Se a ontogenia de um descendente estende-se além da ontogenia de seu ancestral, novas características podem ser adicionadas em uma etapa posterior, após o término do que teria sido o período de desenvolvimento no ancestral evolutivo. Nesse processo, os atributos observados nos ancestrais são frequentemente movidos para os estágios iniciais do desenvolvimento, e a ontogenia, por conseguinte, recapitula de fato a filogenia em algum grau. Entretanto, a ontogenia também pode tornar-se mais curta durante a evolução. Os estágios terminais da ontogenia ancestral podem ser eliminados, fazendo com que os adultos dos descendentes assemelhem-se aos estágios juvenis de seus ancestrais (Figura 6.18). Esse resultado reverte o paralelo entre ontogenia e filogenia (recapitulação reversa) produzindo **pedomorfose** (a retenção de características juvenis ancestrais pelos descendentes adultos). Já que a extensão ou encurtamento da ontogenia podem modificar diferentes partes do organismo de maneira independente, muitas vezes observamos um mosaico de diferentes tipos de mudanças evolutivas ocorrendo simultaneamente. Sendo assim, são raros os casos em que a ontogenia recapitula a filogenia em sua totalidade.

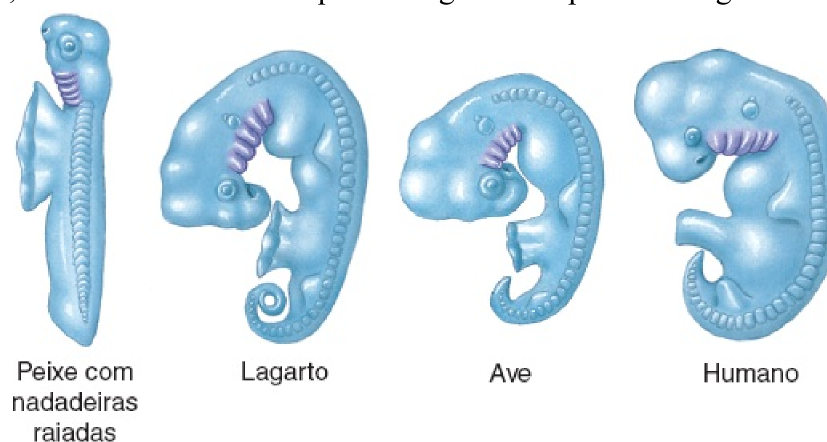


Figura 6.17 Comparação entre os arcos faríngeos de diferentes embriões. Todos são mostrados sem os respectivos sacos vitelinos. Note a grande similaridade entre os quatro embriões nesse estágio inicial de desenvolvimento.

Modularidade do desenvolvimento e potencial evolutivo

As inovações evolutivas ocorrem não apenas por simples mudanças nas taxas de processos de desenvolvimento, mas também pela modificação da localização física no corpo onde o processo é ativado. A **heterotopia** é o termo tradicionalmente usado para descrever uma mudança física do local de ativação de um processo de desenvolvimento no corpo de um organismo. Para tal mudança ser bem-sucedida, o processo de desenvolvimento precisa ser compartimentado em módulos semiautônomos, cuja expressão pode ser ativada em novos locais.

Um exemplo interessante de modularidade e heterotopia ocorre em algumas lagartixas. As lagartixas caracterizam-se por apresentarem "almofadas" nas patas, estruturas adesivas nas partes ventrais dos dígitos, que permitem se fixar e escalar superfícies lisas. Essas almofadas consistem em escamas modificadas contendo longas projeções, chamadas de setas, que se amoldam às superfícies dos substratos. Um módulo responsável pelo desenvolvimento de tais almofadas é expresso em uma estranha espécie de lagartixa, não apenas nos dedos, mas também no lado ventral da ponta da cauda. Assim, essa espécie adquiriu um membro adesivo adicional através da expressão ectópica de um módulo de desenvolvimento padrão.

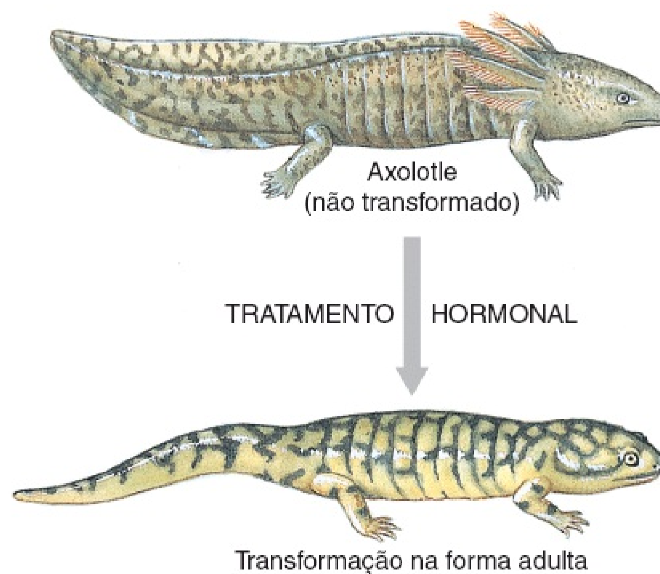


Figura 6.18 Formas terrestres e aquáticas de axolotles. Os axolotles retêm a morfologia aquática juvenil (*acima*) ao longo de suas vidas, a não ser que sejam forçados a se metamorfosear (*abaixo*), por meio de tratamento hormonal. Os axolotles evoluíram de ancestrais que sofriam metamorfose e são, portanto, um exemplo de pedomorfose.

A modularidade é evidente também nas mutações homeóticas da mosca-das-frutas, *Drosophila melanogaster*. Tais mutações podem substituir um módulo de desenvolvimento para uma perna no lugar de um que normalmente especifica uma antena, produzindo assim uma mosca com um par de pernas na cabeça. Uma outra mutação homeótica nas moscas-das-frutas transforma os órgão de equilíbrio do tórax em um segundo par de asas; o módulo de equilíbrio é substituído pela ativação do módulo de asa, que, nas moscas, é normalmente ativado apenas nas porções mais anteriores do tórax.

A modularidade é importante na explicação para algumas das grandes mudanças evolutivas, como a evolução dos membros dos tetrápodes (Capítulo 25). A transição evolutiva dos membros em formato de nadadeira para os membros típicos dos tetrápodes ocorreu via ativação de um conjunto de genes homeóticos (Capítulo 8) no local de formação dos membros, cujo padrão de expressão evoluiu inicialmente como parte da coluna vertebral. Os padrões de expressão gênica compartilhados pela coluna vertebral e membros posteriores dos tetrápodes revelaram a genética e o mecanismo de desenvolvimento desses módulos.

O termo **"evolubilidade"** ("*evolvability*") foi introduzido para designar as grandes oportunidades evolutivas criadas por módulos de desenvolvimento cuja expressão pode ser deslocada entre diferentes partes do corpo. Uma linhagem em evolução que contenha um amplo conjunto de ferramentas de desenvolvimento modular pode "tentar" a construção de muitas estruturas novas, algumas das quais persistirão e darão origem a novas homologias.

Multiplicação das espécies

A multiplicação das espécies ao longo do tempo é um corolário lógico da teoria de descendência comum de Darwin. Um ponto de ramificação na árvore evolutiva significa que uma espécie ancestral se dividiu em duas espécies diferentes. A teoria de Darwin postula que a variação genética presente em uma espécie, especialmente a variação que ocorre entre populações geograficamente separadas, é a matéria-prima da qual novas espécies se originam. Já que a evolução é um processo de ramificação, o número total de espécies produzido por evolução aumenta com o tempo, embora muitas dessas espécies inevitavelmente se extingam sem deixar descendentes. Um grande desafio para os evolucionistas é descobrir o processo pelo qual uma espécie ancestral se ramifica, formando duas ou mais espécies descendentes.

Esta teoria agrega uma dimensão espacial aos processos evolutivos. Quando as populações de uma espécie são isoladas uma das outras devido a barreiras geográficas, as populações isoladas passam por mudanças evolutivas diferentes e divergem umas das outras. Por exemplo, quando o nível do mar era mais elevado do que é agora, áreas baixas de Cuba eram inundadas, dividindo seu território em várias áreas isoladas. As populações de lagarto que, anteriormente, formavam uma única espécie desenvolveram diferenças na espécie quando em isolamento antes que o nível do mar baixasse novamente, reconsolidando a Cuba que conhecemos hoje em dia.

Antes de explorarmos a multiplicação das espécies, precisamos especificar o que queremos dizer com "espécie". Como explicado no Capítulo 10, nenhum consenso existe no que se refere ao conceito de espécie. Entretanto, a maioria dos biólogos concorda que critérios importantes para o reconhecimento de espécies incluem: (1) todos os membros da espécie originam-se de uma mesma população ancestral, formando uma **linhagem** de populações descendentes de um ancestral e; (2) existe compatibilidade reprodutiva (a capacidade de se intercruzar) dentro da espécie e incompatibilidade reprodutiva com outras espécies, no caso de animais com reprodução sexuada; e (3) há manutenção, dentro da espécie, de coesão fenotípica e genotípica (não há diferenças abruptas entre populações de uma mesma espécie no que diz respeito às frequências alélicas e características dos organismos). O critério de compatibilidade reprodutiva tem recebido grande atenção em estudos de formação de espécies, também chamado de **especiação**.

Os atributos biológicos que impedem diferentes espécies de se intercruzarem são chamados de **barreiras reprodutivas**. O problema principal da especiação é descobrir como barreiras reprodutivas evoluem entre duas populações inicialmente compatíveis, levando-as a se tornarem linhagens distintas e de longa duração. Como podem as populações divergirem com respeito às propriedades reprodutivas, enquanto os indivíduos dentro de cada população mantêm completa compatibilidade reprodutiva?

As barreiras reprodutivas entre as populações normalmente evoluem gradualmente. A evolução de barreiras reprodutivas requer que as populações divergentes mantenham-se fisicamente separadas por longos períodos de tempo. Se as populações divergentes reunirem-se antes que as barreiras evolutivas evoluam, o intercruzamento ocorrerá entre as populações, e elas irão se misturam. A especiação por divergência gradual nos animais pode exigir períodos extraordinariamente longos de tempo, talvez de 10 a 100 mil anos ou mais. O isolamento geográfico é a forma mais efetiva para a evolução de barreiras reprodutivas, e muitos evolucionistas consideram a separação geográfica um pré-requisito para ramificação evolutiva.

As barreiras geográficas entre populações não são a mesma coisa que barreiras reprodutivas. As barreiras geográficas referem-se à separação espacial entre duas populações. Elas impedem a troca de genes e normalmente são uma pré-condição para especiação. As barreiras reprodutivas têm origem evolutiva e referem-se a diversos fatores comportamentais, físicos, fisiológicos e ecológicos que impedem o cruzamento entre espécies diferentes. As barreiras comportamentais evoluem mais rápido que qualquer outro tipo de barreira reprodutiva. As barreiras geográficas não garantem evolução de barreiras reprodutivas. As barreiras reprodutivas evoluem com maior probabilidade sob condições que incluem uma geração de tamanho populacional pequeno, uma combinação favorável de fatores seletivos e longos períodos de isolamento geográfico. Uma ou ambas as populações de um par geograficamente isolado podem vir a se tornar extintas antes da evolução de uma barreira reprodutiva entre elas. Através das vastas extensões do tempo geológico, entretanto, as condições suficientes para a especiação ocorreram milhões de vezes.

Especiação alopátrica

Populações alopátricas ("em outra terra") de uma espécie são aquelas que ocupam áreas geográficas distintas. Por causa de sua separação geográfica, elas não podem intercruzar-se, mas seriam capazes de fazê-lo se as barreiras geográficas que as separam fossem removidas. Se as populações forem alopátricas logo antes e no curso da evolução das barreiras reprodutivas, a especiação resultante é chamada de **especiação alopátrica** ou especiação geográfica. As populações separadas evoluem independentemente e adaptam-se aos respectivos ambientes, gerando barreiras reprodutivas entre elas que são consequências das suas trajetórias evolutivas independentes. Já que sua variação genética origina-se e evolui independentemente, populações fisicamente separadas divergem geneticamente mesmo quando seus ambientes mantêm-se muito semelhantes. Uma mudança ambiental entre populações também pode promover diferenciação genética mediante favorecimento de fenótipos distintos em populações separadas. Ernst Mayr (Figura 6.19) fez grandes contribuições para nosso entendimento de especiação alopátrica através de seu estudo das aves.

A especiação alopátrica começa quando uma espécie se separa em duas ou mais populações geograficamente isoladas. Essa divisão pode ocorrer por meio de qualquer uma das duas maneiras possíveis: via **especiação vicariante** ou através de um **evento fundador**. Especiação vicariante inicia-se quando mudanças climáticas ou geológicas fragmentam o *habitat* de uma espécie, produzindo barreiras impenetráveis que isolam geograficamente as diferentes populações. Por exemplo, a população de uma espécie de mamífero que habita uma floresta de planície poderia ser dividida pela elevação de uma barreira

montanhosa, por um afundamento ou inundação de uma falha geológica, ou mudanças que causem a fragmentação da floresta pela formação de pradarias ou desertos. A formação do istmo do Panamá separou as populações de ouriço-do-mar do gênero *Eucidaris*, resultando na formação do par de espécies mostrado na Figura 1.5D, no Capítulo 1.

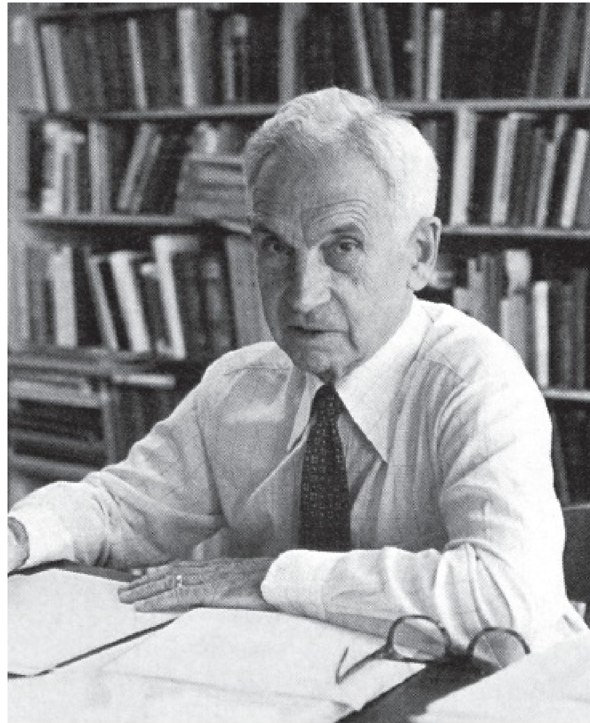


Figura 6.19 Ernst Mayr (1904-2005), o principal colaborador para nosso conhecimento de especiação e evolução em geral.

A especiação vicariante tem duas consequências principais. Embora a população ancestral tenha sido fragmentada, os fragmentos individuais normalmente permanecem relativamente intactos. O processo vicariante em si não induz mudança genética pela redução de uma população a um tamanho pequeno ou por deslocá-la para novos ambientes. Uma outra consequência importante é que um mesmo evento vicariante pode, simultaneamente, fragmentar várias espécies. Por exemplo, a fragmentação de uma floresta de planície perturbaria espécies de uma variedade de grupos taxonômicos, incluindo salamandras, rãs, lesmas e muitos outros habitantes das florestas. Com efeito, os mesmos padrões geográficos são observados em espécies proximamente aparentadas em diferentes grupos de organismos cujos *habitat*s são similares. Tais padrões fornecem forte evidência de especiação vicariante.

Uma forma alternativa de iniciar especiação alopátrica é a dispersão de um pequeno número de indivíduos para um local distante em que nenhum membro da espécie ocorre. Os indivíduos que se dispersaram podem estabelecer uma nova população, o que é conhecido como evento fundador. Especiação alopátrica resultante de eventos fundadores foi observada, por exemplo, nas moscas-das-frutas nativas do Havaí. O Havaí contém muitas manchas de floresta separadas por fluxo de lava vulcânica. Em raras ocasiões, ventos fortes podem transportar umas poucas moscas de uma floresta para outra, geograficamente isolada, onde as moscas podem começar uma nova população. Diferente do que ocorre na especiação vicariante, a nova população tem um tamanho inicial muito pequeno, o que pode levar a uma mudança rápida e profunda de sua estrutura genética em relação à população ancestral (ver adiante). Quando tal evento acontece, as características fenotípicas que eram estáveis nas populações ancestrais frequentemente mostram variação inédita na nova população. À medida que a nova variação expressa é sujeita à seleção natural, ocorrem grandes mudanças nas propriedades reprodutivas e fenotípicas, acelerando a evolução de barreiras reprodutivas entre as populações ancestrais e as recentemente fundadas.

O termo *evento fundador*, em seu uso mais geral, significa a dispersão de organismos de uma população ancestral através de uma barreira geográfica para iniciar uma nova população alopátrica. A origem dos tentilhões de Galápagos a partir de ancestrais imigrantes da América do Sul é um bom exemplo (adiante). Um evento fundador nem sempre causa mudanças importantes na constituição genética da nova população em relação à população antiga, embora tais mudanças sejam esperadas se o número de indivíduos fundadores for muito pequeno (p. ex., entre 5 e 10 indivíduos) e a população ancestral tiver grande variação genética. Uma modificação na constituição genética de uma população recém-formada por causa do pequeno número de fundadores é chamada de *efeito fundador*, que inclui os

gargalos populacionais (adiante). Se um efeito fundador for tão profundo que a seleção atue de novos modos sobre os caracteres reprodutivos importantes, o evento fundador pode induzir à especiação. A *especiação induzida pelo fundador* descreve o subconjunto de eventos fundadores nos quais um efeito fundador acelera a divergência no nível de espécie da população recém-fundada. A especiação das moscas-das-frutas havaianas, descrita no texto, ilustra a especiação induzida pelo fundador. Excluídos da especiação induzida pelo fundador estão os eventos cujo papel na especiação é estritamente o estabelecimento de uma nova população alopátrica capaz de mudança evolutiva independente.

Surpreendentemente, muitas vezes aprendemos sobre a genética da especiação alopátrica a partir de casos em que populações previamente separadas readquirem contato geográfico após a evolução de barreiras reprodutivas incipientes que não são absolutas. A ocorrência de cruzamento entre populações divergentes é chamada de **hibridação**, e a prole de tais cruzamentos é chamada de **híbridos** (Figura 6.20). Estudando a genética das populações híbridas, podemos identificar as bases genéticas das barreiras reprodutivas.

Os biólogos frequentemente distinguem entre as barreiras reprodutivas que impedem a fertilização (barreiras pré-acasalamento) e aquelas que impedem o crescimento e o desenvolvimento, sobrevivência ou reprodução de indivíduos híbridos (barreiras pós-acasalamento). As barreiras pré-acasalamento fazem com que membros de populações divergentes não se reconheçam como parceiros reprodutivos ou que sejam incapazes de levar a termo os rituais de acasalamento. Os detalhes das estruturas dos chifres dos antílopes africanos (ver Figura 6.11) são importantes no reconhecimento de membros da mesma espécie como potenciais parceiros reprodutivos. Em alguns casos, as genitálias de machos e fêmeas podem ser incompatíveis ou os gametas podem ser incapazes de se fundirem formando o zigoto. Em outros, as barreiras pré-acasalamento podem ser estritamente comportamentais, com membros de diferentes espécies sendo idênticos em todos os demais atributos fenotípicos. Espécies diferentes que são indistinguíveis em aparência são chamadas **espécies irmãs**. Espécies irmãs surgem por especiação alopátrica quando divergem quanto ao período fértil ou quanto aos sinais auditivos, comportamentais, ou químicos necessários ao acasalamento. A divergência evolutiva desses atributos gera barreiras pré-acasalamento efetivas sem mudanças óbvias na aparência dos organismos. As espécies irmãs ocorrem em grupos tão diversos quanto os ciliados, as moscas e as salamandras.

Especiação não alopátrica

Existe especiação sem separação geográfica prévia das populações? A especiação alopátrica pode parecer uma explicação improvável para situações em que muitas espécies proximamente aparentadas ocorrem juntas em uma área sem nenhum tipo de barreira à dispersão animal. Por exemplo, vários grandes lagos ao redor do mundo contêm um grande número de espécies de peixes, que são proximamente aparentadas. Os grandes lagos da África (Malawi, Taganyika e Victoria) contêm muitas espécies de peixes ciclídeos que são encontrados apenas neles e em nenhum outro lugar. De maneira semelhante, o lago Baikal na Sibéria contém muitas espécies diferentes de peixes da família Cottidae, que não ocorrem em nenhum outro lugar do mundo (Figura 6.21). É difícil concluir que essas espécies evoluíram em quaisquer outros lagos além daqueles que habitam, embora esses lagos sejam jovens na escala de tempo evolutivo e não apresentem nenhum barreira ambiental que isolaria as populações desses peixes.

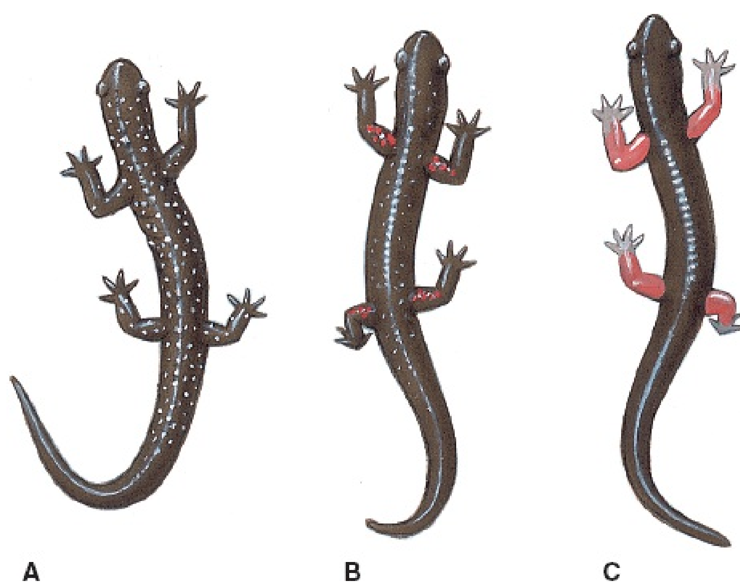


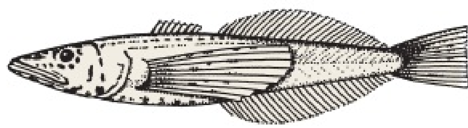
Figura 6.20 Salamandras puras e híbridas. Os híbridos têm aparência intermediária entre as populações de origem. **A.** *Plethodon teyahalee*, pura, com pintas brancas; **B.** um híbrido entre a salamandra pintada de branco *P. teyahalee* e *P. shermani* de pernas vermelhas, intermediária na aparência tanto para pintas quanto para cor da perna; **C.** *P. shermani*, pura, com pernas vermelhas.

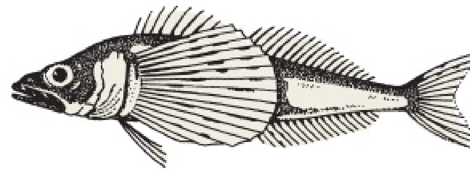
Para explicar a especiação dos peixes em lagos de água doce e outros exemplos semelhantes, postulou-se a existência de **especiação simpátrica** ("mesma terra"). De acordo com essa hipótese, diferentes indivíduos dentro de uma mesma espécie especializam-se na ocupação de diferentes componentes do ambiente. Ao procurar e utilizar *habitats* específicos em uma única área geográfica, populações diferentes atingem separação física e adaptativa suficiente para que as barreiras reprodutivas evoluam. Por exemplo, as espécies de ciclídeos dos lagos africanos são muito diferentes umas das outras em suas especializações alimentares. Em muitos organismos parasitas, particularmente insetos parasitas, diferentes populações podem utilizar hospedeiros distintos e, assim, prover a separação física necessária para que as barreiras reprodutivas evoluam. Entretanto, estudos que advogam especiação simpátrica foram criticados porque a distinção reprodutiva entre populações diferentes muitas vezes não é bem demonstrada e, assim, não se pode garantir que registrem efetivamente a formação de linhagens evolutivas distintas que se tornarão espécies diferentes. Além disso, é provável que os ciclos climáticos produzam lagos geograficamente isolados em períodos de seca e, posteriormente, transformem-se em lagos maiores durante as estações úmidas, produzindo assim um modelo alopátrico para a evolução de cardumes de espécies de peixes.

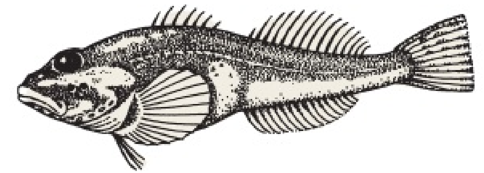
Um outro modelo plausível de especiação, denominado **especiação parapátrica**, é um intermediário geográfico entre especiação simpátrica e alopátrica. Duas espécies são reciprocamente parapátricas se suas distribuições geográficas são primariamente alopátricas, mas mantêm contato ao longo da borda entre suas distribuições, que nenhuma espécie consegue cruzar. Na especiação parapátrica, a borda evolui dentro da distribuição geograficamente contínua da espécie ancestral e diferenças interespecíficas evoluem nas duas populações, embora estas continuem mantendo contato ao longo dessa fronteira.

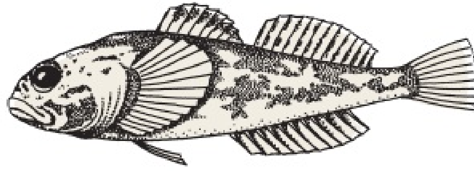
O modelo mais simples de especiação parapátrica é aquele em que mudanças nas condições ambientais dividem a distribuição geográfica de uma espécie em duas partes ambientalmente distintas, mas geograficamente adjacentes. O aumento da temperatura em uma ilha caribenha, por exemplo, pode levar à transformação de parte de uma floresta úmida em uma floresta arenosa seca. Então, uma espécie de lagarto da floresta úmida primordial pode se dividir em duas populações adjacentes, ocupando a floresta úmida e a seca. Entretanto, diferentemente da especiação alopátrica vicariante, as populações nos dois *habitats* não são isoladas por uma barreira física, mas mantêm interações genéticas através da borda que as separa. A disparidade das condições ambientais através da borda, entretanto, leva as populações a evoluírem como linhagens separadas, adaptadas aos diferentes ambientes, apesar do intercâmbio gênico entre elas.

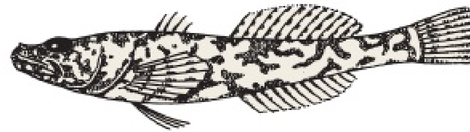
Uma distribuição parapátrica das espécies não implica necessariamente que a especiação ocorreu de maneira parapátrica. A maioria dos casos de espécies parapatricamente distribuídas mostra evidência de alopatria no passado, com remoção subsequente da barreira geográfica, permitindo que as duas espécies entrem em contato, embora uma espécie esteja excluída do território da outra.

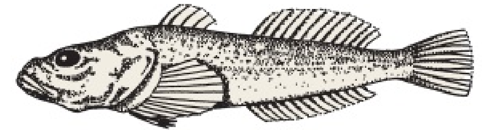


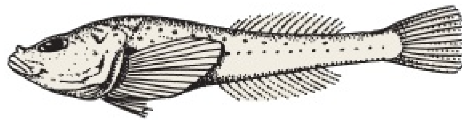












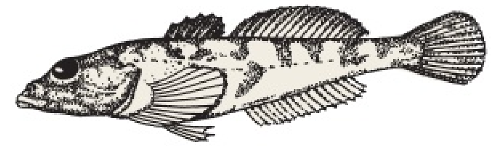


Figura 6.21 Os peixes da família Cottidae do lago Baikal, produtos de especiação que ocorreu em um mesmo lago.

A prevalência da especiação parapátrica é controversa. Esse modelo de especiação prevê que as populações parapatricamente distribuídas devem distinguir-se principalmente quanto a atributos adaptativos associados às diferenças ambientais observadas, mas devem apresentar relativa homogeneidade no que diz respeito ao restante da variação genotípica. Comparações entre populações parapatricamente distribuídas, incluindo as dos lagartos que ocupam diferentes tipos de florestas nas ilhas caribenhas, frequentemente mostram grande divergência em variação molecular não relacionada com a diferenciação adaptativa das populações; tais resultados são melhor explicados por especiação alopátrica vicariante que por especiação parapátrica. Em alguns casos, a evidência geológica mostra que o que hoje é uma única ilha foi fisicamente fragmentado em ilhas separadas durante períodos de aquecimento, quando o nível do mar era mais alto do que é hoje; de modo semelhante, tal evidência favorece a interpretação da especiação alopátrica para espécies parapatricamente distribuídas cujo contato geográfico ocorre em áreas originalmente inundadas.

Irradiação adaptativa

A evolução de várias espécies ecologicamente diversas de uma espécie ancestral comum é chamada de **irradiação adaptativa**, especialmente quando várias espécies díspares surgem em um pequeno intervalo de tempo geológico (alguns milhões de anos). Alguns de nossos melhores exemplos de irradiação adaptativa estão associados a lagos e ilhas jovens, que proporcionam novas oportunidades evolutivas para organismos aquáticos e terrestres, respectivamente. As ilhas oceânicas formadas por vulcões são inicialmente despidas de vida. Elas são gradualmente colonizadas por plantas e animais do continente e de outras ilhas em eventos fundadores distintos. Os fundadores encontram a situação ideal para diversificação evolutiva porque os recursos ambientais que são intensamente explorados por outras espécies dos continentes estão livres para a colonização nessas ilhas esparsamente povoadas. Os arquipélagos, como as ilhas Galápagos, oferecem oportunidades ainda maiores, tanto para eventos fundadores quanto para diversificação ecológica. A totalidade do arquipélago está isolada do continente, e cada ilha está geograficamente isolada das demais pelo mar; além disso, cada ilha tem características físicas, climáticas e bióticas próprias.

Os tentilhões de Galápagos ilustram a irradiação adaptativa no arquipélago oceânico (Figuras 6.22 e 6.23). Os tentilhões de Galápagos (o nome tentilhões de Darwin foi popularizado na década de 1940 pelo ornitólogo inglês David Lack) são muito

próximos entre si, mas cada espécie diferencia-se das demais em tamanho e forma do bico, e em hábitos alimentares. Se os tentilhões fossem criados de forma especial, seria uma estranha coincidência que 13 tipos similares de tentilhões fossem criados nas Ilhas Galápagos e em nenhum outro lugar. Os tentilhões de Darwin descendem de uma única população ancestral que veio do continente e, subsequentemente, colonizou todas as ilhas do arquipélago dos Galápagos. Os tentilhões sofreram irradiação adaptativa, ocupando nichos que lhes foram negados no continente por outras espécies com maior capacidade de exploração daqueles *habitats*. Os tentilhões de Galápagos, consequentemente, assumiram características de aves de continentes tão diversas e diferentes dos tentilhões quanto os pica-paus e parulídeos. O 14º tentilhão de Darwin, encontrado na ilha isolada de Cocos, bem ao norte do arquipélago de Galápagos, é semelhante em aparência aos tentilhões de Galápagos e quase certamente descende do mesmo ancestral fundador.

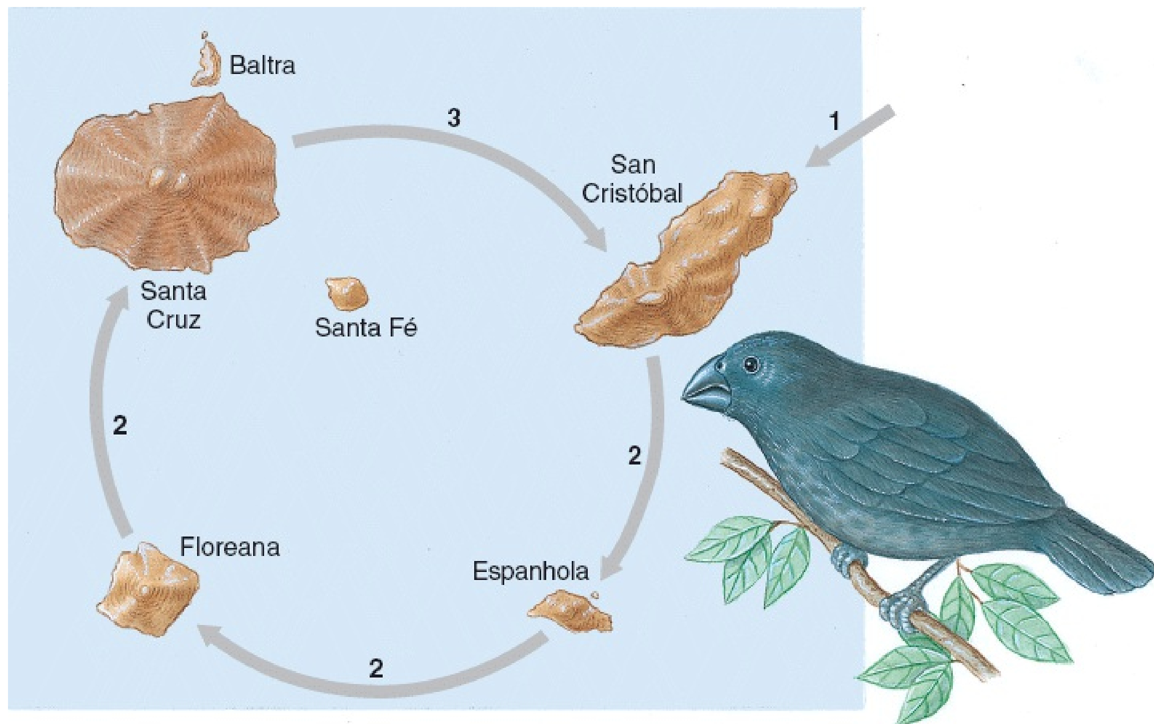


Figura 6.22 Modelo para a evolução dos 13 tentilhões de Darwin nas ilhas Galápagos. O modelo postula três etapas: (1) tentilhões imigrantes do continente sul-americano chegam a Galápagos e colonizam as ilhas; (2) assim que as populações se estabelecem, os tentilhões dispersam-se em direção a outras ilhas, onde se adaptam às novas condições e mudam geneticamente; e (3) após um período de isolamento, um contato secundário é estabelecido entre as diferentes populações. As duas populações são então reconhecidas como espécies separadas, se não puderem se intercruzar com sucesso.

Tentilhão canoro
Tentilhão terrestre dos cactos
Tentilhão-pica-pau
Tentilhão terrestre do bico afiado
Tentilhão insetívoro arborícola pequeno
Tentilhão terrestre pequeno
Tentilhão insetívoro arborícola grande
Tentilhão terrestre médio
Tentilhão vegetariano arborícola
Tentilhão terrestre grande
Tentilhão canoro
Bicos sondadores
Tentilhões arborícolas
Bicos preênseis
Insetívoros
Consumidores de cactos
Tentilhões terrestres
Bicos trituradores
Granívoros
Bico de papagaio
Frugívoros
A


B

Figura 6.23 A. Irradiação adaptativa de 10 espécies de tentilhões de Darwin de Santa Cruz, uma das ilhas Galápagos. As diferenças nos bicos e hábitos alimentares são mostradas. Aparentemente, todos descendem de uma única espécie de tentilhão ancestral do continente sul-americano. **B.** O tentilhão-pica-pau, uma das 13 espécies de tentilhões dos Galápagos, utilizando um galho fino como ferramenta para alimentação. Esse tentilhão trabalhou por 15 min até arpoar uma barata e retirá-la de uma fenda na árvore.

Gradualismo

A teoria gradualista de Darwin opõe-se aos argumentos em favor do surgimento repentino de novas espécies. Diferenças pequenas, semelhantes àquelas que observamos entre organismos de populações modernas, são a matéria-prima da qual as principais formas de vida evoluíram. Essa teoria compartilha com o uniformismo de Lyell a noção de que devemos explicar as mudanças passadas por meio de eventos catastróficos incomuns, que não observamos hoje. Se novas espécies se originaram em eventos catastróficos singulares, deveríamos observar esses eventos no presente, e isto não ocorre. Ao contrário, o que normalmente observamos em populações naturais são modificações fenotípicas pequenas e contínuas. Essas mudanças contínuas podem levar a grandes diferenças entre as espécies somente pelo acúmulo ao longo de muitos milhares, ou milhões de anos. Uma definição simples da teoria gradualista de Darwin é que a acumulação de mudanças quantitativas leva a mudanças qualitativas.

Mayr (ver Figura 6.9) fez uma importante distinção entre gradualismo populacional e fenotípico. O **gradualismo populacional** afirma que novos atributos se estabelecem numa população ao aumentar sua frequência, de uma pequena fração,

para a maioria da população. O gradualismo populacional é bem estabelecido e incontroverso. O **gradualismo fenotípico** postula que novos atributos, mesmo os que são bem diferentes dos atributos ancestrais, são produzidos por uma série de pequenos passos incrementados.

Gradualismo fenotípico

O gradualismo fenotípico já era polêmico quando Darwin o propôs primeiramente, e ainda é. Nem todas as mudanças fenotípicas são pequenas e aditivas. Algumas mutações que aparecem durante o intercruzamento artificial mudam o fenótipo substancialmente em um único passo mutacional. Essas mutações são chamadas tradicionalmente de "sports" (*sports*). As mutações que produzem o nanismo são observadas em muitas espécies, incluindo humanos, cães e ovelhas e têm sido usadas por criadores para atingir resultados desejados; por exemplo, uma mutação que deforma as patas foi usada para produzir a raça de carneiros Ancon, que não consegue saltar sobre cercas e que, por conseguinte, é facilmente confinada (Figura 6.24). Muitos dos colegas de Darwin que aceitavam as suas outras teorias consideram o gradualismo fenotípico uma ideia muito radical. Se as mutações desse tipo podem ser utilizadas por criadores de animais domésticos, por que excluí-las da teoria evolutiva? Em favor do gradualismo, Darwin e outros replicaram que estas mutações têm sempre efeitos colaterais negativos que fariam a seleção eliminá-los das populações naturais. Com efeito, é questionável se o carneiro Ancon, apesar de ter suas vantagens do ponto de vista dos fazendeiros, propagar-se-ia com sucesso, sem intervenção humana, na presença de seus parentes de pernas normais. Entretanto, uma mutação de grande efeito parece ser responsável pelo polimorfismo adaptativo do tamanho do bico em uma espécie africana de tentilhão (*Pyrenestes ostrinus*), na qual as formas com bico grande alimentam-se de sementes duras e as formas com bico curto consomem sementes macias. Estudos recentes em genética evolutiva do desenvolvimento (Capítulo 8) ilustram a controvérsia que ainda envolve o gradualismo fenotípico.

Equilíbrio pontuado

Ao observarmos o gradualismo darwiniano no tempo geológico, esperamos encontrar no registro fóssil uma longa série de formas intermediárias conectando os fenótipos das populações ancestrais e descendentes (Figura 6.25). Esse padrão previsto é chamado de **gradualismo filético**. Darwin admitiu que o gradualismo filético nem sempre se revela no registro fóssil. De uma forma geral, estudos conduzidos desde a época de Darwin não revelaram a série contínua de fósseis prevista pelo gradualismo filético. Seria então a teoria do gradualismo refutada pelo registro fóssil? Darwin, entre outros, alegou que não, porque o registro fóssil é muito imperfeito para preservar séries completas de transição. Embora a evolução seja um processo lento para nossos padrões, é muito rápido se comparado à taxa de acúmulo dos depósitos de fósseis bem preservados. Já outros argumentaram que o aparecimento e o desaparecimento abrupto de espécies no registro fóssil forçam-nos a concluir que o gradualismo filético raramente ocorre.

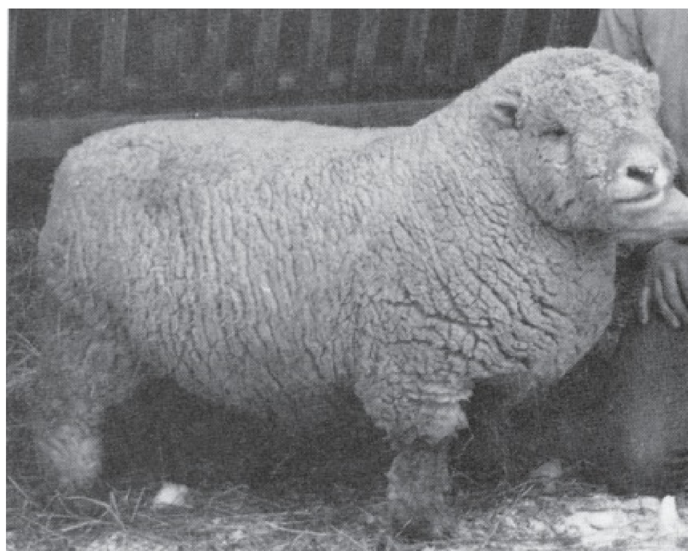


Figura 6.24 A raça de carneiro Ancon que surgiu de uma mutação "sports" causou o nanismo das patas. Muitos dos contemporâneos de Darwin o criticaram por alegar que tais mutações não são importantes para evolução por seleção natural.

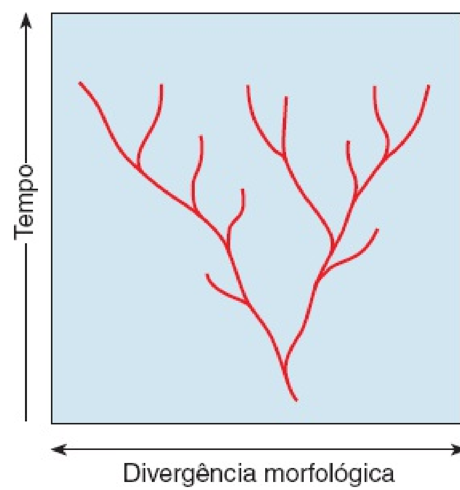


Figura 6.25 O modelo gradualista filético de mudança morfológica evolutiva, que procede de forma mais ou menos estável ao longo do tempo geológico (milhões de anos). As bifurcações seguidas por divergência gradual resultaram em especiação. Repare que a maior parte da mudança morfológica acumula-se em incrementos dentro das linhagens de espécies, entre os pontos de ramificação, que por sua vez não correspondem a grandes quantidades de alteração morfológica.

Os paleontólogos evolutivos americanos Niles Eldredge e Stephen Jay Gould propuseram o **equilíbrio pontuado** em 1972 para explicar as mudanças evolutivas descontínuas observadas ao longo do tempo geológico. O equilíbrio pontuado estabelece que a evolução fenotípica está concentrada em períodos relativamente curtos de especiação, seguidos por intervalos bem mais longos de estase evolutiva morfológica (Figura 6.26). A especiação é um evento episódico, cuja duração vai de aproximadamente 10.000 a 100.000 anos. Já que as espécies podem sobreviver por 5 a 10 milhões de anos, o evento de especiação é um "instante geológico", que representa menos de 1% da duração da espécie. Não obstante, 10.000 anos é tempo mais que suficiente para a evolução darwiniana efetuar mudanças significativas. Uma pequena fração da história evolutiva do grupo, portanto, contribui para a maior parte das modificações morfológicas que observamos. O equilíbrio pontuado contrasta com a visão do paleontólogo George Simpson, que atribuiu apenas taxas moderadas de evolução morfológica à especiação, e cuja expectativa era de que a maior parte da mudança morfológica se acumulasse gradualmente durante a fase "filética", entre os eventos de especiação.

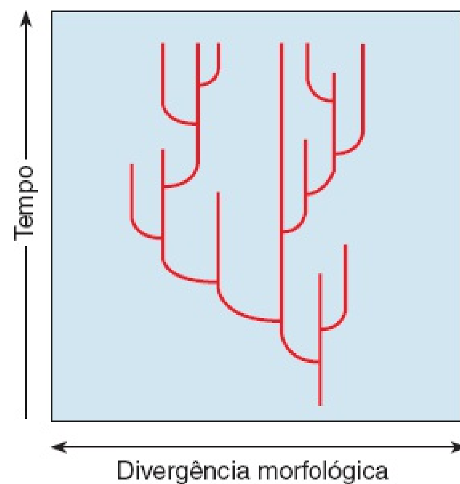


Figura 6.26 Para o modelo de equilíbrio pontuado, modificações morfológicas são concentradas em episódios relativamente curtos de especiação bifurcante (linhas laterais), seguidos por períodos sem mudança cumulativa apreciável ao longo do tempo geológico (milhões de anos).

A especiação alopátrica induzida pelo fundador fornece uma explicação plausível para o equilíbrio pontuado. Lembre-se de que a especiação induzida pelo fundador requer a quebra do equilíbrio genético em populações pequenas e geograficamente isoladas. Populações muito pequenas oferecem poucas oportunidades de preservação no registro fóssil. Depois que um novo equilíbrio genético forma-se e se estabiliza, a nova população pode crescer, aumentando assim a chance de que alguns de seus membros formem fósseis. A especiação induzida pelo fundador, entretanto, não pode ser a causa exclusiva do equilíbrio pontuado, porque o equilíbrio pontuado é característico de grupos em que a especiação causada por

efeito do fundador é pouco provável.

Os evolucionistas que lamentavam o estado imperfeito do registro fóssil foram agraciados em 1981 com a revelação de uma página “não censurada” da história fóssil na África. Peter Williamson, um paleontólogo britânico trabalhando em depósitos fósseis de 400 m de profundidade próximos ao lago Turkana, documentou um registro muito evidente de especiação em caramujos de água doce. A geologia do lago Turkana tem um histórico de instabilidade. Terremotos, erupções vulcânicas e mudanças climáticas resultaram em aumentos e diminuições periódicas do nível das águas, com amplitudes que poderiam ter chegado a dezenas de metros. Treze linhagens de caramujos exibem longos períodos de estabilidade interrompidos por períodos de rápida modificação na forma das conchas, quando as populações foram fragmentadas pela diminuição do nível das águas. Essas populações divergiram, produzindo novas espécies que permaneceram subsequentemente inalteradas através de vastos depósitos fósseis antes de se extinguirem, sendo então substituídas pelas espécies descendentes. As transições ocorreram em um período que vai de 5.000 a 50.000 anos. Em poucos metros de sedimento, onde a especiação ocorreu, as formas transicionais ficaram visíveis. O estudo de Williamson conforma-se bem ao modelo de equilíbrio pontuado de Eldredge e Gould.

Seleção natural

De acordo com a teoria evolutiva de Darwin, a seleção natural é o principal processo gerador de evolução. Proporciona uma explicação natural para as origens da **adaptação**, incluindo todos os atributos de desenvolvimento, comportamento, anatômico e fisiológico que aumentam a capacidade do organismo de utilizar recursos ambientais para sobreviver e reproduzir-se. A evolução dos padrões de coloração que camufla as mariposas dos predadores (ver Figura 1.11, Capítulo 1) e dos bicos adaptados a diferentes modos de alimentação nos tentilhões (ver Figura 6.23) ilustra como a seleção natural leva à adaptação. Darwin desenvolveu sua teoria de seleção natural como uma série de cinco observações e três inferências delas derivadas:

Observação 1 – Os organismos têm grande fertilidade potencial. Todas as populações produzem grande número de gametas e, potencialmente, uma vasta prole a cada geração. O tamanho populacional aumentaria exponencialmente a taxas enormes se todos os indivíduos produzidos a cada geração sobrevivessem e se reproduzissem. Darwin calculou que, mesmo em animais de reprodução lenta, como os elefantes, um único casal, reproduzindo-se dos 30 aos 90 anos de idade e tendo apenas seis filhotes, produziria 19 milhões de descendentes em 750 anos.

Observação 2 – As populações naturais normalmente mantêm tamanho constante, com exceção de flutuações mínimas. Os tamanhos das populações naturais flutuam ao longo das gerações e algumas vezes extinguem-se, mas nenhuma população exibe o crescimento exponencial contínuo que sua biologia reprodutiva poderia, em tese, sustentar.

Observação 3 – Os recursos naturais são limitados. O crescimento exponencial de uma população natural requer recursos naturais ilimitados para fornecer alimento e *habitat* à população em expansão, mas os recursos naturais são finitos.

Inferência 1 – Uma luta constante pela existência ocorre entre os membros de uma população. Os sobreviventes representam apenas uma parte, normalmente uma parte muito pequena, dos indivíduos produzidos a cada geração. Darwin escreveu em *A Origem das Espécies* que “é a doutrina de Malthus aplicada com força multiplicada a todos os reinos Animal e Vegetal”. A disputa por alimento, abrigo e espaço torna-se crescentemente severa à medida que a população aumenta.

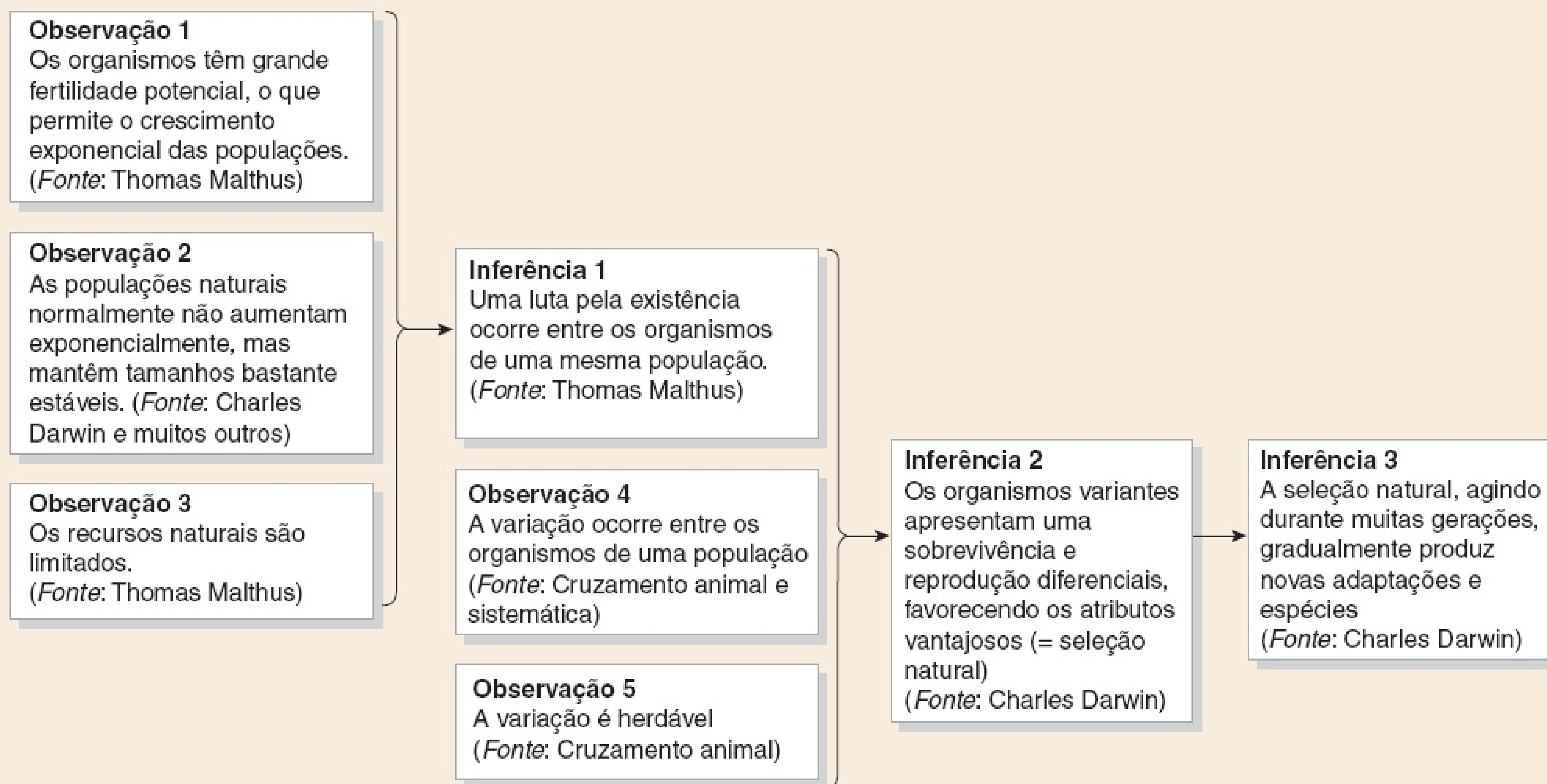
Observação 4 – As populações apresentam variações entre os organismos. Não existem dois indivíduos exatamente iguais. Eles se diferenciam em tamanho, cor, fisiologia, comportamento e de muitas outras maneiras.

Observação 5 – Alguma variação é herdável. Darwin notou que os filhotes tendem a se assemelhar aos pais, embora não tenha entendido como. O mecanismo da hereditariedade descoberto por Gregor Mendel seria aplicado à teoria de Darwin muitos anos depois.

Inferência 2 – Organismos variantes têm reprodução e sobrevivência diferenciais favorecendo atributos vantajosos (= seleção natural). A sobrevivência na luta pela existência não é aleatória com respeito à variação hereditária presente na população. Alguns atributos conferem aos portadores vantagens na utilização do ambiente para reprodução e sobrevivência eficazes. Os sobreviventes transmitem seus atributos à sua prole, dessa forma fazendo aqueles atributos se acumularem na população.

Inferência 3 – Através de muitas gerações, a seleção natural gera novas adaptações e novas espécies. A reprodução diferencial dos organismos variantes gradualmente transforma as espécies e causa um “aprimoramento” de longo prazo nas

populações. Darwin sabia que as pessoas frequentemente usam a variação hereditária para produzir novas raças de animais domésticos e plantas. A seleção *natural*, agindo ao longo de milhões de anos, deve ser até mais eficaz na produção de novas formas do que a seleção *artificial* imposta sobre eles durante um tempo de vida humano. A seleção natural agindo independentemente em populações geograficamente separadas levaria à divergência entre elas, formando assim as barreiras reprodutivas que levam à especiação.



A expressão popular "a sobrevivência do mais apto" não se originou com Darwin, mas foi cunhada uns poucos anos antes pelo filósofo britânico Herbert Spencer, que antecipou alguns dos princípios de evolução de Darwin. Infelizmente, essa expressão mais tarde foi associada a agressão e violência descontroladas em um mundo sangrento e competitivo. Na realidade, a seleção natural opera através de muitas outras características dos organismos vivos. O animal mais apto pode ser aquele que melhora as condições de vida de sua população. A capacidade de lutar é apenas um dos vários meios em direção à vantagem reprodutiva e à sobrevivência.

A seleção natural pode ser considerada um processo de dois estágios com um componente aleatório e um não aleatório. A geração de variação entre os organismos é o componente aleatório. O processo de mutação não gera preferencialmente atributos que são favoráveis ao organismo; novas variações têm mais probabilidade de serem desvantajosas. O componente não aleatório é a sobrevivência dos diferentes atributos. Essa longevidade diferencial é determinada pela eficácia dos diferentes atributos em permitir aos seus portadores usarem os recursos naturais para sobreviver e se reproduzir. O fenômeno da sobrevivência e reprodução diferenciais entre organismos variantes é atualmente conhecido como **seleção** e não deve ser confundido com seleção natural. Sabemos agora que mesmo os processos aleatórios (deriva genética, adiante) podem produzir seleção entre organismos variantes. Quando a seleção natural opera, a seleção ocorre *porque certos atributos conferem aos seus portadores vantagens de sobrevivência e reprodução*, em relação aos outros que não possuem tais atributos. A seleção natural é, portanto, um caso específico de seleção.

A teoria da seleção natural de Darwin tem sido repetidamente desafiada. Um questionamento alega que uma variação dirigida (não randômica) governa a mudança evolutiva. Nas décadas próximas a 1900, diversas hipóteses, coletivamente chamadas de **ortogênese**, propuseram que a variação possui um *momentum* que força uma linhagem a evoluir numa direção específica que nem sempre é adaptativa. O extinto alce irlandês foi um exemplo popular de ortogênese. A variação recém-produzida foi considerada um desvio na direção do aumento da galhada, gerando assim um *momentum* evolutivo que levou à produção de galhadas maiores. A seleção natural foi considerada ineficaz em interromper as galhadas que por fim se tornaram

tão grandes e problemáticas que forçaram o alce à extinção (Figura 6.27). A ortogênese aparentemente explicava essas tendências evolutivas não adaptativas que supostamente levaram espécies ao declínio. Como a extinção é o destino evolutivo esperado da maioria das espécies, o desaparecimento do alce irlandês não é extraordinário e provavelmente não tem relação com as grandes galhadas. A pesquisa genética subsequente sobre a natureza da variação claramente rejeitou as previsões genéticas da ortogênese.

Uma outra crítica recorrente à seleção natural é que esta não pode gerar novas estruturas ou espécies, mas apenas modificar as já existentes. A maior parte das estruturas em seus estágios evolutivos iniciais não poderia ter representado os papéis biológicos que as estruturas inteiramente formadas desempenhariam e, portanto, não está claro como a seleção natural as poderia ter favorecido. Que utilidade teria uma meia asa ou o rudimento de uma pena para uma ave voadora? Em resposta a essa crítica, propomos que muitas estruturas evoluíram inicialmente para propósitos muito diferentes dos que apresentam hoje. As penas rudimentares teriam, por exemplo, sido úteis para a termorregulação. As penas mais tarde tornaram-se úteis para voar depois de incidentalmente adquirirem propriedades aerodinâmicas. A seleção natural poderia então agir para aprimorar a utilidade das penas para o voo. A **exaptação** denota a utilidade de uma estrutura para um papel biológico que não era parte da sua origem evolutiva. A exaptação contrasta com a adaptação, que implica que a estrutura surgiu via seleção natural para um papel biológico específico. As penas das aves são, portanto, adaptações para a termorregulação, mas exaptações para o voo. Como as mudanças estruturais que separam os membros de espécies diferentes são semelhantes em tipo à variação que observamos na mesma espécie, é razoável propor que a seleção pode gerar novas espécies.



Figura 6.27 Alce irlandês, uma espécie fóssil que uma vez foi usada para sustentar a ideia ortogenética de que um *momentum* na variação fazia a galhada se tornar tão grande que forçou a espécie à extinção.

REVISÕES DA TEORIA DE DARWIN

Neodarwinismo

O maior ponto fraco da teoria de Darwin foi sua falha em identificar corretamente o mecanismo de herança. Darwin viu a hereditariedade como um fenômeno de fusão, no qual os fatores hereditários dos pais fundiam-se juntos na prole. Darwin também aceitava a hipótese lamarckista de que um organismo poderia modificar sua hereditariedade através do uso e desuso de partes do seu corpo e através da influência direta do ambiente. O biólogo do desenvolvimento August Weismann rejeitou a herança lamarckista no fim do século 19, demonstrando experimentalmente que as modificações de um organismo durante a sua vida não mudam sua hereditariedade (ver Capítulo 5) e revisou a teoria de Darwin de acordo com essa observação. Agora usamos o termo **neodarwinismo** para denotar a teoria de Darwin como revisada por Weismann.

A genética mendeliana finalmente proporcionou a ideia de herança particulada que a teoria de seleção natural de Darwin necessitava (Capítulo 5). Ironicamente, quando o trabalho de Mendel foi redescoberto em 1900, foi considerado antagônico à teoria de seleção natural de Darwin. Quando as mutações foram descobertas no início do século 20, a maioria dos geneticistas pensava que produzissem novas espécies em grandes passos determinados. Esses geneticistas relegaram a seleção natural ao papel de executor, uma força negativa que meramente eliminava os indivíduos obviamente inaptos.

O surgimento do darwinismo moderno | A teoria sintética

Na década de 1930, uma nova geração de geneticistas começou a reavaliar a teoria de Darwin de uma perspectiva matemática. Eram geneticistas populacionais, cientistas que estudavam a variação nas populações naturais usando a estatística e modelos matemáticos. Gradualmente, uma nova teoria abrangente surgiu, unificando a genética populacional, a paleontologia, a biogeografia, a embriologia, a sistemática e o comportamento animal em uma macroestrutura darwiniana.

MICROEVOLUÇÃO | A VARIAÇÃO GENÉTICA E MUDANÇA DENTRO DAS ESPÉCIES

A microevolução é o estudo da mudança genética que ocorre em populações naturais. A ocorrência de diferentes formas alélicas de um gene em uma população é chamada de **polimorfismo**. Todos os alelos de todos os genes dos membros de uma população formam, coletivamente, o ***pool* gênico** daquela população. A quantidade de polimorfismo presente em populações grandes é potencialmente enorme, porque, nas taxas de mutação observadas, espera-se que haja muitos alelos diferentes para todos os genes.

Os geneticistas populacionais estudam os polimorfismos identificando as diferentes formas alélicas de um gene presente em uma população e então medindo as frequências relativas dos diferentes alelos na população. A frequência relativa de uma forma alélica específica de um gene em uma população é chamada de **frequência alélica**. Por exemplo, na população humana há três diferentes formas alélicas do gene que codifica os tipos sanguíneos ABO (Capítulo 35). Usando o símbolo I para indicar o gene que codifica esse tipo, I^A e I^B simbolizam os alelos geneticamente codominantes que codificam os tipos sanguíneos A e B, respectivamente. O alelo i é um alelo recessivo que codifica o tipo sanguíneo O. Assim, os genótipos I^AI^A e I^Ai produzem o sangue tipo A, os genótipos I^BI^B e I^Bi produzem o sangue tipo B, o genótipo I^AI^B produz o sangue tipo AB e o genótipo ii produz o sangue tipo O. Já que todo indivíduo apresenta duas cópias desse gene, o número total de cópias presentes na população é o dobro do número de indivíduos. Que fração desse total é representada por cada uma das três formas alélicas? Na França, encontramos as seguintes frequências alélicas: I^A = 0,46, I^B = 0,14, i = 0,40. Na Rússia, as frequências correspondentes são diferentes (I^A = 0,38, I^B = 0,28, i = 0,34), demonstrando divergência microevolutiva entre essas populações (Figura 6.28). Embora os alelos I^A e I^B sejam dominantes em relação a i, i é quase tão frequente quanto I^A e supera a frequência de I^B em ambas as populações. A dominância descreve o *efeito fenotípico* de um alelo em indivíduos heterozigotos, não a sua abundância relativa em uma população. Em muitas populações humanas, os atributos geneticamente recessivos, incluindo o sangue tipo O, o cabelo loiro e os olhos azuis são muito comuns. Demonstraremos que a herança mendeliana e a dominância não alteram as frequências alélicas diretamente e nem produzem mudança evolutiva em uma população.

Equilíbrio genético

Um teorema matemático chamado de **equilíbrio de Hardy-Weinberg** (ver boxe, adiante) permite-nos estimar a relação entre a frequência de um alelo em uma população e a frequência de fenótipos influenciados por esse mesmo alelo. Aplicamos o teorema em um loco por vez, traçando os alelos por meio da formação de gametas seguida de sua fertilização para produzir indivíduos para a próxima geração. A frequência de um alelo nos gametas produzidos por uma população iguala-se à frequência no *pool* gênico como definido no parágrafo anterior. No âmbito matemático, o pareamento randômico significa coletar pares de gametas randomicamente do *pool* gênico, fertilizando cada par, a seguir, quantificar as frequências dos genótipos diploides resultantes. Podemos estimar a partir do equilíbrio de Hardy-Weinberg as proporções de genótipos e fenótipos que devem ocorrer na ausência de evolução na geração seguinte.

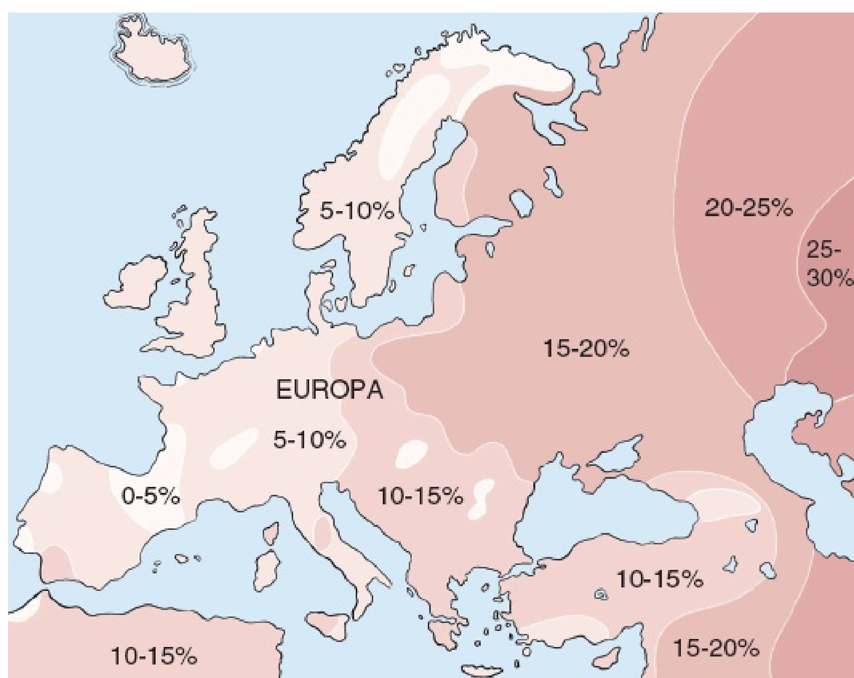


Figura 6.28 Frequências do alelo do tipo sanguíneo B na população europeia. Esse alelo é mais comum na Europa oriental e raro na Europa ocidental. Esse alelo pode ter surgido no oriente e ter gradualmente se difundido para oeste através da continuidade genética das populações humanas. Esse alelo não apresenta nenhuma vantagem seletiva conhecida; a mudança em sua frequência provavelmente é produto de deriva genética.

Vamos considerar uma população humana que contém um alelo dominante para pigmentação normal (A) e um alelo recessivo para albinismo (a), o qual é raro no *pool* gênico. A Figura 6.29 mostra a frequência esperada do fenótipo dominante em uma população em função da frequência do alelo dominante no *pool* gênico. Observe que, quando um alelo é raro, as ocorrências de cópias desse alelo predominam quase exclusivamente nos genótipos heterozigotos (Aa, em nosso exemplo), que expressa o alelo dominante fenotipicamente; somente uma pequena fração das cópias de um alelo raro ocorre na forma homozigota (aa). A frequência do fenótipo recessivo na população é, assim, muito menor do que a frequência do alelo recessivo no *pool* gênico. A frequência do albinismo em humanos é aproximadamente 1/20.000. Supondo-se que o acasalamento é randômico no que se refere ao genótipo neste loco, usando o equilíbrio de Hardy-Weinberg, calculamos:

$$q^2 = 1/20.000$$
$$q = (1/20.000)^{1/2} = 1/141$$
$$p = 1 - q = 140/141$$

A frequência de portadores é:

$$A/a = 2\,pq = 2 \times 140/141 \times 1/141 = 1/70$$



Figura 6.29 A proporção de fenótipos dominantes para recessivos em uma população de acasalamento randômico (no equilíbrio de Hardy-Weinberg) plotada como uma função da frequência do alelo dominante. A frequência do alelo recessivo é igual a 1 – *p*. A proporção 3:1 dos fenótipos dominantes para os recessivos na

segunda geração dos cruzamentos de Mendel ocorreu porque todos os indivíduos da geração anterior eram heterozigotos; assim, $p = q = 0,5$, uma condição incomum nas populações naturais. À medida que o alelo dominante aproxima-se de uma frequência de 1,0, praticamente nenhum indivíduo expressa o fenótipo recessivo, permitindo assim que os alelos letais recessivos persistam em uma população em frequências muito baixas (0,001).

Uma pessoa em 70 é uma portadora! A doença de Tay-Sachs em humanos está associada à homozigocidade para um alelo letal recessivo; os indivíduos homozigotos para o alelo letal morrem na infância. A seleção natural mantém os alelos letais recessivos raros na população, pois os indivíduos homozigotos para tais alelos nunca se reproduzem. No entanto, ela não elimina os alelos letais recessivos da população, visto que praticamente todas as cópias desses alelos ocorrem em genótipos heterozigotos, que são fenotipicamente normais. O acasalamento é então randômico em relação a se os indivíduos carregam o alelo letal ou não. Para um alelo letal recessivo presente em 2 de cada 100 pessoas (mas homozigoto em apenas 1 de 1.000 fertilizações), seriam necessárias 50 gerações de seleção para reduzir a frequência do alelo a 1 em cada 100 pessoas.

Como o equilíbrio genético pode ser alterado

O equilíbrio genético é alterado em populações por (1) deriva genética aleatória, (2) acasalamento não aleatório, (3) mutações recorrentes, (4) migração, (5) seleção natural e (6) interações desses fatores. A mutação recorrente é a principal fonte de variabilidade em todas as populações, mas normalmente requer interação com um ou mais fatores que perturbam o equilíbrio genético. Consideraremos esses fatores individualmente.

Deriva genética

Algumas espécies, como a dos guepardos (Figura 6.30), contêm muito pouca variação genética, provavelmente porque suas linhagens ancestrais passaram por períodos quando o número total de indivíduos na população era muito baixo. Uma população pequena claramente não pode conter grandes quantidades de variação genética. Cada organismo individual tem, no máximo, duas formas alélicas diferentes de cada gene, e um único casal reprodutor contém, no máximo, quatro formas alélicas de cada gene. Suponha que tenhamos um casal reprodutor desse tipo. Sabemos da genética mendeliana (ver Capítulo 5) que o acaso decide quais das formas alélicas diferentes é passada à prole. É possível que, devido apenas ao acaso, um ou dois dos alelos parentais nesse exemplo não serão passados a nenhum membro da prole. É muito improvável que todos os alelos diferentes presentes em populações ancestrais pequenas serão passados aos descendentes sem que haja mudança na frequência alélica. Essa flutuação aleatória na frequência de uma geração para a próxima, incluindo a perda de alelos da população, é chamada de **deriva genética**.

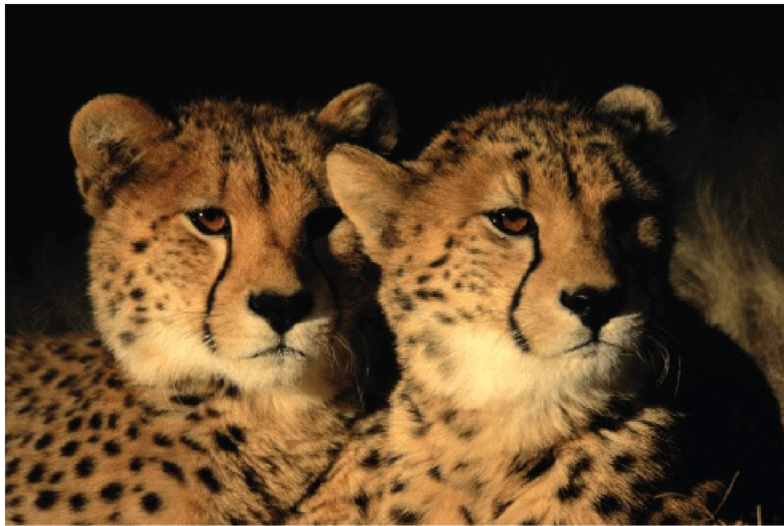


Figura 6.30 Guepardos, uma espécie cuja variabilidade genética foi reduzida a níveis muito baixos por causa do pequeno tamanho populacional no passado.

A deriva genética ocorre em algum grau em todas as populações de tamanho finito. A manutenção de frequências alélicas, como previstas pelo equilíbrio de Hardy-Weinberg, ocorre apenas em populações de tamanho infinito, e tais populações existem somente em modelos matemáticos. Todas as populações de animais são finitas e, portanto, sofrem de algum efeito da deriva genética, que se torna maior, em média, com a diminuição do tamanho populacional. A deriva genética reduz a variabilidade genética de uma população. Se o tamanho da população permanece pequeno por muitas gerações seguidas, a

variação genética pode ser fortemente reduzida. Essa perda é danosa ao sucesso evolutivo da espécie porque restringe as respostas genéticas potenciais às mudanças ambientais. Com efeito, os biólogos preocupam-se com o fato de que as populações de guepardos podem ter uma variação insuficiente para sua contínua sobrevivência.

Uma forte redução no tamanho de uma população que intensifica a mudança evolutiva por deriva genética é comumente chamada de gargalo populacional. Um gargalo associado à fundação de uma nova população geográfica é chamado de efeito fundador e pode levar à formação de uma nova espécie (anteriormente).

Acasalamento não aleatório

Se o acasalamento é não aleatório, as frequências genotípicas desviar-se-ão das esperadas pelo modelo Hardy-Weinberg. Por exemplo, se dois alelos diferentes de um gene tiverem frequências iguais ($p = q = 0{,}5$), espera-se que 50% dos genótipos sejam heterozigotos ($2pq = 2 \times [0{,}5] \times [0{,}5] = [0{,}5]$) e que 25% sejam homozigotos, para cada um dos respectivos alelos ($p^2 = q^2 = [0{,}5]^2 = 0{,}25$). Se tivermos um **acasalamento seletivo positivo**, os indivíduos cruzam preferencialmente com outros de mesmo genótipo, como albinos acasalando-se com outros albinos. Cruzamentos entre indivíduos homozigotos para os mesmos alelos geram prole homozigota como os próprios pais. Os acasalamentos entre indivíduos heterozigotos para os mesmos pares de alelos produzem, em média, 50% de filhotes heterozigotos e 50% de homozigotos (25% de cada alternativa) a cada geração. O acasalamento seletivo positivo aumenta a frequência de genótipos homozigotos e diminui a frequência de heterozigotos em uma população, mas não muda as frequências dos alelos.

O acasalamento seletivo entre parentes próximos também aumenta a homozigosidade e é chamado de **endogamia**. Enquanto o acasalamento seletivo positivo em geral afeta um ou uns poucos atributos, a endogamia afeta simultaneamente todos os atributos variáveis. Uma endogamia intensa aumenta amplamente as chances de que alelos recessivos raros se tornem homozigotos e sejam expressados.

Como a endogamia e a deriva genética resultam de pequenos tamanhos populacionais, os dois processos são confundidos com frequência. Entretanto, seus efeitos são muito diferentes. Endogamia operando isoladamente não altera as frequências alélicas da população, mas apenas a forma como os alelos são combinados para formar os genótipos. Deriva genética altera as frequências alélicas e, consequentemente, também altera as frequências fenotípicas. Mesmo as populações muito grandes têm o potencial de serem intensamente endogâmicas se houver preferência comportamental pelo acasalamento com parentes próximos, embora tal situação raramente ocorra em animais. A deriva genética, entretanto, é relativamente fraca em populações muito grandes.

Equilíbrio de Hardy-Weinberg | Por que o processo hereditário não muda as frequências alélicas

A lei de Hardy-Weinberg é uma consequência lógica da primeira lei de Mendel da segregação e expressa a tendência ao equilíbrio que é inerente à hereditariedade mendeliana.

Vamos selecionar como exemplo uma população que tem um único loco portando apenas dois alelos *T* e *t*. A expressão fenotípica desse gene poderia ser, por exemplo, a capacidade de sentir o gosto de um composto químico chamado feniltiocarbamida. Os indivíduos na população serão de três genótipos para esse loco, *T/T*, *T/t* (ambos sensíveis ao gosto) e *t/t* (insensíveis). Em uma amostra de 100 indivíduos, suponhamos que temos 20 indivíduos com o genótipo *T/T*, 40 com o genótipo *T/t* e 40 com o genótipo *t/t*. Podemos então produzir uma tabela com todas as frequências alélicas (lembre-se de que cada indivíduo tem duas cópias do gene):

Genótipo	Número de indivíduos	Cópias do ale lo *T*	Cópias do alelo *t*
T/T	20	40	0
T/t	40	40	40
t/t	40	0	80

Total	100	80	120

Das 200 cópias, a proporção do alelo *T* é 80/200 = 0,4 (40%), e a proporção do alelo *t* é 120/200 = 0,6 (60%). É comum usar "*p*" e "*q*" para representar as duas frequências alélicas. A frequência do alelo geneticamente dominante é representada por *p* e a frequência do alelo geneticamente recessivo por *q*. Consequentemente:

p = frequência de $T = 0{,}4$

q = frequência de $t = 0{,}6$

Logo $p + q = 1$

Tendo calculado as frequências alélicas na amostra, vamos determinar se essas frequências mudarão espontaneamente em uma nova geração da população. Assumindo que o cruzamento seja aleatório (os gametas são amostrados independentemente em pares), cada indivíduo contribui com um número igual de gametas para o "*pool* comum" do qual a nova geração será formada. As frequências dos gametas no *pool*, por conseguinte, igualam-se às frequências alélicas na amostra: 40% dos gametas são *T*, e 60% são *t* (razão de 0,4:0,6). Tanto os óvulos quanto o esperma, claro, apresentam as mesmas frequências. A próxima geração é formada:

Esperma \ Óvulos	$T = 0{,}4$	$t = 0{,}6$
$T = 0{,}4$	$T/T = 0{,}16$	$T/t = 0{,}24$
$t = 0{,}6$	$T/t = 0{,}24$	$t/t = 0{,}36$

Juntando os genótipos, temos:

frequência de $T/T = 0{,}16$

frequência de $T/t = 0{,}48$

frequência de $t/t = 0{,}36$

Em seguida, determinamos os valores de *p* e *q* de populações com acasalamento aleatório. Da tabela anterior, vemos que a frequência de *T* é a soma dos genótipos *T/T*, que é 0,16, e metade do genótipo *T/t*, que é 0,24:

$$T(p) = 0{,}16 + 0{,}5 \times (0{,}48) = 0{,}4$$

Analogamente, a frequência *t* é a soma dos genótipos *t/t*, que é 0,36, e metade do genótipo *T/t*, que é 0,24:

$$t(p) = 0{,}36 + 0{,}5 \times (0{,}48) = 0{,}6$$

A nova geração tem exatamente as mesmas frequências alélicas que a população parental! Note que não houve nenhum aumento na frequência do alelo dominante *T*. Consequentemente, *em uma população sexualmente reprodutora de intercruzamento livre, a frequência de cada alelo permaneceria constante, geração após geração, na ausência de seleção natural, migração, mutação recorrente e deriva genética* (ver texto). Um leitor com raciocínio matemático reconhecerá que as frequências genotípicas *T/T*, *T/t* e *t/t* são na verdade uma expansão binomial de $(p + q)^2$:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Note que os cálculos do equilíbrio fornecem frequências *esperadas*, o que é improvável de ocorrer numa população real de tamanho finito. Por essa razão, o tamanho finito de uma população é a causa da mudança evolutiva.

A maioria dos genes tem mais do que apenas um par de alelos, especialmente quando medimos a variação genética no nível da sequência do DNA. A expansão binominal mostrada acima pode ser usada para qualquer número de alelos. Suponha que tenhamos três alelos (T_1, T_2, T_3), cujas frequências são denotadas como *p*, *q* e *r*, respectivamente. Agora, temos seis genótipos possíveis com as seguintes frequências de equilíbrio de Hardy-Weinberg:

$$T_1/T_1 \quad T_1/T_2 \quad T_2/T_2 \quad T_1/T_3 \quad T_2/T_3 \quad T_3/T_3$$

$$(p + q + r)^2 = p^2 + 2\,pq + q^2 + 2\,pr + 2\,qr + r^2$$

À medida que o número de alelos aumenta num gene, a proporção da população que tem genótipos heterozigotos também aumenta.

O endocruzamento tem sido um problema sério em Jardins Zoológicos que abrigam pequenas populações de mamíferos raros. O acasalamento de parentes próximos

tende a reunir genes de um ancestral comum, aumentando a probabilidade de duas cópias de um gene deletério encontrarem-se em um mesmo organismo. O resultado é uma "depressão endogâmica". A solução para a endogamia é aumentar a diversidade genética por meio do acasalamento entre animais de diferentes zoológicos, ou introduzindo alelos de linhagens selvagens se possível. Paradoxalmente, quando as populações de zoológicos são extremamente pequenas e alelos selvagens não podem ser obtidos, um endocruzamento deliberado é recomendado. Esse procedimento seleciona os genes que toleram a endogamia; os genes deletérios desaparecem se eles matarem os animais homozigotos portadores.

Migração

A migração impede a divergência de populações de uma mesma espécie. Se uma espécie grande for dividida em muitas populações pequenas, a deriva genética e a seleção agindo separadamente nas populações diferentes podem produzir divergência evolutiva entre elas. Uma pequena quantidade de migração a cada geração impede que as populações diferentes tornem-se muito distintas geneticamente. Por exemplo, as populações francesas e russas, cujas frequências alélicas ABO foram discutidas anteriormente, apresentam alguma divergência genética, mas sua conexão genética por meio de populações intermediárias pela migração contínua impede que elas se tornem completamente distintas.

Seleção natural

A seleção natural pode mudar ambas as frequências alélicas e genotípicas numa população. Embora os efeitos da seleção sejam geralmente relatados para genes polimórficos específicos, devemos enfatizar que a seleção natural age sobre o animal todo, e não sobre atributos isolados. Um organismo que possui uma combinação superior de atributos será favorecido. Um animal pode ter atributos que não conferem vantagem ou mesmo uma desvantagem, mas é bem-sucedido globalmente se sua combinação de atributos é favorável. Quando afirmamos que um genótipo em um gene particular tem maior **aptidão relativa** que outros, atestamos que em média o genótipo confere uma vantagem para a sobrevivência e a reprodução na população. Se genótipos alternativos tiverem probabilidades desiguais de sobrevivência e reprodução, o equilíbrio de Hardy-Weinberg é rompido.

Usando a teoria genética da seleção natural, pode-se medir os valores de **aptidão** relativa com os diferentes genótipos numa população. Os geneticistas geralmente usam *W* para representar a aptidão média esperada de um genótipo em uma população, com o genótipo de maior aptidão recebendo o valor 1 e as aptidões dos outros genótipos recebendo valores fracionários.

Ilustraremos a medida da aptidão usando a variação genética associada à anemia falciforme em populações humanas. Considerando apenas os alelos da hemoglobina normal (*A*) e a hemoglobina falciforme (*S*) para o gene da beta-hemoglobina em populações humanas (Capítulo 5), os possíveis genótipos são *AA*, *AS* e *SS*. As medidas das viabilidades dos indivíduos desses três genótipos em ambientes sem malária fornecem um valor de aptidão de 1 aos genótipos *AA* e *AS* e uma aptidão de 0,2 ao genótipo *SS*. Espera-se que as pessoas que têm o genótipo *SS* suscetíveis à anemia grave contribuam em média com apenas 20% dos filhos para a próxima geração em comparação com os indivíduos com genótipos *AA* ou *AS*. Em ambientes com malária, o genótipo *AS* tem a aptidão mais alta (=1); o genótipo *AA* tem uma aptidão ligeiramente reduzida (=0,9), porque esses indivíduos têm uma incidência de malária maior do que os indivíduos *AS*; e os *SS* têm uma aptidão baixa (=0,2), por causa da anemia. Dos valores de aptidão medidos e do conhecimento das frequências dos alelos em uma população, e de seu sistema de acasalamento, pode-se calcular o **efeito médio** que um alelo tem em um fenótipo de aptidão relativa naquela população. No exemplo da anemia falciforme, o efeito médio do alelo *S* sobre a aptidão em um ambiente com malária é o equilíbrio entre o efeito fortemente negativo que ele tem quando homozigotos e o positivo quando heterozigoto com alelo *A*.

No Capítulo 36, discutimos o conceito relacionado de **aptidão inclusiva**. O efeito médio de um alelo sobre a aptidão é expressado não apenas por sua contribuição direta à aptidão de seus portadores, mas também pela ajuda que estes prestam aos parentes próximos, que provavelmente também possuem cópias do alelo. A expressão "aptidão inclusiva" refere-se a casos em que o efeito médio de um alelo seria incorretamente calculado se apenas seus efeitos diretos sobre a aptidão fossem medidos.

Alguns atributos e combinações de atributos são vantajosos para certos aspectos da sobrevivência ou reprodução de um organismo e desvantajosos para outros. Darwin usou o termo **seleção sexual** para se referir à seleção de atributos que são vantajosos para obter parceiros mas não para a sobrevivência. Cores brilhantes e penas elaboradas podem intensificar a

capacidade competitiva de uma ave macho em obter parceiras e simultaneamente aumentar sua visibilidade para os predadores (Figura 6.31). As mudanças ambientais, como a extinção de uma população de predadores, pode alterar o valor seletivo de atributos alternativos. A ação da seleção sobre a variação dos caracteres é, portanto, muito complexa.



Figura 6.31 Um casal de patos-carolinos. As penas brilhantemente coloridas dos machos provavelmente não conferem nenhuma vantagem para a sobrevivência e podem até serem prejudiciais ao chamar a atenção de predadores. Essas cores, entretanto, conferem vantagem em atrair parceiras, o que supera, em média, as consequências negativas dessas cores para a sobrevivência. Darwin usou o termo "seleção sexual" para designar a evolução de atributos que conferem a um indivíduo uma vantagem na reprodução, mesmo que os atributos sejam neutros ou prejudiciais à sobrevivência.

Interações de seleção natural, deriva e migração

A subdivisão de uma espécie em populações pequenas que trocam migrantes é uma situação ótima para promover a evolução adaptativa rápida de uma espécie. A interação de deriva genética e seleção em populações diferentes permite muitas combinações genéticas diferentes de genes polimórficos serem testadas contra a seleção natural. A migração entre populações permite que novas combinações genéticas especialmente favoráveis se disseminem por toda a espécie como um todo. A interação de deriva genética, seleção e migração nesse exemplo produz mudança evolutiva qualitativamente diferente daquela que ocorreria se qualquer desses fatores agisse isoladamente. O geneticista Sewall Wright chamou essa interação de *equilíbrio móvel* porque ele permite que uma população explore diferentes combinações adaptativas de atributos variáveis. A seleção natural, a deriva genética, a mutação, o acasalamento não randômico e a migração interagem nas populações naturais para criar enormes oportunidades de mudança evolutiva; a estabilidade perpétua, como prevista pelo equilíbrio de Hardy-Weinberg, quase nunca ocorre em uma duração significativa do tempo evolutivo.

A importância das interações da seleção natural com a deriva genética na evolução adaptativa é ilustrada pela variação na beta-hemoglobina discutida na seção anterior. Notamos que, em ambientes com malária, a seleção natural retém os alelos A e S nas populações porque os indivíduos com o genótipo AS combinam, de maneira única, os benefícios da resistência à malária e respiração normal. Um terceiro alelo raro, chamado de hemoglobina C, também ocorre em algumas regiões de malária da África ocidental. Como a hemoglobina S, o alelo C foi derivado do alelo A através de uma única mutação no sexto códon (Capítulo 5); no alelo C, a lisina (AAG) substitui o ácido glutâmico (GAG). Em áreas com malária, a seleção natural age contra o alelo C em genótipos heterozigotos porque os indivíduos AC são suscetíveis à malária (como o são os indivíduos AA), e os indivíduos CS têm anemia grave. A seleção natural favorece o alelo C na forma homozigota; os indivíduos CC têm resistência à malária, respiração normal e uma aptidão muito mais alta do que os indivíduos AS em áreas de malária. Se a população fosse fixa para o alelo C, todos os indivíduos se beneficiariam tanto da resistência à malária quanto de uma respiração normal.

Por que o alelo C não se tornou o mais frequente nas regiões sujeitas à malária na África Ocidental? Sabemos, através do equilíbrio de Hardy-Weinberg, que, em populações nas quais o acasalamento é aleatório, um alelo raro ocorre quase exclusivamente em genótipos heterozigotos, juntamente com os alelos mais comuns. Já que a seleção favorece indivíduos AS em lugar dos indivíduos AC e CS em áreas com malária, a seleção tende a eliminar o alelo C dessas populações.

Em poucas populações locais do oeste da África, a deriva genética fez com que o alelo C atingisse uma frequência relativamente alta antes da introdução da malária. Apenas nessas populações, o genótipo CC ocorre com frequência alta o suficiente para que a ação positiva da seleção natural nesses indivíduos exceda o efeito negativo da seleção nos indivíduos AC e CS na mesma população. A frequência do alelo C tem aumentado, por meio de seleção natural, nessas populações locais. A expectativa é de que a seleção natural levaria à fixação nessas populações locais e de que o fluxo gênico delas para outras populações permitiria que o alelo C se fixasse pelas regiões com malária da África. A expectativa, naturalmente, é de que o tratamento efetivo da malária vai superar a necessidade de uma solução evolutiva para esse problema, já que essa solução exigiria muitas gerações e muita enfermidade. Mesmo assim, esse exemplo mostra como a interação da deriva genética, seleção natural e fluxo gênico pode mudar, da manutenção dos polimorfismos de A e S para a fixação do alelo C, a resposta de uma população à seleção mediada por malária.

Mensuração da variação genética dentro das populações

Como podemos medir a variação genética em populações naturais? A dominância genética, as interações de alelos de genes diferentes e os efeitos ambientais no fenótipo tornam difícil quantificar a variação genética indiretamente por meio da observação dos fenótipos dos organismos. Entretanto, a variabilidade pode ser quantificada no nível molecular.

Começando na década de 1960, os estudos de variação em proteínas forneceram a primeira evidência inequívoca de que as populações animais tipicamente contêm grandes quantidades de variação genética. Os estudos de polimorfismos em proteínas foram, em sua maioria, suplantados por estudos de variação nas sequências de DNA, tanto dos genomas nucleares quanto dos mitocondriais. Os estudos de DNA revelaram quantidades de variação genética que eram ainda maiores que as obtidas em estudos de proteínas. Enfatizaremos aqui as proteínas tanto por sua importância histórica quanto pela possibilidade de interpretação mais direta, usando os princípios do equilíbrio de Hardy-Weinberg (ver anteriormente).

Polimorfismo proteico

As várias formas alélicas dos genes que codificam as proteínas têm sequências de aminoácidos ligeiramente diferentes. Esse fenômeno é conhecido como **polimorfismo proteico**. Se essas diferenças afetam a carga elétrica líquida das proteínas, as diferentes formas alélicas podem ser separadas utilizando eletroforese (Figura 6.32). Podemos assim identificar os genótipos de determinados indivíduos para genes que codificam proteínas e medir as frequências alélicas da população.

Nos últimos 45 anos, os geneticistas, utilizando essa abordagem, descobriram que a variação é muito maior do que foi anteriormente postulado. Apesar dos altos níveis de polimorfismo descobertos por meio de eletroforese de proteínas (Quadro 6.1), esses estudos subestimam tanto o polimorfismo proteico quanto a variação genética total presente na população. Por exemplo, não é detectado o polimorfismo proteico que não envolve mudança de carga. Além disso, como o código genético é degenerado (mais de um códon para o mesmo aminoácido, Capítulo 5), o polimorfismo proteico não revela toda a variação genética presente em genes que codificam proteínas. As mudanças genéticas que não alteram a estrutura das proteínas algumas vezes modificam os padrões de síntese de proteínas durante o desenvolvimento e podem ser de grande importância para os organismos. Quando toda a variação é considerada, é evidente que a maioria das espécies tem um potencial enorme para mudança evolutiva futura.



Figura 6.32 Estudo da variação genética de proteínas, usando eletroforese em gel. **A.** Um aparato para eletroforese separa as variantes alélicas das proteínas que diferem quanto às cargas por causa da composição dos aminoácidos. **B.** Variação genética na proteína leucina aminopeptidase para nove caracóis comuns de jardim, *Helix aspersa*. Foram revelados dois grupos de variantes alélicas. O conjunto de cima contém dois alelos [denominados rápido (F) e lento (S) de acordo com seu movimento relativo nos campos elétricos]. Os indivíduos homozigotos para o alelo rápido mostram apenas uma única banda rápida no gel (FF), aqueles que são homozigotos para o alelo lento mostram apenas uma única banda lenta (SS) e indivíduos heterozigotos têm ambas as bandas (FS). O conjunto de baixo contém três alelos diferentes denominados rápido (F), médio (M) e lento (S). Note que nenhum dos indivíduos é homozigoto para o alelo médio (M).

Quadro 6.1 Valores do polimorfismo (P) e heterozigosidade (H) para vários animais e plantas medidos usando eletroforese de proteínas.

(a) Espécies	Número de Proteínas	P*	H*
Humanos	71	0,28	0,067
Elefante-marinho-do-norte	24	0,00	0,0
Xifosuro	25	0,25	0,057
Elefante	32	0,29	0,089
Drosophila pseudo-obscura	24	0,42	0,12
Cevada	28	0,30	0,003
Perereca-da-árvore	27	0,41	0,074
(b) Taxa	**Número de Espécies**	**P***	**H***

Plantas	–	0,31	0,10
Insetos (excluindo *Drosophila*)	23	0,33	0,074
Drosophila	43	0,43	0,14
Anfíbios	13	0,27	0,079
Répteis	17	0,22	0,047
Aves	7	0,15	0,047
Mamíferos	46	0,15	0,036
Média		0,27	0,078

Fonte: Dados de P.W. Hedrick, Population biology. Jones and Bartlett, Boston, 1984.

***P**, o número médio de alelos por gene por espécie; **H**, a proporção de genes heterozigotos por indivíduo.

Variação quantitativa

Os atributos quantitativos são aqueles que exibem variação contínua sem nenhum padrão óbvio de segregação mendeliana em sua herança. Os valores dos atributos na prole geralmente são intermediários entre os valores nos pais. Tais atributos são influenciados por variação em diversos genes, cada um seguindo herança mendeliana e contribuindo com pequenas adições para o fenótipo total. Exemplos de atributos que mostram variação quantitativa incluem o tamanho da cauda em camundongos, o tamanho de um segmento da perna de um gafanhoto, o número de lamelas branquiais do peixe-lua, o número de ervilhas em uma vagem e altura dos machos adultos da espécie humana. Quando os valores dos atributos são plotados em relação à distribuição de frequência, normalmente se aproxima de uma distribuição normal ou curva de probabilidade em forma de sino (Figura 6.33A). A maioria dos indivíduos está próxima à média; uns poucos se situam um tanto acima ou abaixo da média e os casos extremos formam as "caudas" dessa curva de frequência, com raridade crescente. Em geral, quanto maior o tamanho da amostra populacional, mais a distribuição de frequência assemelha-se a uma curva normal.

A seleção pode agir sobre caracteres quantitativos para produzir três tipos diferentes de resposta evolutiva (Figura 6.33B, C e D). Um resultado é o favorecimento dos valores médios e a inibição de valores extremos; essa situação é chamada de **seleção estabilizadora** (Figura 6.33B). A **seleção direcional** favorece um valor fenotípico que está acima ou abaixo da média e leva a média da população a se deslocar, com o tempo, em direção ao valor favorecido (Figura 6.33C). Quando pensamos sobre seleção natural produzindo mudança evolutiva, normalmente temos em mente a seleção direcional, embora devamos lembrar que esta não é a única possibilidade. Uma terceira alternativa é a **seleção disruptiva**, na qual dois fenótipos extremos são favorecidos simultaneamente, mas sua média é desfavorecida (Figura 6.33D). A população então se torna bimodal, o que leva ao predomínio de dois valores fenotípicos muito diferentes.

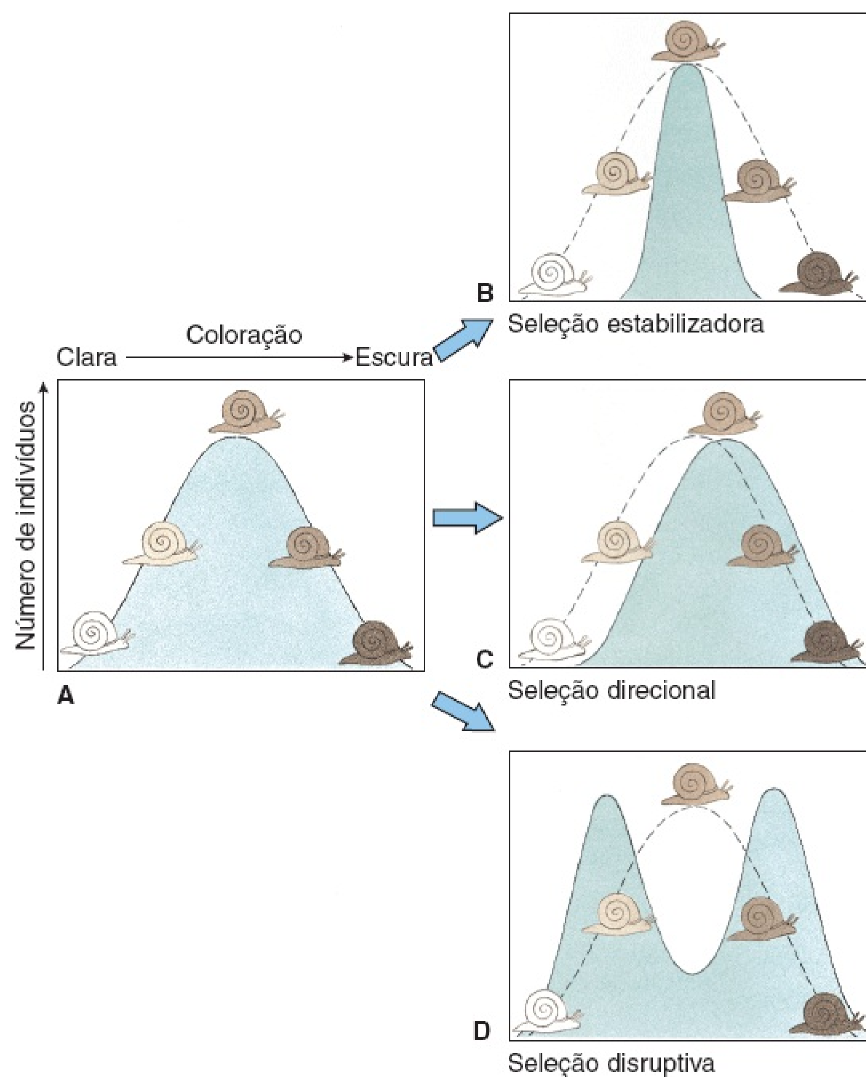


Figura 6.33 Respostas à seleção de um caráter contínuo (poligênico), a coloração de um caramujo. **A.** Distribuição da frequência da coloração antes da seleção. **B.** A seleção estabilizadora elimina as variantes mais extremas dessa população, nesse caso eliminando os indivíduos muito claros ou muito escuros, estabilizando a média. **C.** A seleção direcional desloca a média populacional, favorecendo as formas de coloração mais escura. **D.** Seleção disruptiva favorece ambos os extremos e não a média; a média permanece inalterada, mas a população não mais apresenta a distribuição dos fenótipos em forma de sino.

MACROEVOLUÇÃO | GRANDES EVENTOS EVOLUTIVOS

A **macroevolução** descreve os eventos de grande escala na evolução orgânica. A especiação provê a ligação entre microevolução e macroevolução. As grandes tendências do registro fóssil (ver Figuras 6.11, 6.12 e 6.13) estão claramente dentro do domínio da macroevolução. Os padrões e processos de macroevolução surgem dos processos microevolutivos, mas eles adquirem algum grau de autonomia ao fazê-lo. O surgimento de novas adaptações e espécies, as taxas variáveis de especiação e extinção, observadas no registro fóssil, vão além das flutuações alélicas dentro das populações.

Stephen Jay Gould reconheceu três "níveis" diferentes de tempo nos quais observamos processos evolutivos distintos. O primeiro nível constitui a escala temporal dos processos da genética de populações, que vai de dezenas a milhares de anos. O segundo nível corresponde a milhões de anos, a escala na qual as taxas de especiação e extinção são medidas e comparadas entre diferentes grupos de organismos. O equilíbrio pontuado é a teoria do terceiro nível, explicando a ocorrência de especiação e modificações morfológicas e sua associação através de milhões de anos. O terceiro nível cobre de dezenas a centenas de milhões de anos e é caracterizado pela ocorrência de extinção em massa episódica. No registro fóssil de organismos marinhos, as extinções em massa recorrem aproximadamente a cada 26 milhões de anos. Cinco dessas extinções em massa foram particularmente desastrosas (Figura 6.34). O estudo de mudanças a longo prazo na diversidade animal concentra-se nas escalas de tempo do terceiro nível (ver Figuras 6.13 e 6.34).

Especiação e extinção através do tempo geológico

A mudança evolutiva no segundo nível nos dá uma nova perspectiva da teoria de seleção natural de Darwin. Embora uma espécie possa existir por muitos milhões de anos, tem, em última análise, dois destinos evolutivos possíveis: pode originar novas espécies ou extinguir-se sem deixar descendentes. As taxas de especiação e extinção variam entre as linhagens, e as linhagens que têm as maiores taxas de especiação e as menores taxas de extinção produziram o maior número de espécies atuais. As características de uma espécie podem torná-la mais ou menos sujeita à especiação ou extinção. Já que muitas características são passadas de espécies ancestrais para os descendentes (de forma análoga à hereditariedade no nível do organismo), as linhagens cujas características aumentam a probabilidade de especiação e conferem resistência à extinção deveriam dominar o mundo vivo. Esse processo, que produz taxas diferenciais de especiação e extinção entre as espécies, é muito semelhante à seleção natural. Trata-se de um desdobramento da teoria de seleção natural de Darwin. Esse desdobramento torna-se particularmente importante para macroevolução quando aceitamos a teoria do equilíbrio pontuado, que afirma que a variação evolutiva importante ocorre principalmente entre espécies e não entre os indivíduos de uma mesma espécie.

A **seleção de espécies** abrange a sobrevivência e multiplicação diferencial de espécies ao longo do tempo geológico baseado na variação através das linhagens, especialmente quanto às propriedades emergentes no nível das espécies. Essas propriedades incluem os rituais de acasalamento, estruturação social, padrões de migração, distribuição geográfica e todas as demais propriedades que se manifestam no nível das espécies (ver Capítulo 1). As espécies descendentes normalmente se assemelham a seus ancestrais no que diz respeito a essas propriedades. Por exemplo, um sistema de acasalamento baseado em "haréns", no qual um único macho e várias fêmeas compõem uma unidade reprodutiva, caracteriza algumas linhagens de mamíferos, mas não todas. Espera-se que as taxas de especiação sejam aumentadas pelos sistemas sociais que promovem a fundação de novas populações por pequenos números de indivíduos. Alguns sistemas sociais podem aumentar a probabilidade de sobrevivência às atribulações ambientais através de ação cooperativa. Tais propriedades seriam favorecidas por seleção de espécies em tempo geológico.

A especiação diferencial e a extinção entre linhagens podem também ser causadas por variação nas propriedades no nível do organismo (como especialização *versus* generalização alimentar) em vez de propriedades no nível da espécie (ver Capítulo 1). Organismos que se especializam em uma dieta mais restrita, por exemplo, podem estar mais sujeitos ao isolamento geográfico entre populações do que organismos onívoros, porque áreas onde seu alimento preferido está escasso ou ausente funcionarão como barreiras geográficas à dispersão. Tal isolamento geográfico pode gerar oportunidades frequentes para que a especiação ocorra no tempo evolutivo. Os registros fósseis de dois grandes grupos de antílopes africanos sugerem esse resultado (ver Figura 6.11). Um grupo de pastadores especializados, que inclui os antílopes damalisco, búbalos e gnus, exibe altas taxas de extinção e especiação. Desde o final do Mioceno são conhecidas 33 espécies extintas e 7 espécies vivas, representando pelo menos 18 eventos de ramificação por especiação e 12 extinções terminais. Já o grupo de pastadores generalistas que contém os impalas não sofreu especiação nem extinção terminal durante esse mesmo intervalo de tempo. É interessante notar que, embora ambas as linhagens apresentem grandes diferenças quanto à diversidade e às taxas de especiação e extinção, elas não diferem significativamente no número total de animais vivos hoje.

A paleontóloga Elisabeth Vrba, cuja pesquisa produziu os resultados da Figura 6.11, usa o termo **macroevolução efetiva** para descrever as taxas diferenciais de especiação e extinção entre as linhagens, causadas por propriedades que se manifestam no nível de organismo. Ela reservou o termo seleção de espécies para os casos em que as propriedades emergentes no nível de espécie fossem de importância primária. Outros paleontólogos evolutivos consideram que macroevolução efetiva é um subconjunto de seleção de espécies porque as diferenças de aptidão ocorrem entre as várias linhagens, e não entre organismos dentro de uma mesma espécie.

Extinções em massa

Quando estudamos a mudança evolutiva em uma escala de tempo ainda maior, observamos eventos episódicos nos quais, simultaneamente, um grande número de táxons se extingue. Esses eventos são chamados de **extinção em massa** (ver Figura 6.34). O episódio mais cataclísmico aconteceu há cerca de 245 milhões de anos, quando pelo menos metade das famílias de invertebrados marinhos de águas rasas e integralmente 90% das espécies de invertebrados marinhos desapareceram em poucos milhões de anos. Esse evento foi a **extinção do Permiano**. A **extinção do Cretáceo**, que ocorreu há cerca de 65

milhões de anos, marcou o fim dos dinossauros, assim como de vários invertebrados marinhos e muitos táxons de reptilianos pequenos.

As causas dos eventos de extinção em massa e a cronologia evolutiva dos intervalos de aproximadamente 26 milhões de anos são difíceis de explicar. Algumas pessoas propuseram explicações biológicas para esses episódios de extinção em massa e outras as consideram artefatos estatísticos e taxonômicos. Walter Alvarez propôs que a Terra foi ocasionalmente bombardeada por asteroides, que causaram essas extinções em massa (Figura 6.35). O efeito drástico desse bombardeio no planeta foi observado em julho de 1994, quando os fragmentos do cometa Shoemaker-Levy 9 bombardearam Júpiter. Estima-se que o primeiro fragmento a atingir Júpiter tinha a força de 10 milhões de bombas de hidrogênio. Vinte fragmentos adicionais atingiram Júpiter na semana seguinte, um dos quais era 25 vezes mais poderoso que o primeiro fragmento. O bombardeio foi o evento mais violento já registrado na história do sistema solar. Um bombardeio semelhante ocorrendo na Terra suspenderia uma nuvem de partículas na atmosfera, bloqueando a luz do Sol e causando mudanças drásticas no clima. As mudanças nas temperaturas desafiariam as tolerâncias ecológicas de muitas espécies. A hipótese de Alvarez está sendo testada de diversas maneiras, incluindo a procura pelas crateras de impacto deixadas pelos asteroides e pelo conteúdo mineral alterado de estratos rochosos em locais onde ocorreram as extinções em massa. A concentração atípica de irídio, um elemento raro na Terra, em estratos na fronteira Cretáceo-Terciário, implica que esse elemento entrou na atmosfera por meio do bombardeio de asteroides. Embora muitos tipos de dados geológicos sustentem o impacto maciço de asteroides na fronteira Cretáceo-Terciário, essa evidência não aparece para outras grandes extinções, como mostra a Figura 6.34.

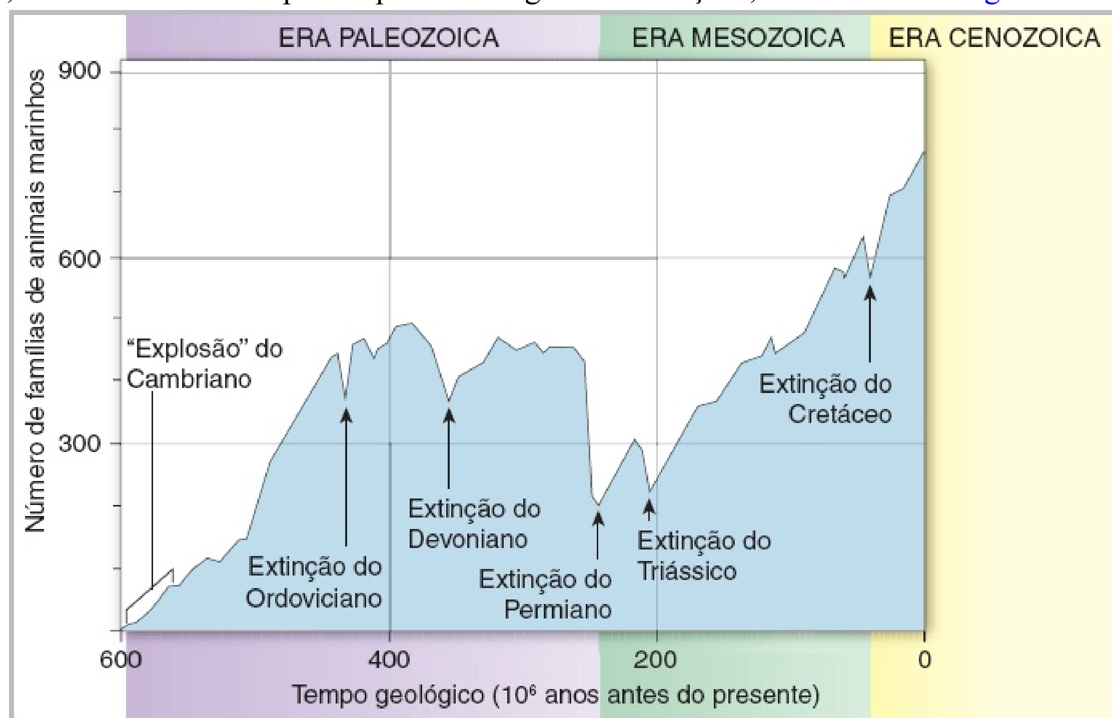


Figura 6.34 As mudanças em números de famílias de animais marinhos ao longo do período Cambriano e até o presente. Quedas abruptas representam as cinco grandes extinções de animais marinhos calcificados. Note que, apesar das extinções, o número total de famílias marinhas aumentou até o presente.



Figura 6.35 A cratera de meteoro no deserto do Arizona é uma das mais jovens e bem preservadas crateras de impacto. Os geólogos estimam que foi formada há aproximadamente 50.000 anos, quando um meteoro de 30 m e pesando 100.000 toneladas aterrizou com uma velocidade de 20 km/s. Os impactos de asteroides associados às extinções em massa do fim do Cretáceo deveriam ter excedido muito o poder desse impacto, mas as mudanças geológicas que se acumularam nos últimos 65 milhões de anos reduziram a preservação dessas crateras.

Em alguns casos, as linhagens favorecidas por seleção de espécies são mais suscetíveis às extinções em massa. As mudanças climáticas produzidas pelo hipotético bombardeio de asteroides produziriam efeitos seletivos muito diferentes dos encontrados em outras ocasiões durante a história terrestre. A discriminação seletiva de certos atributos biológicos por eventos de extinção em massa é chamada de seleção catastrófica de espécies. Por exemplo, os mamíferos sobreviveram à extinção em massa do fim do Cretáceo que destruiu os dinossauros e outros grupos proeminentes de vertebrados e invertebrados. Após esse evento, os mamíferos foram capazes de utilizar recursos ambientais que lhes foram previamente negados, iniciando assim sua irradiação adaptativa.

A seleção natural, a seleção de espécies e a seleção catastrófica de espécies interagem para produzir as tendências macroevolutivas observadas no registro fóssil. Os estudos desses processos causais em interação tornaram a paleontologia evolutiva moderna um campo ativo e estimulante.

Resumo

Evolução orgânica explica a diversidade dos organismos atuais como sendo o resultado histórico de mudança gradual a partir de formas preexistentes. A teoria evolutiva é fortemente identificada com Charles Robert Darwin, que apresentou a primeira explicação plausível para mudança evolutiva. Darwin derivou muito do material usado para construir sua teoria de suas experiências na viagem de 5 anos ao redor do mundo a bordo do H.M.S. *Beagle*.

A teoria evolutiva de Darwin tem cinco grandes componentes. Sua proposição mais elementar é a de mudança contínua, a teoria de que o mundo dos seres vivos não está constante ou em ciclagem permanente, mas continuamente sujeito a mudanças irreversíveis com continuidade da vida passada para a presente. O registro fóssil demonstra amplamente a mudança contínua através da permanente flutuação da diversidade e forma animal após a explosão do Cambriano, há 600 milhões de anos. A teoria de Darwin de descendência comum afirma que todos os organismos descendem de um ancestral comum por meio da ramificação de linhagens genealógicas. Essa teoria explica as homologias morfológicas entre os organismos como sendo características herdadas com modificação de um atributo presente em seu ancestral evolutivo comum. Os padrões de homologia formados por descendência comum com modificação permitem-nos classificar os organismos de acordo com suas relações evolutivas.

As mudanças na cronologia dos processos embriológicos, chamadas de heterocronia, e as mudanças em sua posição no

corpo, chamadas de heterotopia, explicam a evolução de novas homologias morfológicas. Um módulo evolutivo de desenvolvimento é um conjunto de processos de desenvolvimento e genes associados que podem ser expressos como uma unidade em diferentes partes do corpo, produzindo estruturas diferentes com algumas propriedades de desenvolvimento compartilhadas. A evolução dos membros em vertebrados terrestres ocorreu pela expressão, localizada no broto do membro, de uma série de processos de desenvolvimento que evoluíram inicialmente para construir parte da coluna vertebral. A evolvabilidade denota o potencial de evolução de novos atributos morfológicos em uma linhagem através da utilização de conjuntos de módulos de desenvolvimento como ferramenta evolutiva.

Um corolário da descendência comum é a *multiplicação* das espécies ao longo do tempo evolutivo. A especiação alopátrica designa a evolução de barreiras reprodutivas entre populações geograficamente separadas, levando à geração de novas espécies. Em alguns animais, especialmente insetos parasitos que se especializam em diferentes hospedeiros, a especiação pode ocorrer sem isolamento geográfico, sendo chamada de especiação simpátrica. Entre a especiação alopátrica e a simpátrica está um terceiro tipo, a especiação parapátrica, na qual as mudanças ambientais dividem a espécie em duas partes ambientalmente isoladas que, à medida que divergem em espécies distintas, mantêm contato através de uma fronteira geográfica.

A irradiação adaptativa é a proliferação de muitas formas adaptativamente diversas a partir de uma única linhagem ancestral em período de tempo evolutivo relativamente curto, cerca de poucos milhões de anos. Os arquipélagos oceânicos como as ilhas Galápagos são particularmente propícios a esse tipo de irradiação adaptativa de organismos terrestres.

A teoria do *gradualismo* de Darwin afirma que as grandes diferenças fenotípicas entre as espécies são produzidas pela acumulação de muitas mudanças pequenas ao longo do tempo evolutivo. O gradualismo ainda é controverso. As mutações que têm grandes efeitos sobre um organismo têm sido úteis no intercruzamento de animais, levando alguns a contestar a afirmação de Darwin de que tais mutações não são importantes para a evolução. Em uma escala de tempo macroevolutiva, o equilíbrio pontuado estabelece que a maior parte da mudança evolutiva ocorre durante eventos relativamente curtos de ramificação por especiação, separados por longos intervalos nos quais pouca modificação fenotípica se acumula.

A quinta proposição principal de Darwin é a de que a seleção natural é a força que guia a evolução. O princípio é baseado nas observações de que todas as espécies reproduzem-se em excesso, levando à luta pelos recursos limitados que permitem sua existência. Como não há dois organismos exatamente iguais e como os atributos variáveis são pelo menos em parte herdáveis, aqueles organismos cujo dote hereditário intensifica seu uso dos recursos para a sobrevivência e a reprodução contribuem desproporcionalmente para a próxima geração. Ao longo de muitas gerações, a seleção da variação pela seleção natural produz novas espécies e adaptações.

As mutações são, em última análise, a fonte de todas as novas variações sobre a qual a seleção natural opera. A teoria de Darwin enfatiza que a variação é aleatoriamente produzida com respeito às necessidades do organismo, e que a sobrevivência e reprodução diferenciais conferem uma direção para a mudança evolutiva. A teoria da seleção natural de Darwin foi revisada por volta de 1900 e nas décadas subsequentes, através da retificação de suas incorreções genéticas. Essa teoria modificada é chamada de neodarwinismo.

Os geneticistas de população descobriram os princípios pelos quais as propriedades genéticas das populações mudam com o tempo. Uma descoberta particularmente importante, chamada de equilíbrio de Hardy-Weinberg, mostrou que o processo hereditário não muda, isoladamente, a composição genética das populações. Fontes importantes de mudança evolutiva incluem mutação, deriva genética, acasalamento não aleatório, migração, seleção natural e suas interações.

O neodarwinismo, da forma elaborada pelos geneticistas de população, formou a base da Teoria Sintética das décadas de 1930 e 1940. A genética, a história natural, a paleobiologia e a sistemática foram unificadas pelo objetivo comum de expandir nosso conhecimento da evolução darwiniana. A microevolução compreende os estudos da mudança genética nas populações contemporâneas. Esses estudos mostraram que a maioria das populações naturais apresenta enorme quantidade de variações. A macroevolução compreende os estudos da mudança evolutiva em uma escala de tempo geológica. Os estudos macroevolutivos medem as taxas de especiação, extinção e mudanças na diversidade ao longo do tempo. Esses estudos expandiram a teoria evolutiva de Darwin para incluir processos de nível mais alto que regulam as taxas de especiação e extinção de linhagens, incluindo seleção de espécies e seleção catastrófica de espécies.

Questões de revisão

1. Resuma em poucas palavras o conceito do processo evolutivo de Lamarck. O que há de errado com esse conceito?
2. O que é "uniformismo"? Como influenciou a teoria de Darwin?
3. Por que a viagem do *Beagle* foi tão importante para as ideias de Darwin?
4. Qual era a ideia-chave contida no ensaio de Malthus sobre populações que ajudou Darwin a formular sua teoria de seleção natural?
5. Explique como cada um dos elementos seguintes contribui para a teoria evolutiva de Darwin: fósseis; distribuição geográfica de organismos aparentados; homologia; classificação animal.
6. Como os evolucionistas modernos veem a relação entre ontogenia e filogenia? Explique como a observação de pedomorfose contradiz a "lei biogenética de Haeckel".
7. Quais são as diferenças mais importantes entre os modos vicariantes e de evento fundador de especiação alopátrica?
8. O que são barreiras reprodutivas? Como diferem as barreiras pré-acasalamento e pós-acasalamento?
9. Sob quais condições postula-se a especiação simpátrica?
10. Qual a principal lição evolutiva proporcionada pelos tentilhões de Darwin nas ilhas Galápagos?
11. Como a observação de mutações em animais domésticos pode ser utilizada para contestar a teoria de gradualismo de Darwin? Por que Darwin rejeitou tais mutações como sendo desprovidas de importância evolutiva?
12. O que a teoria do equilíbrio pontuado afirma sobre a ocorrência de especiação no tempo geológico? Que observação levou a essa teoria?
13. Descreva as observações e inferências que compõem a teoria de seleção natural de Darwin.
14. Identifique os componentes aleatórios e não aleatórios da teoria da seleção natural de Darwin.
15. Descreva algumas das críticas recorrentes à teoria da seleção natural de Darwin. Como podem ser refutadas?
16. Usando os dados mostrados na Figura 6.32, calcule as frequências dos alelos nos grupos superior e inferior das bandas.
17. Assuma que esteja amostrando um atributo em populações animais; o atributo é controlado por um único par alélico, *A* e *a*, e é possível distinguir entre todos os três fenótipos *AA*, *Aa* e *aa* (herança intermediária). Suas amostras incluem:

População	***AA***	***Aa***	***aa***	**TOTAL**
I	300	500	200	1.000
II	400	400	200	1.000

    Calcule a distribuição de fenótipos em cada população de acordo com o esperado pelo equilíbrio de Hardy-Weinberg. A população I está em equilíbrio? A população II está em equilíbrio?

18. Se, após o estudo de um atributo determinado por um único par de alelos em uma população, descobre-se que a população não está em equilíbrio, quais as possíveis razões para explicar essa ausência de equilíbrio?
19. Explique por que a deriva genética é mais forte em populações pequenas.
20. Descreva como os efeitos da deriva genética e da seleção natural podem interagir em uma espécie subdividida.
21. É mais fácil para a seleção natural remover um alelo deletério recessivo de uma população que se acasala aleatoriamente ou de uma população que tem alto grau de endogamia? Por quê?
22. Faça a distinção entre microevolução e macroevolução e descreva alguns dos processos evolutivos evidentes apenas no nível macroevolutivo.

Para aprofundar seu taciocínio. Explique por que a evidência em favor da teoria de descendência comum de Darwin não depende da validade das hipóteses específicas de gradualismo evolutivo ou seleção natural.

Referências selecionadas

Avise, J. C. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um relato interessante e legível sobre o uso de estudos moleculares para nos ajudar a compreender a evolução.*

Browne, E. J. 2002. Charles Darwin: a biography. New York, Knopf. *Uma biografia abrangente de Darwin, em dois volumes, concluída em 2002.*

Conner, J. K., and D. L. Hartl. 2004. A primer of ecological genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um*

texto introdutório sobre genética de populações.

Coyne, J. A., and H. A. Orr. 2004. Speciation. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Uma cobertura detalhada da especiação com ênfase em controvérsias neste campo.*

Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray. *Havia cinco edições subsequentes do autor.*

Freeman, S., and J. C. Herron. 2007. Evolutionary analysis, ed. 4. Upper Saddle River, New Jersey, Pearson/Prentice Hall. *Um livro didático introdutório sobre a biologia evolutiva desenvolvido para graduandos em Biologia.*

Futuyma, D. J. 2013. Evolution, ed. 3. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um livro didático introdutório bastante completo sobre a evolução.*

Gould, S. J. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard University Press. *Uma discussão provocadora sobre o que nos contam os fósseis sobre a natureza da história evolutiva da vida.*

Hall, B. K., and W. M. Olson (eds.). 2003. Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard Univ. Press. *Uma explicação completa dos conceitos principais da biologia evolutiva do desenvolvimento por pesquisadores renomados.*

Hartl, D. L., and A. G. Clark. 2007. Principles of population genetics, ed. 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um livro didático atual sobre genética de populações.*

Jablonski, D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology 31:S192–210. *Uma revisão da teoria da extinção.*

Levinton, J. S. 2001. Genetics, paleontology and macroevolution, ed. 2. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Uma discussão provocadora sobre a base darwiniana da teoria macroevolutiva.*

McCalman, I. 2009. Darwin's armada: four voyages and the battle for the theory of evolution. New York, W. W. Norton and Co. *Uma história divertida sobre as viagens oceânicas feitas por Charles Darwin, Joseph Hooker, Thomas Henry Huxley e Alfred Russel Wallace e como essas viagens influenciaram suas teorias evolutivas.*

Mayr, E. 2001. What evolution is. New York, Basic Books. *Uma pesquisa geral sobre a evolução por um renomado biólogo evolutivo.*

Mousseau, T. A., B. Sinervo, and J. Endler (eds.). 2000. Adaptive genetic variation in the wild. Oxford, U.K., Oxford University Press. *Exemplos detalhados de variações genéticas adaptativamente importantes em populações naturais.*

Nielsen, R., and M. Slatkin. 2013. An introduction to population genetics: theory and applications. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Uma cobertura introdutória completa da genética de populações destinada a alunos já graduados ou na graduação.*

Ruse, M. 1998. Philosophy of biology. Amherst, New York, Prometheus Books. *Uma coleção de ensaios sobre biologia evolutiva, incluindo informações sobre o Tratamento equilibrado do Arkansas para a Lei "Creation-Science and Evolution-Science Act".*

Stokstad, E. 2001. Exquisite Chinese fossils add new pages to book of life. Science 291:232-236. *Descobertas animadoras de fósseis ajudam a concluir nossa compreensão da história evolutiva da vida. Alguns artigos relacionados vêm logo após este.*

Templeton, A. R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Hoboken, New Jersey, Wiley-Liss. *Um tratamento criterioso da teoria evolutiva no nível populacional.*

West-Eberhard, M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford, U.K., Oxford University Press. *Uma discussão provocadora do papel do desenvolvimento e da modularidade na evolução.*

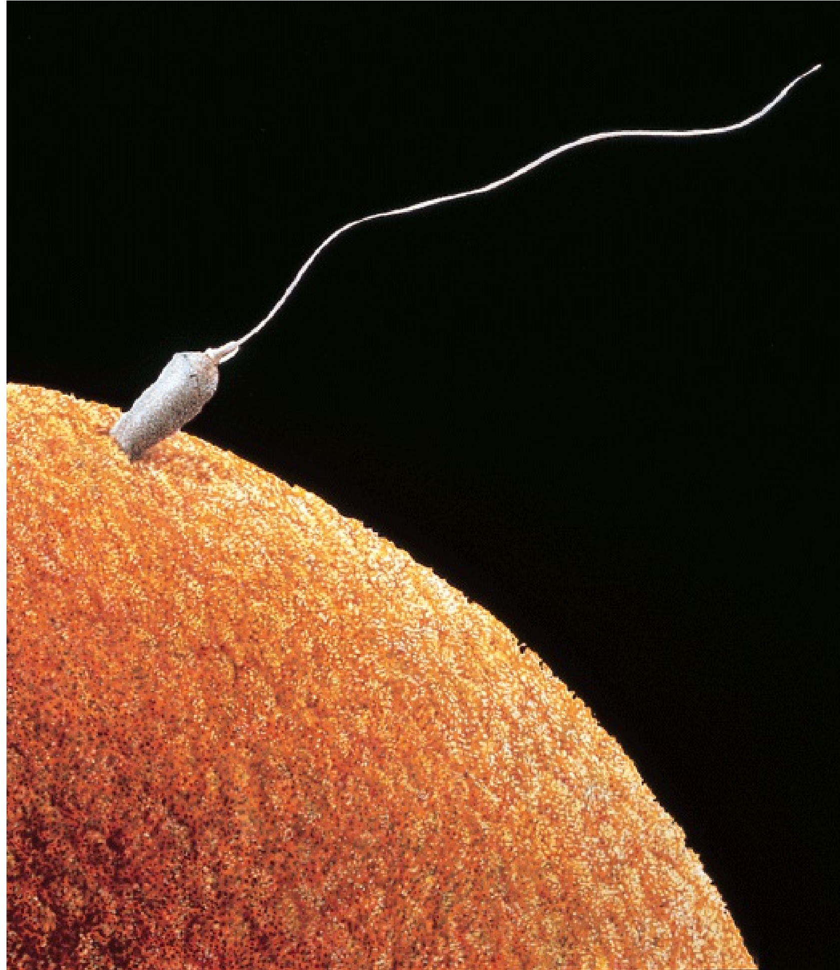
* N.T.: No original *ape*, qualquer dos grandes primatas do Velho Mundo da família Pongidae, que inclui o chimpanzé, o gorila, o gibão e o orangotango; alguns autores associam a palavra *ape* à superfamília Hominoidea.

* N.T.: Royal Navy, sigla associada a oficiais da marinha britânica.

* N.T.: Shale designa um depósito de xisto, Burgess é o nome próprio desse depósito específico; Burgess Shale é ocasionalmente traduzido como folhelho ou xistos de Burgess.

CAPÍTULO 7

O Processo Reprodutivo



O óvulo e o espermatozoide humanos no momento da fecundação.

"Omne vivum ex ovo"

Em 1651, nos últimos anos de uma longa vida, William Harvey, o fisiologista inglês que havia fundado a fisiologia experimental ao explicar o circuito sanguíneo, publicou um tratado sobre a reprodução. Ele afirmou que toda a vida se desenvolve a partir do ovo – *omne vivum ex ovo*. Harvey foi engenhoso, uma vez que não tinha meios para visualizar os ovos de muitos animais, especialmente o ovo microscópico dos mamíferos, que, a olho nu, não é maior do que um grão de poeira. E mais ainda, Harvey afirmou que os ovos são lançados em seu curso de desenvolvimento por alguma influência do sêmen, uma conclusão que foi ou extraordinariamente perceptiva, ou então uma conjetura afortunada, uma vez que o espermatozoide também era invisível para Harvey. Tais ideias diferiam nitidamente das noções de biogênese então existentes, que viam a vida surgindo de muitas fontes, das quais os ovos eram apenas uma dentre elas. Harvey descreveu características da reprodução sexuada na qual os dois progenitores, macho e fêmea, devem produzir gametas que se unem para formar um novo indivíduo.

Apesar da importância da afirmação de Harvey de que toda a vida se origina de ovos, ela não era totalmente correta. A vida surge da reprodução de vida preexistente, e a reprodução pode não estar restrita a óvulos e espermatozoides. A reprodução assexuada, ou seja, a criação de novos indivíduos geneticamente idênticos por meio de brotamento, fragmentação ou fissão de um único progenitor, é comum e até mesmo característica em alguns filos. Entretanto, a maioria dos animais

descobriu que a reprodução sexuada era uma estratégia vitoriosa, provavelmente porque a reprodução sexuada promove a diversidade, aumentando a sobrevivência da linhagem a longo prazo, em um mundo que está continuamente sofrendo mudanças.

A reprodução é uma das propriedades ubíquas da vida. A evolução está intrinsicamente ligada à reprodução, porque a incessante substituição de antecessores envelhecidos por vida nova fornece às populações animais os meios para se adaptar a um ambiente em mudança. Neste capítulo, fazemos a distinção entre reprodução assexuada e sexuada, bem como exploramos os motivos pelos quais, pelo menos para os animais multicelulares, a reprodução sexuada é predominante. Nós então consideraremos, por sua vez, a origem e maturação das células germinativas, os padrões de reprodução dos animais, os planos dos sistemas reprodutivos e, finalmente, os eventos endócrinos que coordenam a reprodução.

NATUREZA DO PROCESSO REPRODUTIVO

São conhecidos dois modos de reprodução: assexuada e sexuada. Na reprodução **assexuada** (Figura 7.1A e B) existe apenas um progenitor, sem órgãos nem células reprodutivas especiais. Cada organismo, logo que se torna adulto, pode produzir cópias geneticamente idênticas de si mesmo. A reprodução **sexuada** (Figura 7.1C e D), como regra, envolve dois progenitores, cada um dos quais contribui com **células germinativas** especiais (**gametas** ou **células sexuais**) que, após se unirem durante o processo de fecundação, levam ao desenvolvimento de um novo indivíduo. O **zigoto** formado dessa união recebe material genético de ambos os progenitores, e a combinação dos genes (Capítulo 5) produz um indivíduo geneticamente ímpar, com as características da espécie, mas também com atributos que o distinguem de seus pais. Ao recombinar as características dos progenitores, a reprodução sexuada multiplica a variabilidade e torna possível a evolução de formas mais diversas. Os mecanismos para a troca de genes entre indivíduos são mais limitados nos organismos cuja reprodução é apenas assexuada.

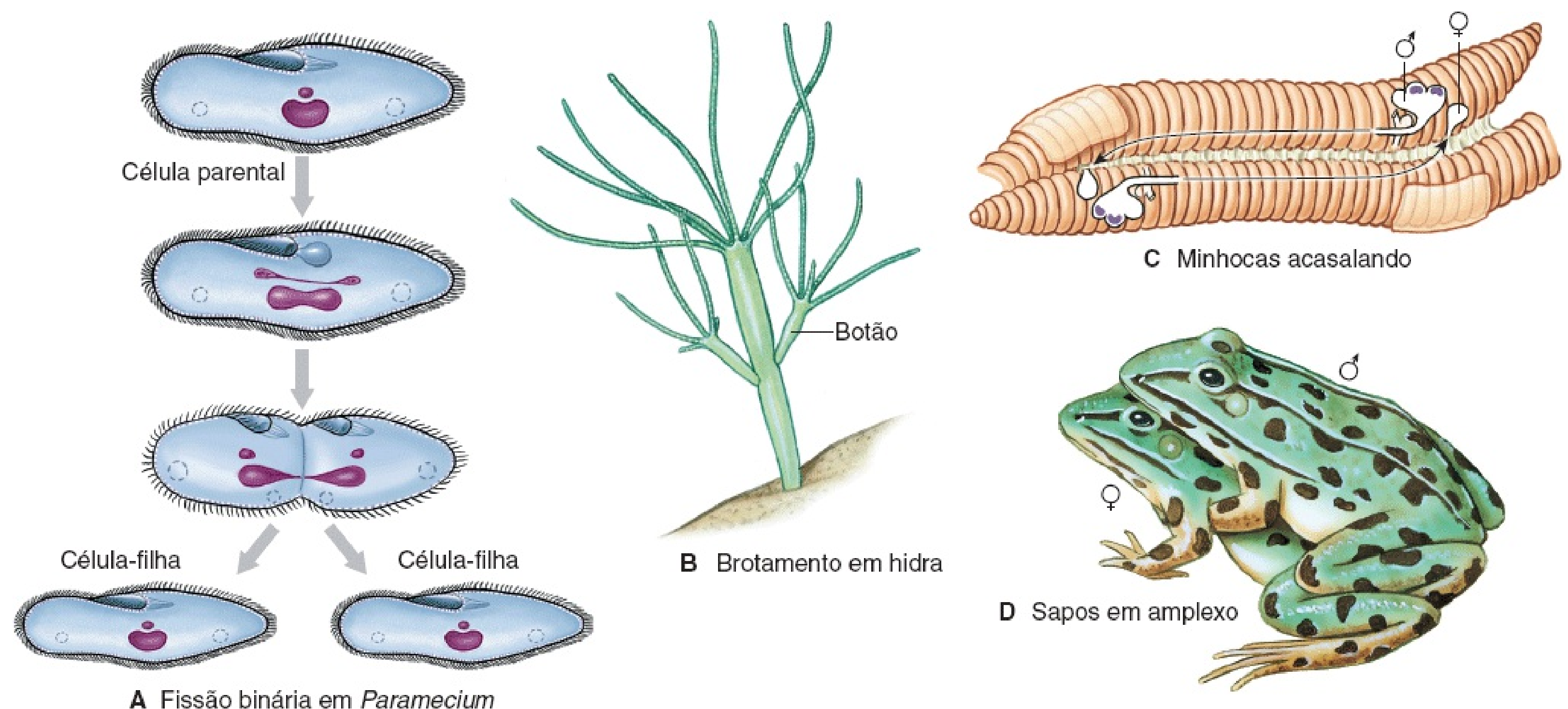


Figura 7.1 Exemplos de reprodução assexuada e sexuada nos animais. **A.** Fissão binária de *Paramecium*, um eucariota, produz dois indivíduos a partir de um progenitor. **B.** Brotamento, uma forma simples de reprodução assexuada, mostrada em uma hidra, um animal radial. Eventualmente, os brotos mostrados crescendo da hidra central, progenitora, destacam-se e crescem em indivíduos completamente formados. **C.** Minhocas reproduzem-se sexualmente, mas são hermafroditas: cada indivíduo é dotado de órgãos masculinos e femininos. Cada minhoca libera espermatozoides pelo poro genital. Esses percorrem o sulco até o receptáculo seminal do seu parceiro. **D.** Sapos em posição de acasalamento (amplexo) representando a reprodução bissexual, a forma mais comum de reprodução sexuada que envolve dois indivíduos: um macho e uma fêmea.

Reprodução assexuada | Reprodução sem gametas

A reprodução assexuada (Figura 7.1A e B e também Capítulos 13 e 17) é a produção de indivíduos sem gametas (óvulos ou

espermatozoides). Incluem-se vários processos diferentes, todos sem envolver sexo ou um segundo progenitor. Toda a prole produzida por reprodução assexuada tem o mesmo genótipo (a não ser que ocorra mutação) e são **clones** do progenitor.

A reprodução assexuada aparece em bactérias e eucariotas unicelulares, bem como em muitos filos de invertebrados como cnidários (ver Capítulo 13), briozoários (ver Capítulo 15), anelídeos (ver Capítulo 17), equinodermos (ver Capítulo 22) e hemicordados (ver Capítulo 22). Os animais de alguns táxons podem se reproduzir tanto assexuada como sexuadamente. Nesses grupos, a reprodução assexuada garante um rápido aumento em números antes de os indivíduos atingirem a maturidade sexual. A reprodução assexuada é rara entre os vertebrados. Há, pelo menos, 50 espécies que se reproduzem por partenogênese (ver a seguir); alguns não envolvem a meiose ou envolvem apenas os estágios iniciais da meiose antes que ocorra a redução de cromossomos. São, assim, essencialmente clones e podem ser classificados como reprodução assexuada.

As formas básicas da reprodução assexuada são fissão (binária e múltipla), brotamento, gemulação e fragmentação.

A **fissão binária** é comum em bactérias e protozoários (Figura 7.1A). Na fissão binária, o corpo do progenitor unicelular divide-se por mitose (Capítulo 3) em duas partes aproximadamente iguais, e cada uma delas desenvolve-se em um indivíduo semelhante ao progenitor. A fissão binária pode ser longitudinal, como nos protozoários flagelados, ou transversal, como nos protozoários ciliados (ver Capítulo 11). Na **fissão múltipla**, ou **esquizogonia**, o núcleo se divide várias vezes antes da divisão do citoplasma, produzindo muitas células-filhas simultaneamente. A formação de esporos, chamada esporogonia, é uma forma de fissão múltipla comum em alguns protozoários parasitos, como, por exemplo, os parasitos de malária (ver Figura 11.30).

O **brotamento** é a divisão desigual de um organismo. Um novo indivíduo surge como um botão (broto) que cresce em seu progenitor, desenvolve órgãos como os dele e, então, desprende-se. O brotamento ocorre em vários filos animais e é especialmente proeminente nos cnidários (Figura 7.1B; ver também Capítulo 17).

A **gemulação** é a formação de um novo indivíduo a partir de um agregado de células envolvido por uma cápsula resistente, chamada gêmula (ver Figura 12.11). Em muitas esponjas de água doce, as gêmulas desenvolvem-se no outono e sobrevivem ao inverno no corpo seco ou congelado do progenitor. Na primavera, as células encapsuladas tornam-se ativas, emergem da cápsula e crescem em uma nova esponja.

Na **fragmentação**, um animal multicelular quebra-se em duas ou mais partes, e cada fragmento é capaz de tornar-se um indivíduo completo. Muitos invertebrados podem se reproduzir assexuadamente simplesmente quebrando-se em duas partes e, então, regenerando as partes ausentes dos fragmentos, como, por exemplo, a maioria das anêmonas e muitos hidrozoários (ver Capítulo 13). Muitos equinodermas podem regenerar partes perdidas, mas isto não é o mesmo que reprodução por fragmentação.

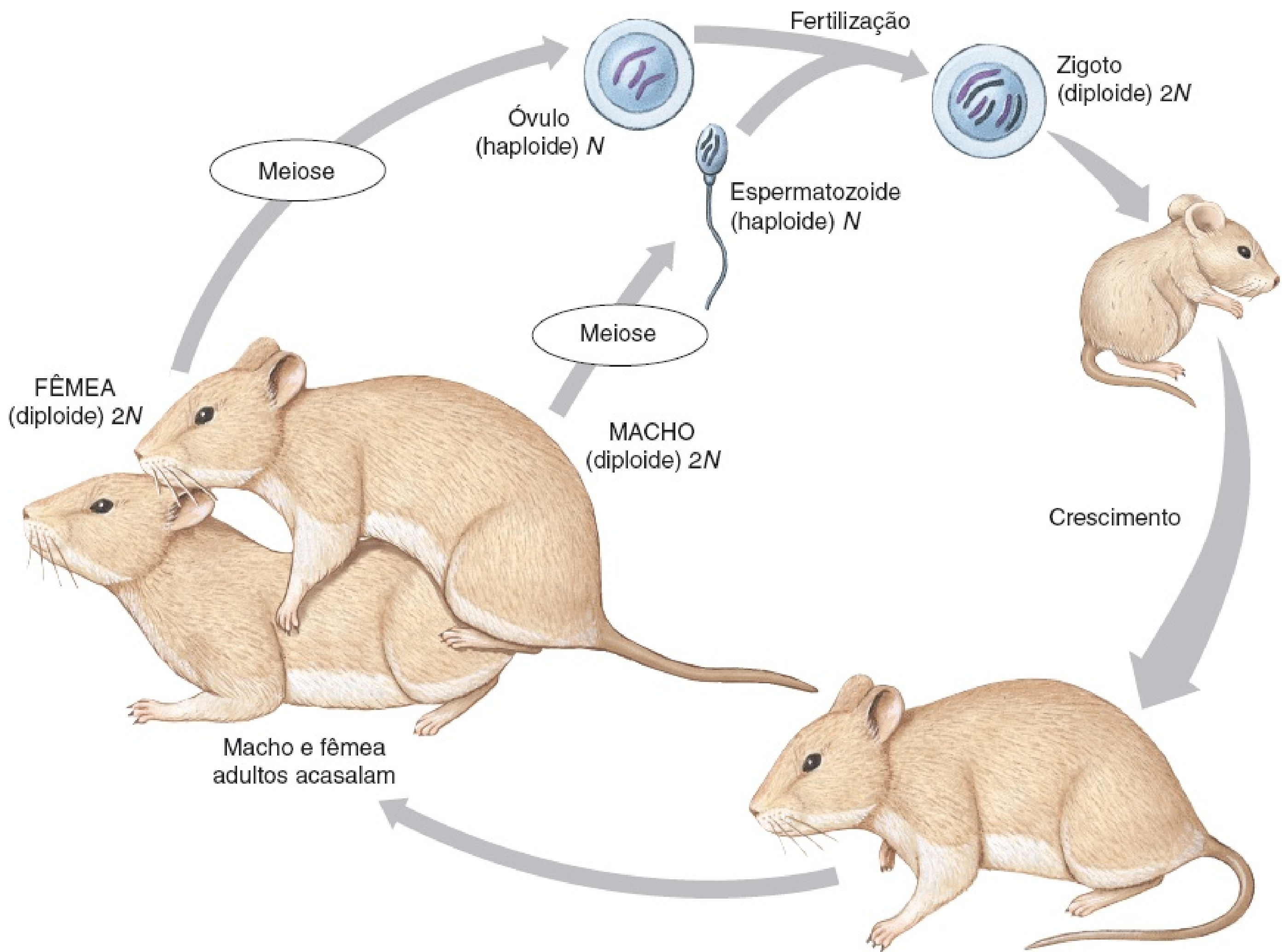


Figura 7.2 Um ciclo de vida sexuado. O ciclo de vida começa com células germinativas haploides, formadas por meiose, combinando-se para formar um zigoto diploide, que cresce por mitoses até um adulto. A maior parte do ciclo de vida é transcorrida como um organismo diploide.

Reprodução sexuada | Reprodução com gametas

A reprodução sexuada é a produção de indivíduos a partir de gametas. A reprodução **bissexual** (ou **biparental**) é a forma mais comum e envolve dois indivíduos separados. **Hermafroditismo** e **partenogênese** são formas menos comuns de reprodução sexuada.

Reprodução bissexuada

A reprodução bissexuada é a *produção de filhotes formados pela união dos gametas de dois progenitores diferentes* (Figuras 7.1C, D e 7.2). Os filhotes, por conseguinte, terão um genótipo novo e diferente daqueles dos dois progenitores (ver Capítulo 5). Os progenitores são caracteristicamente de **sexos** diferentes, macho e fêmea (existem exceções entre os organismos com reprodução sexuada, como bactérias e alguns protozoários, em que não existem sexos diferentes). Cada um tem seu próprio sistema reprodutivo e produz apenas um tipo de célula germinativa, espermatozoide ou óvulo, raramente ambos. Praticamente todos os vertebrados e muitos invertebrados têm sexos separados, e essa condição é chamada **dioica** (do grego *di*, dois + *oikos*, casa). Os animais que apresentam ambos órgãos reprodutivos são **monoicos** (do grego *mono*, único + *oikos*, casa). Esses animais são chamados **hermafroditas** (da combinação dos nomes do deus grego Hermes e da deusa Afrodite). Essa forma de reprodução é descrita mais adiante.

A distinção entre macho e fêmea não é baseada em nenhuma diferença de tamanho ou aparência dos progenitores, mas sim no tamanho e mobilidade dos gametas que eles produzem. O **óvulo**, produzido pela fêmea, é grande (porque é a fonte primária de citoplasma para o zigoto e normalmente contém vitelo armazenado, para sustentar o desenvolvimento inicial), não tem mobilidade e é produzido em quantidades relativamente pequenas. O **espermatozoide**, produzido pelo macho, é pequeno, móvel e produzido em números enormes. Cada espermatozoide é uma embalagem simplificada para o material genético altamente concentrado, projetado para o único objetivo de alcançar e fertilizar um óvulo.

Existe outro evento crucial que distingue a reprodução sexuada da assexuada: a **meiose**, que é um tipo de divisão celular específica para produção de gametas (descrita com detalhes no Capítulo 5). A meiose difere da divisão celular usual (mitose) porque é uma divisão dupla. Os cromossomos separam-se 1 vez, mas cada célula divide-se *duas vezes*, o que produz quatro células, cada uma com a metade do número original de cromossomos (número **haploide**). A meiose é seguida pela **fertilização**, na qual dois gametas haploides combinam-se para restaurar o número cromossômico normal (**diploide**) da espécie.

A nova célula (zigoto), que agora começa a se dividir por mitose (descrita no Capítulo 3), tipicamente tem números iguais de cromossomos provenientes de cada progenitor e é um indivíduo único, que leva consigo uma recombinação das características parentais. A recombinação genética é a grande força da reprodução sexuada, pois fornece continuamente novas combinações genéticas para a população.

Muitos organismos unicelulares reproduzem-se tanto sexuada como assexuadamente. Quando ocorre a reprodução sexuada, ela pode ou não envolver gametas masculinos e femininos. Quando os gametas não estão envolvidos, dois progenitores sexualmente maduros unem-se para trocar material dos núcleos ou fundir citoplasmas (**conjugação**, Capítulo 11). Nesses casos não existem sexos separados.

Na maioria dos animais, a diferença entre macho e fêmea é mais claramente evidente. Os órgãos que produzem células germinativas são chamados **gônadas**. A gônada que produz espermatozoides é um **testículo** (Figura 7.12) e a que produz óvulos é um **ovário** (Figura 7.13). As gônadas são os **órgãos sexuais primários**, os únicos órgãos sexuais encontrados em determinados grupos de animais. A maioria dos animais, entretanto, tem vários **órgãos sexuais acessórios** (como pênis, vagina, ovidutos e útero) que transferem ou recebem células germinativas. Nos órgãos sexuais primários, as células germinativas, durante seu desenvolvimento, sofrem muitas mudanças complicadas cujos detalhes são descritos adiante.

Hermafroditismo

Os animais que têm ambos os órgãos, masculino e feminino, no mesmo indivíduo são chamados **hermafroditas**, e a condição é chamada **hermafroditismo**. Em contraste com a condição dioica de sexos separados, os hermafroditas são monoicos, o que significa que um mesmo organismo apresenta ambos os órgãos, feminino e masculino. Muitos animais invertebrados sésseis, subterrâneos ou endoparasitas são hermafroditas, como, por exemplo, a maioria dos platelmintos (ver Capítulo 14), alguns hidrozoários e anelídeos e todas as cracas (ver Capítulo 20) e caracóis (moluscos) pulmonados (ver Capítulo 16), bem como uns poucos vertebrados (alguns peixes). Alguns hermafroditas fertilizam-se a si próprios, mas a maioria evita a autofertilização e troca células germinativas com outro membro da mesma espécie (Figuras 7.1C e 7.3). Uma vantagem é que, com todos os indivíduos produzindo óvulos, uma espécie hermafrodita pode potencialmente produzir 2 vezes mais descendentes do que espécies dioicas em que metade dos indivíduos são machos improdutivos. Alguns peixes são **hermafroditas sequenciais**, nos quais, em cada indivíduo, ocorre uma troca de sexo geneticamente programada em oposição aos hermafroditas simultâneos mencionados anteriormente. Em muitas espécies de peixes de corais, como os labrídeos, um animal inicia sua vida como fêmea ou como macho (dependendo da espécie) e, mais tarde, torna-se do sexo oposto.

Partenogênese

A partenogênese (“origem virgem”) é o desenvolvimento de um embrião a partir de um óvulo não fertilizado ou de um óvulo no qual os núcleos masculino e feminino não conseguiram unir-se após a fertilização. A classificação da partenogênese como reprodução sexuada ou assexuada é difícil, uma vez que existem vários padrões. Em um tipo, chamado **ameiótico** ou **partenogênese diploide**, não ocorre meiose e o ovo é formado por divisão celular mitótica. Essa forma “assexuada” de partenogênese ocorre em algumas espécies de platelmintos, rotíferos (ver Figura 14.32), crustáceos, insetos e provavelmente outros. Nesses casos, os filhotes são clones do progenitor porque, sem meiose, o complemento cromossômico do progenitor é passado intacto para os filhotes. Em algumas espécies de peixes, uma fêmea produz óvulos diploides ou triploides e pode ser inseminada por um macho da mesma espécie ou de espécie aparentada, mas o espermatozoide serve apenas para ativar o óvulo: o material genético do macho é rejeitado antes que possa penetrar no óvulo (**ginogênese**) (ver Capítulo 24).



Figura 7.3 Minhocas hermafroditas acasalando. As minhocas são hermafroditas “simultâneos”: durante o acasalamento, cada parceiro libera espermatozoides pelo poro genital. Estes percorrem o sulco até o receptáculo seminal do parceiro. Secreções mucosas mantêm as minhocas juntas durante o processo.

Na **partenogênese meiótica**, um óvulo haploide é formado por meiose e ele pode ou não ser ativado por influência do espermatozoide. Em várias espécies de platelmintos, rotíferos (ver Figura 14.32), anelídeos, ácaros e insetos, o óvulo haploide inicia seu desenvolvimento espontaneamente: não há necessidade dos machos para estimular a ativação de um óvulo. A condição diploide pode ser restaurada pela duplicação dos cromossomos ou por autogamia (união de núcleos haploides). Uma variação desse tipo de partenogênese ocorre em muitas abelhas, vespas e formigas. Nas abelhas melíferas, por exemplo, a rainha inseminada, ao pôr os ovos, pode ou não fertilizá-los. Os ovos fertilizados tornam-se fêmeas diploides (rainhas ou operárias), e os ovos não fertilizados desenvolvem-se partenogeneticamente e tornam-se machos haploides (zangões). Esse tipo de determinação do sexo é chamado **haplodiploidia** (ver Capítulo 21). Em alguns animais, a meiose pode ser modificada tão profundamente que os filhotes resultantes são clones do progenitor. Algumas populações de lagartos do gênero *Cnemidophorus*, do Sudoeste dos EUA, são clones e são constituídas apenas por fêmeas (Figura 7.4). Nesses lagartos, os cromossomos são duplicados para 4*n* antes da ocorrência de divisões semelhantes à meiose, que os reduzem para 2*n*. Cada óvulo, entretanto, é um clone da mãe.

A partenogênese é surpreendentemente muito difundida entre os animais; é uma abreviação (simplificação) dos passos usuais da reprodução bissexuada. Ela pode ter evoluído para evitar o problema, que pode ser considerável para alguns animais, de juntar machos e fêmeas no momento certo para que a fertilização seja bem-sucedida. A desvantagem da partenogênese é que, caso o ambiente mude repentinamente, as espécies partenogenéticas têm capacidade limitada de mudar as combinações gênicas para adaptar-se às novas condições. As espécies bissexuadas, por recombinarem as características parentais, têm uma chance melhor de produzir filhotes variantes que podem utilizar-se de novos ambientes.

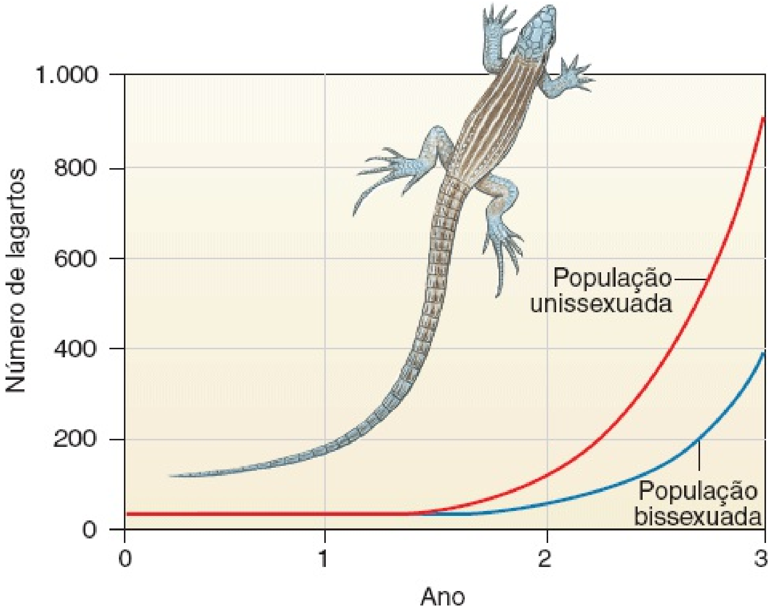


Figura 7.4 Comparação entre o crescimento de uma população unissexuada de lagartos do gênero *Cnemidophorus* e outra população de lagartos, bissexuada. Como todos os indivíduos da população unissexuada são fêmeas, todos produzem ovos. Já na população bissexuada, apenas 50% da população são fêmeas produtoras de ovos. Ao final de 3 anos, o número de lagartos unissexuados é mais do que o dobro do número de bissexuados.

Os estudos sobre o desenvolvimento ovariano em mamíferos sugerem que a partenogênese ocorre, mas as células resultantes (**partenotas**) não conseguem completar seu desenvolvimento. As partenotas de ratos e coelhos formam um pequeno grupo de células-tronco de pluripotência, que são capazes de se desenvolverem em qualquer tipo de célula. Obtiveram-se resultados semelhantes entre os seres humanos, o que possibilitou o desenvolvimento de células-tronco para uso terapêutico na substituição de células mortas ou defeituosas resultantes de doenças, como: insuficiência cardíaca, diabetes, doença de Parkinson e danos na medula espinal.

Por que tantos animais reproduzem-se de maneira sexuada, em vez de assexuada?

Como a reprodução sexuada é praticamente universal entre os animais, poder-se-ia deduzir que ela é altamente vantajosa. Contudo, é mais fácil listar as desvantagens do sexo do que suas vantagens. A reprodução sexuada é complicada, necessita mais tempo e utiliza muito mais energia do que a reprodução assexuada. Os machos podem desperdiçar energia valiosa em competição por uma parceira e, frequentemente, apresentam características sexuais que podem prejudicar a sobrevivência, como, por exemplo, as penas alongadas da cauda dos pavões. Parceiros sexuais devem se reunir, e isso pode ser uma desvantagem para algumas espécies em áreas com povoamento escasso. Machos e fêmeas devem também coordenar suas atividades para produzir crias. Muitos biólogos acreditam que um problema ainda mais perturbador é o "custo da meiose". Uma fêmea que se reproduz assexuadamente passa todos os seus genes para cada filhote, mas, quando ela se reproduz sexuadamente, o genoma é dividido durante a meiose e cada filhote recebe apenas 50% de seus genes. Outro custo é o desperdício na produção de machos, muitos dos quais não se reproduzem e, assim, consomem recursos que poderiam ser aplicados na produção de fêmeas. Os lagartos do gênero *Cnemidophorus* do Sudoeste dos EUA oferecem um exemplo fascinante da vantagem potencial da partenogênese. Quando espécies uni- e bissexuais do mesmo gênero são criadas em condições similares no laboratório, a população da espécie unissexual cresce mais rapidamente porque todos os lagartos unissexuais (todos fêmeas) depositam ovos, enquanto apenas 50% dos lagartos bissexuais o fazem (Figura 7.4). Ainda, devido à separação e à recombinação do material genético, outro custo da reprodução sexual seria que esta pode dividir combinações genéticas muito favoráveis que poderiam ser perpetuadas em clones.

Visivelmente, os custos da reprodução sexuada são substanciais. Como eles são compensados? Os biólogos vêm discutindo essa questão há anos. Uma hipótese sugere que a reprodução sexuada, com sua separação e recombinação do material genético, enriquece o *pool* gênico da espécie pela produção de novos genótipos, que, *em tempos de alterações ambientais*, poderão ser vantajosos para a sobrevivência e, assim, o organismo poderá viver para reproduzir-se, enquanto a maioria dos outros morrerá. Um exemplo frequentemente citado é o ambiente rapidamente mutável produzido por parasitos que evoluem continuamente novos mecanismos para atacar um hospedeiro e, desse modo, favorecem a recombinação nos seus hospedeiros. A variabilidade, como argumentam os defensores desse ponto de vista, é o naipe de trunfo da reprodução sexuada. Outra hipótese sugere que a recombinação sexual provê um modo para a disseminação de mutações benéficas, sem que a população seja refreada pelas mutações deletérias. O argumento experimental para essa hipótese foi fornecido pelos estudos com a mosca-da-fruta, *Drosophila*, na qual as mutações benéficas aumentaram de maneira notável em populações sexuadas, quando comparadas com populações clonais (assexuadas). Essas hipóteses, entretanto, não são mutuamente exclusivas, e ambas fornecem explicações plausíveis para a evolução da reprodução sexuada.

Resta ainda a questão de saber por que a reprodução sexuada é mantida apesar de seus custos. Evidências consideráveis sugerem que a reprodução assexuada é mais bem-sucedida na colonização de novos ambientes. Quando novos *habitats* tornam-se disponíveis, o que mais importa é a reprodução rápida: a variabilidade e a maior aptidão fornecidas pela recombinação genética benéfica têm pouca importância. À medida que os *habitats* tornam-se mais povoados, a competição por recursos aumenta entre as espécies. A seleção torna-se mais intensa e a variabilidade genética – novos genótipos

benéficos, produzidos pela recombinação na reprodução sexuada – fornece a diversidade que permite a uma população resistir à extinção. Portanto, em uma escala de tempo geológico, as linhagens assexuadas, porque não têm flexibilidade genética, podem ser mais propensas a extinção do que as linhagens sexuadas. A reprodução sexuada é, portanto, favorecida pela seleção de espécies (a seleção de espécies é descrita no Capítulo 6). Muitos invertebrados utilizam ambas as formas de reprodução, sexuada e assexuada, e, assim, aproveitam as vantagens que cada uma oferece.

A ORIGEM E MATURAÇÃO DAS CÉLULAS GERMINATIVAS

Muitos organismos com reprodução sexuada são formados por **células somáticas** não reprodutivas, que se tornam diferenciadas para funções especializadas e morrem com o indivíduo, e por **células germinativas** que formam os gametas: óvulos e espermatozoides. As células germinativas provêm a continuidade da vida entre gerações, a **linhagem de células germinativas**.

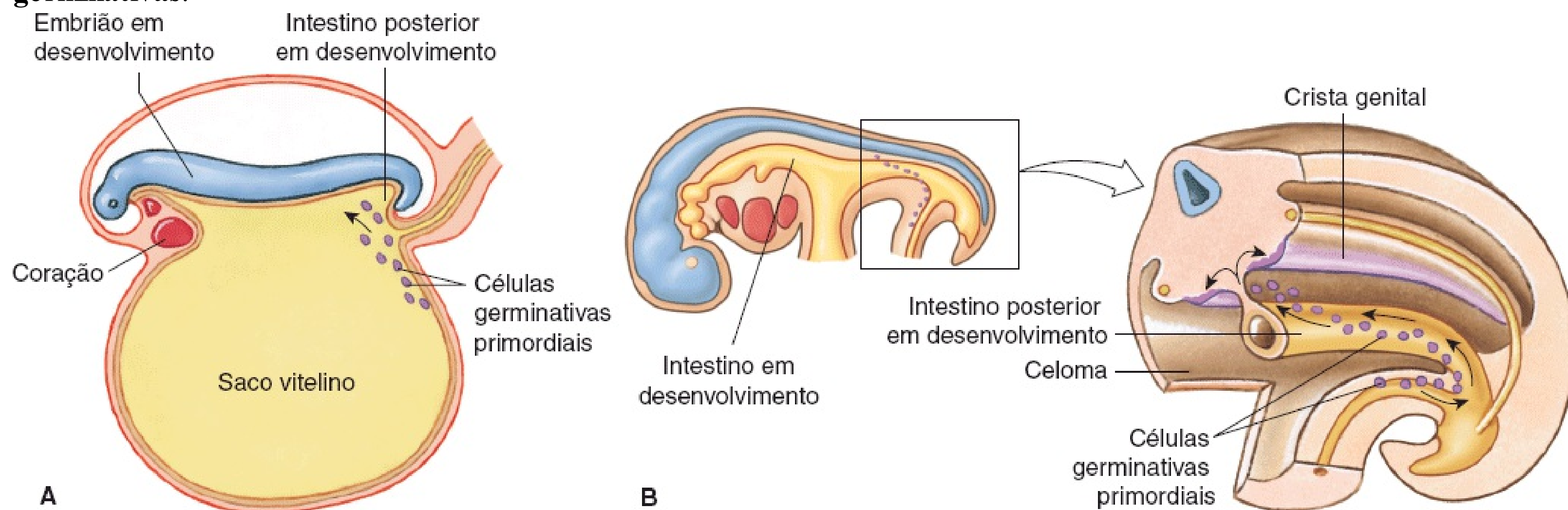


Figura 7.5 Migração das células germinativas primordiais dos mamíferos. **A.** Do saco vitelino, as células germinativas primordiais migram em direção à região onde o intestino posterior se desenvolve. **B.** Embrião em estágio tardio, no qual o intestino posterior está mais desenvolvido. A figura aumentada mostra as células germinativas migrando pelo intestino posterior até as cristas gonadais. Nos embriões humanos, a migração está completa por volta do final da quinta semana de gestação.

Uma linhagem de células germinativas rastreável, como existe nos vertebrados, também é observada em alguns invertebrados, como nematódeos e artrópodes. Em muitos invertebrados, entretanto, as células germinativas desenvolvem-se diretamente a partir das células somáticas em alguma fase da vida de um indivíduo.

Migração das células germinativas

Nos vertebrados, o tecido do qual as gônadas originam-se surge no início do desenvolvimento do embrião (descrito no Capítulo 8) como um par de **cristas gonadais**, que crescem para dentro do celoma a partir do teto celomático, de cada lado do intestino posterior e próximo à região anterior do rim (mesonefro).

Talvez surpreendentemente, as células germinativas, ou suas precursoras, as **células germinativas primordiais**, originam-se não das gônadas que estão se desenvolvendo, mas sim do endoderma do saco vitelino (Capítulo 8). A partir de estudos com rãs e sapos, pode-se rastrear a linhagem de células germinativas até o ovo fertilizado, no qual uma área específica de citoplasma germinal (chamada **germoplasma**) é identificada, antes da clivagem, no polo vegetativo do ovo (ver Figura 8.8B). Esse material é rastreado ao longo das subsequentes divisões do embrião até que se situe nas células germinativas primordiais, no endoderma do intestino. De lá, as células migram, com movimentos ameboides, até as cristas gonadais, localizadas de cada lado do intestino posterior. Uma migração semelhante de células germinativas primordiais ocorre nos mamíferos (Figura 7.5). As células germinativas primordiais são o estoque de gametas de um animal. Uma vez nas cristas gonadais e durante o desenvolvimento das gônadas subsequente, as células germinativas começam a se dividir por mitose, aumentando seus números de umas poucas dúzias para alguns milhares.

As outras células das gônadas são células somáticas. Elas não podem formar óvulos nem espermatozoides, mas são necessárias para sustentação, proteção e nutrição das células germinativas durante seu desenvolvimento (**gametogênese**).

Determinação do sexo

No início do desenvolvimento, as gônadas são sexualmente indiferenciadas. Nos machos de mamíferos, um gene "determinador de machos" localizado no cromossomo Y, e chamado ***SRY*** [***região determinadora de sexo Y*** (em inglês, *sex-determining region Y*)], organiza a gônada em desenvolvimento como um testículo, em vez de um ovário. O gene *DMRT1* pode funcionar de maneira semelhante nas aves. O *SRY* parece ativar um outro gene, o *SOX9*, o qual estimula a produção de células de Sertoli (ver adiante) necessárias para sustentação, proteção e nutrição dos espermatozoides em desenvolvimento. Uma vez formados, os testículos secretam o esteroide **testosterona**. Esse hormônio e seu metabólito, a **di-hidrotestosterona (DHT)**, masculinizam o feto, causando a diferenciação de pênis, escroto e dos ductos e glândulas masculinas. Eles também destroem os primórdios incipientes das mamas, mas deixam para trás os mamilos, que são um lembrete do projeto básico, indiferenciado, a partir do qual ambos os sexos se desenvolvem. A testosterona é também responsável pela masculinização do cérebro, mas ela o faz de maneira indireta. Surpreendentemente, a testosterona no cérebro é convertida enzimaticamente em estrogênio, e é o **estrogênio** que determina a organização do cérebro para o comportamento típico de macho.

Os biólogos têm frequentemente relatado que, nos mamíferos, a gônada indiferenciada tem a tendência natural de se tornar ovário. Experimentos clássicos executados em coelhos dão apoio à ideia de que, durante o desenvolvimento, a fêmea é o "sexo *default*". A remoção das gônadas fetais antes da diferenciação, invariavelmente produz uma fêmea com trompas, útero e vagina mesmo que o coelho seja geneticamente macho. Evidências moleculares recentes indicam que o cromossomo X expressa genes determinantes de ovários, como *WNT4* e *DAX1* que reprimem um ou mais genes envolvidos no desenvolvimento testicular. E, além disso, a determinação do sexo parece ser dependente da dosagem gênica, de tal modo que a presença do cromossomo Y no macho predomina sobre esses genes do cromossomo X, quando apenas um cromossomo X está presente. O cérebro feminino em desenvolvimento requer proteção especial contra os efeitos do estrogênio porque, como mencionado antes, o estrogênio causa a masculinização do cérebro. Nos ratos, uma proteína do sangue (alfafetoproteína) liga-se ao estrogênio e impede o hormônio de alcançar o cérebro feminino em desenvolvimento. Na espécie humana, entretanto, esse não parece ser o caso, e, mesmo que os níveis de estrogênio fetal circulante possam ser muito altos, o cérebro feminino em desenvolvimento não se torna masculinizado. Uma explicação possível é que o nível de receptores de estrogênio no cérebro feminino humano em desenvolvimento é baixo e, portanto, os níveis altos de estrogênio circulante não teriam efeito.

A genética da determinação do sexo é discutida no Capítulo 5. O sexo gonádico é determinado por cromossomos em mamíferos, aves, na maioria dos anfíbios e répteis e, provavelmente, na maioria dos peixes, enquanto o sexo fenotípico e o sexo comportamental são determinados pela secreção de hormônios apropriados (ver adiante). Em alguns peixes e répteis, o gênero é determinado por fatores não genéticos, como temperatura ou comportamento. Nos crocodilianos, em muitas tartarugas e em alguns lagartos, a temperatura de incubação no ninho determina a proporção sexual, provavelmente por ativação e/ou desativação indireta de genes que controlam o desenvolvimento dos órgãos sexuais dos animais. Evidências sugerem que a temperatura regula a expressão do gene *DMRT1*, que se expressa nos testículos embrionários dos machos em doses mais altas do que nos ovários embrionários das fêmeas. Nas tartarugas, a expressão do gene *DMRT1* é maior em temperaturas baixas e promove o desenvolvimento de machos. Em contraste, ovos de aligátor incubados em baixa temperatura tornam-se todos fêmeas, e aqueles incubados em temperatura mais alta tornam-se todos machos (Figura 7.6); assim, especialmente nos répteis, existe um alto grau de variabilidade. A determinação do sexo de muitos peixes é dependente do comportamento. A maioria dessas espécies é hermafrodita, apresentando gônadas masculinas e femininas. Estímulos sensoriais do ambiente social do animal determinam se ele se tornará macho ou fêmea.

Gametogênese

Os gametas maduros são produzidos por um processo chamado gametogênese. Apesar de, nos vertebrados, os mesmos processos essenciais estarem envolvidos na maturação de espermatozoides e óvulos, existem algumas diferenças importantes. A gametogênese nos testículos é chamada **espermatogênese** e, nos ovários, **oogênese**.

Espermatogênese

As paredes dos túbulos seminíferos contêm células germinativas em diferenciação, arrumadas em camada estratificada de cinco a oito células de espessura (Figura 7.7). As células germinativas desenvolvem-se em contato estreito com grandes células de sustentação, as **células de Sertoli**, que se estendem da periferia até o lúmen dos túbulos seminíferos e fornecem

nutrição durante o desenvolvimento e diferenciação das células germinativas (Figura 7.8). As camadas mais externas contêm **espermatogônias**, células diploides que aumentam seu número por mitose. Cada espermatogônia aumenta de tamanho e torna-se um **espermatócito primário**. Cada espermatócito primário, então, sofre a primeira divisão meiótica, como descrito no Capítulo 5, e origina dois **espermatócitos secundários** (Figura 7.8).

Para cada estrutura do sistema reprodutor de machos e fêmeas, existe uma estrutura homóloga no outro. Isso ocorre porque, no início do desenvolvimento, as características masculinas e femininas começam a diferenciar-se a partir das cristas gonadais do embrião (Figura 7.5) e, além disso, desenvolvem-se dois sistemas de ductos que, a princípio, são idênticos nos dois sexos. Sob influência dos hormônios sexuais, as cristas gonadais desenvolvem-se nos testículos dos machos ou nos ovários das fêmeas. Um dos sistemas de ductos (mesonéfrico ou wolffiano) origina os ductos dos testículos nos machos e regride nas fêmeas. O outro sistema de ductos (paramesonéfrico ou mülleriano) desenvolve-se em ovidutos, útero e vagina nas fêmeas e regride nos machos. De maneira similar, o clitóris e os lábios das fêmeas são homólogos ao pênis e escroto dos machos, porque desenvolvem-se das mesmas estruturas embrionárias.

Cada espermatócito secundário entra na segunda divisão meiótica e produz duas **espermátides**, cada uma com o número haploide (23 nos humanos) de cromossomos. Assim, após os dois passos da meiose, cada espermatócito primário origina quatro espermátides. Uma espermátide, geralmente, contém uma combinação dos cromossomos dos progenitores, mas pode conter todos os cromossomos que um macho herdou da mãe ou do pai. Sem mais divisões, as espermátides transformam-se em **espermatozoides** maduros (Figura 7.8). As modificações incluem uma grande redução de citoplasma, a condensação do núcleo em uma cabeça, a formação de um segmento intermediário contendo mitocôndrias e, para locomoção, de uma cauda flagelar em forma de chicote (Figuras 7.8 e 7.9). A cabeça é formada por um núcleo que contém os cromossomos para a hereditariedade e por um **acrossomo**, um aspecto característico de praticamente todos os metazoários (as exceções incluem peixes teleósteos e alguns invertebrados). Em muitas espécies, tanto de invertebrados como de vertebrados, o acrossomo contém enzimas que são liberadas para abrir o caminho através das camadas celulares e da matriz que envolvem um óvulo. Nos mamíferos, pelo menos uma das enzimas é a hialuronidase, que permite ao espermatozoide penetrar entre as células foliculares que envolvem o óvulo. Uma característica admirável do espermatozoide de muitos invertebrados é o filamento do acrossomo, uma extensão com tamanho variável em diferentes espécies, que se projeta repentinamente da cabeça do espermatozoide quando ele faz o primeiro contato com a superfície de um óvulo. A fusão das membranas plasmáticas do óvulo e do espermatozoide é o evento inicial da fertilização (ver Contato e reconhecimento entre óvulo e espermatozoide, no Capítulo 8).

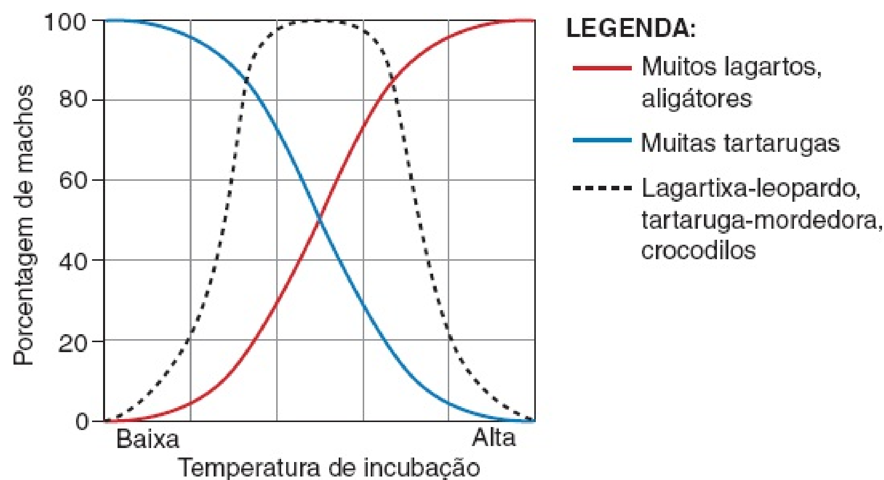


Figura 7.6 Determinação do sexo dependente de temperatura. Em muitos répteis que não apresentam cromossomos sexuais, a temperatura de incubação no ninho determina o gênero. O gráfico mostra que embriões de muitas tartarugas desenvolvem-se como machos em temperatura baixa, ao passo que embriões de muitos lagartos e aligátores tornam-se machos em temperaturas altas. Os embriões de crocodilos, lagartixa-leopardo e tartaruga-mordedora tornam-se machos em temperaturas intermediárias e, em temperaturas altas ou baixas, tornam-se fêmeas. *Fonte: Dados de David Crews, "Animal Sexuality,"* Scientific American *270(1):108-114, January 1994.*



Figura 7.7 Seção de um túbulo seminífero contendo células germinativas masculinas. Túbulos seminíferos altamente enovelados, com mais de 200 m de comprimento, estão acondicionados em cada testículo humano. Essa microfotografia eletrônica de varredura revela, na cavidade central do túbulo, numerosas caudas de espermatozoides maduros, que se diferenciaram das células germinativas na periferia do túbulo (525 ×). *De: R.G. Kessel and R.H. Kardon*, Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy, *1979, W. H. Freeman and Co.*

Epidídimo
Ductos eferentes
Testículo
Túbulos seminíferos enovelados
Ducto deferente
Seção transversal de um túbulo seminífero
Célula de Sertoli (sustentação)
Espermatogênese
Espermatogônia (diploide)
Espermatócito primário (diploide)
MEIOSE I
Espermatócitos secundários (haploides)
MEIOSE II
Espermátides (haploides)
Espermatozoides

Figura 7.8 Espermatogênese. Seção do túbulo seminífero mostrando a espermatogênese. As células germinativas desenvolvem-se dentro dos recessos (que se estendem da periferia dos túbulos seminíferos até seu lúmen) de grandes células de sustentação, as células de Sertoli, que fornecem nutrição para as células germinativas. As células-tronco germinativas, das quais os espermatozoides se diferenciam, são chamadas espermatogônias, células diploides localizadas na periferia do túbulo. Essas células dividem-se por mitose para produzir mais espermatogônias ou, então, espermatócitos primários. A meiose inicia-se quando os

espermatócitos primários se dividem para formar espermatócitos secundários haploides, com cromossomos duplicados. A segunda divisão meiótica forma quatro espermátides haploides com cromossomos não duplicados. À medida que os espermatozoides desenvolvem-se, eles são gradualmente empurrados para o lúmen do túbulo seminífero.

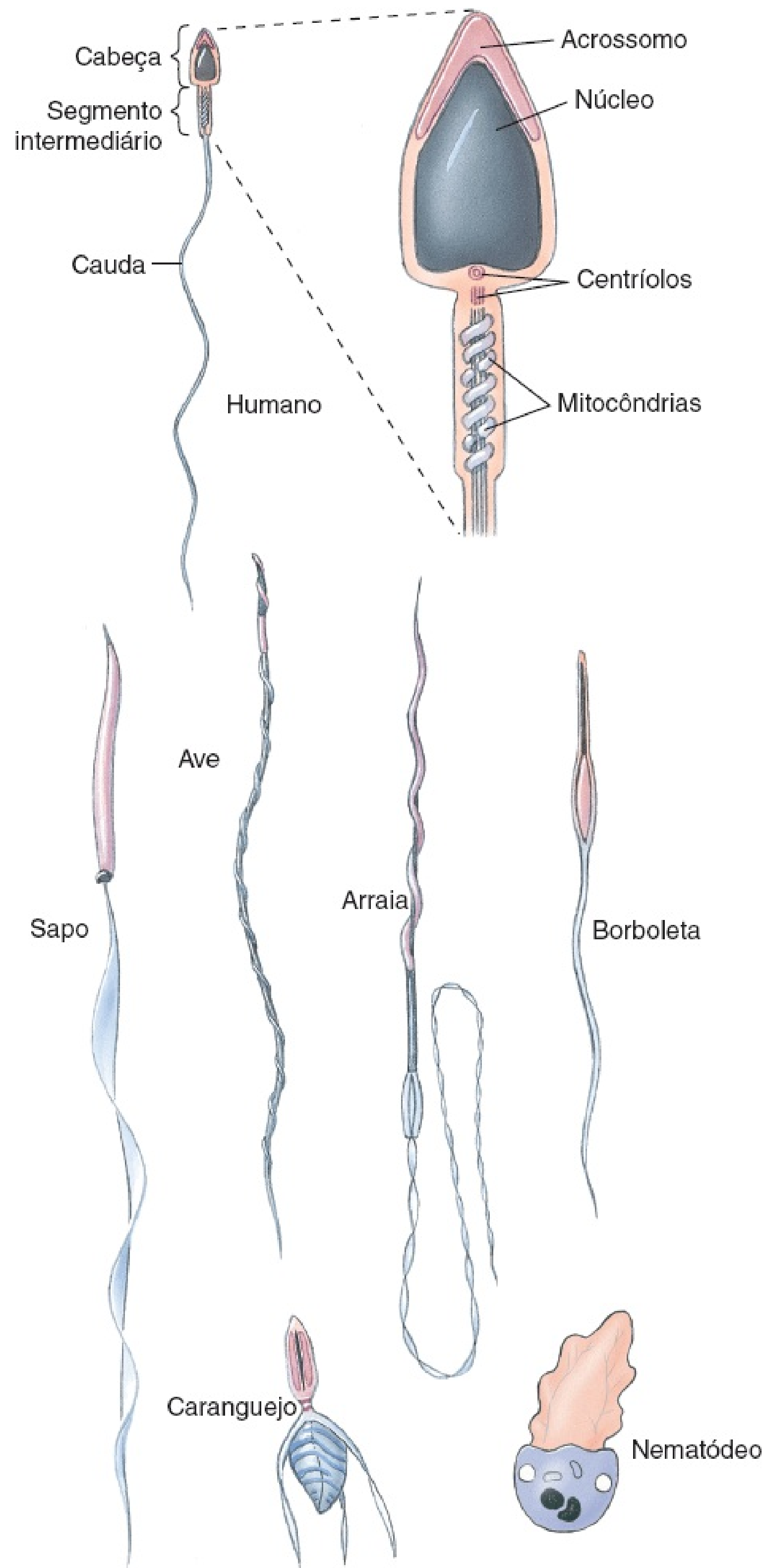


Figura 7.9 Exemplos de espermatozoides de vertebrados e de invertebrados. A cabeça e o segmento intermediário do espermatozoide humano são mostrados com mais detalhes.

O comprimento total de um espermatozoide humano é de 50 a 70 µm. Alguns sapos têm espermatozoides com comprimento maior do que 2 mm (2.000 µm) (Figura 7.9), que são facilmente visíveis a olho nu. A maioria dos espermatozoides, entretanto, tem tamanho microscópico (ver, na Figura 8.1, um desenho, do começo do século 17, representando um espermatozoide de mamífero). Em todos os animais que se reproduzem sexuadamente, o número de espermatozoides dos machos é bem maior do que o número de óvulos das fêmeas correspondentes. O número de óvulos

produzidos está correlacionado com as chances da cria de nascer e atingir a maturidade.

Oogênese

As células germinativas primitivas do ovário, chamadas **oogônias**, aumentam em número por mitose. Cada oogônia contém o número diploide de cromossomos. Após pararem de aumentar em número, as oogônias crescem em tamanho e tornam-se **oócitos primários** (Figura 7.10). Antes da primeira divisão meiótica em cada oócito primário, do mesmo modo que na espermatogênese, os cromossomos encontram-se aos pares, homólogos paterno e materno. Quando a primeira divisão de maturação (reducional) ocorre, o citoplasma é dividido de maneira desigual. Uma das duas células-filhas, o **oócito secundário**, é grande e recebe a maior parte do citoplasma; a outra célula é muito pequena e é chamada de **primeiro corpúsculo polar** (Figura 7.10). Cada uma dessas células-filhas, entretanto, recebeu 50% dos cromossomos.

Na segunda divisão meiótica, o oócito secundário divide-se em uma grande **oótide**, e outro pequeno corpúsculo polar forma-se. Se o primeiro corpúsculo polar também se dividir, o que acontece às vezes, resultam três corpúsculos polares e uma oótide (Figura 7.10). A oótide desenvolve-se em um **óvulo** funcional, haploide. Os corpúsculos polares não são funcionais e desintegram-se. A formação desses corpúsculos polares é necessária para se desfazer dos cromossomos em excesso que resultam de cada divisão nuclear durante a meiose. Além disso, a divisão desigual do citoplasma torna possível uma célula grande cujo citoplasma contém um conjunto completo de componentes citoplasmáticos necessários para o início do desenvolvimento. Assim, um óvulo maduro tem número *N* (haploide) de cromossomos, o mesmo que os espermatozoides. Cada oócito primário, entretanto, dá origem a apenas *um* gameta funcional em vez de quatro, como na espermatogênese.

Na maioria dos vertebrados e em muitos invertebrados, o óvulo não completa de fato a divisão meiótica antes que ocorra a fertilização. A regra geral é que o desenvolvimento é interrompido durante a prófase I da primeira divisão meiótica (na fase de oócito primário). A meiose reinicia-se e completa-se na época da ovulação (aves e maioria dos mamíferos), ou logo após a fertilização (muitos invertebrados, peixes teleósteos, anfíbios e répteis). Nos seres humanos, os óvulos iniciam a primeira divisão meiótica por volta da décima terceira semana de gestação do feto. A divisão é interrompida na prófase I (oócito primário) até a puberdade, quando então um desses oócitos primários desenvolve-se em oócito secundário a cada ciclo menstrual. Nos seres humanos, a meiose II completa-se apenas quando o oócito secundário é penetrado por um espermatozoide.

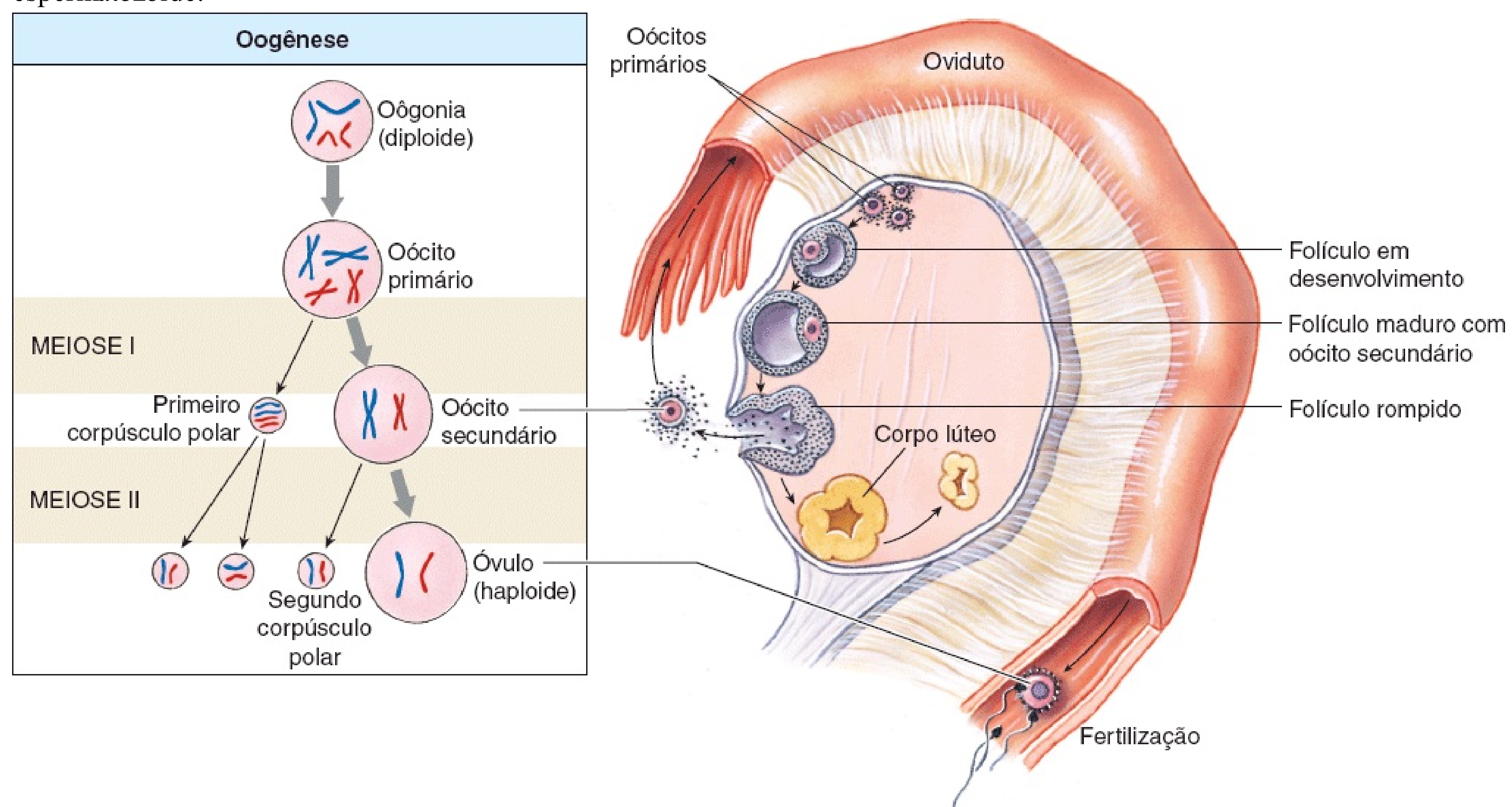


Figura 7.10 Oogênese na espécie humana. As células germinativas primitivas (oogônias) aumentam em número, por mitose, durante o desenvolvimento do embrião para formar oócitos primários diploides. Antes do nascimento,

cada oócito primário entra em meiose e prossegue até a prófase da primeira divisão meiótica. Os oócitos permanecem parados nesse estágio até a puberdade, quando, a cada mês menstrual, um oócito primário diploide termina a primeira divisão da meiose e produz um oócito secundário haploide e um corpúsculo polar haploide. O oócito secundário haploide e seu corpúsculo polar associado são liberados do ovário durante a ovulação e, se o oócito secundário for fertilizado, ele inicia a segunda divisão meiótica. Os cromossomos duplicados separam-se em uma oótide grande e um segundo corpúsculo polar pequeno. A oótide desenvolve-se em um óvulo. Tanto o óvulo quanto o segundo corpúsculo polar contêm agora um número *N* de cromossomos. A fusão do núcleo haploide do óvulo com o núcleo haploide do espermatozoide produz um zigoto diploide (2*N*).

Em muitos animais, a mais óbvia característica da maturação do óvulo é a deposição de vitelo. Nos animais ovíparos (ver próxima seção), o vitelo é composto principalmente de proteínas e lipídios que podem conter alguns grupos de carboidratos e fosfatos. Além disso, algumas proteínas e lipídios do vitelo também podem ser minerais ligantes que são importantes para a maturação do oócito. Normalmente, é armazenado como grânulos ou vesículas no citoplasma do oócito. O vitelo pode ser sintetizado dentro do óvulo a partir de matéria-prima fornecida pelas células foliculares circundantes, ou então as proteínas e lipídios do vitelo pré-formados podem ser produzidos no fígado e transferidos por endocitose mediada por receptor (ver Capítulo 3) da circulação sistêmica (ver Capítulo 31) para o oócito.

Os óvulos também contêm uma grande quantidade de mRNA que não é traduzido (Capítulo 5) em polipeptídios/proteína até que a fertilização dispare a ativação dessas moléculas quiescentes de mRNA. Nesse momento, os novos polipeptídios/proteínas formados começam a coordenar o processo de desenvolvimento (ver Capítulo 8).

Enormes acumulações de grânulos de vitelo, outros nutrientes (gotículas de glicogênio e lipídios) e mRNA quiescente motivam um óvulo a crescer muito além dos limites normais que forçam as células comuns (somáticas) do corpo a se dividir. Um oócito jovem de rã com 50 μm de diâmetro, por exemplo, após 3 anos de crescimento no ovário, atinge até 1.500 μm de diâmetro quando maduro: seu volume é aumentado 27.000 vezes. Óvulos de aves atingem um tamanho absoluto ainda maior: um óvulo de galinha aumenta 200 vezes de volume, apenas nos 6 a 14 dias de crescimento rápido que precedem a ovulação.

Os óvulos são notáveis exceções à regra universal de que os organismos são compostos por unidades celulares relativamente minúsculas. O tamanho grande do óvulo cria um problema na relação entre a superfície e o volume da célula (ver Capítulo 9), uma vez que tudo o que entra e o que sai do óvulo (nutrientes, gases da respiração, excretas e assim por diante) deve passar pela membrana da célula. À medida que o óvulo se torna maior, a superfície disponível por unidade de volume citoplasmático (massa) torna-se menor. Como poderíamos prever, a taxa de metabolismo do óvulo diminui gradualmente até ele se tornar oócito secundário ou óvulo (dependendo da espécie), ficando em animação suspensa até a fertilização (a relação entre a taxa de metabolismo e o tamanho da célula é descrita no Capítulo 9).

MODELOS DE REPRODUÇÃO

A grande maioria dos invertebrados, bem como muitos vertebrados, põe seus ovos para que se desenvolvam no meio externo; esses animais são chamados **ovíparos** (nascidos de ovo). A fertilização pode ser tanto interna (os óvulos são fertilizados no interior do corpo da fêmea, antes que ela os ponha) quanto externa (os óvulos são fertilizados pelo macho depois que a fêmea os pôs). Enquanto a maioria dos animais ovíparos simplesmente abandona os ovos de maneira indiscriminada, outros exibem extremo cuidado para encontrar locais que disponham de fontes imediatas e adequadas de comida para os filhotes, quando eles eclodirem.

Alguns animais retêm os ovos no corpo (no oviduto, ou útero) enquanto eles se desenvolvem, e os embriões obtêm toda a sua nutrição do vitelo armazenado no interior do ovo. Esses animais são chamados **ovovivíparos** ("nascidos vivos do ovo"). A ovoviviparidade ocorre em diversos grupos de invertebrados (p. ex., vários anelídeos, braquiópodes, insetos e moluscos gastrópodes) e é comum entre certos peixes (Capítulo 24) e répteis (Capítulo 26).

No terceiro modelo, **vivíparo** ("nascido vivo"), os óvulos desenvolvem-se no oviduto ou no útero, e o embrião obtém sua nutrição diretamente da mãe. Geralmente, estabelece-se algum tipo de relacionamento anatômico íntimo entre os embriões em desenvolvimento e sua mãe. Tanto na ovoviviparidade como na viviparidade, a fertilização deve ser interna (dentro do corpo da fêmea) e a mãe geralmente dá à luz os filhotes em estágio mais avançado do desenvolvimento. A viviparidade é restrita principalmente a lagartos, cobras, mamíferos e peixes elasmobrânquios, apesar de serem conhecidos invertebrados

(escorpiões, por exemplo) e anfíbios vivíparos. O desenvolvimento dos embriões no interior do corpo da mãe, seja ovovivíparo ou vivíparo, obviamente proporciona mais proteção aos filhotes do que na postura de ovos. Alguns fisiologistas consideram a ovoviviparidade como um tipo especial de viviparidade – **viviparidade lecitotrófica**.

ESTRUTURA DOS SISTEMAS REPRODUTIVOS

Os componentes básicos dos sistemas reprodutivos são semelhantes nos animais sexuados, embora as diferenças nos hábitos reprodutivos e métodos de fertilização tenham produzido muitas variações. Os sistemas sexuais consistem em dois componentes: (1) **órgãos primários**, que são gônadas que produzem espermatozoides, óvulos e hormônios sexuais; e (2) **órgãos acessórios**, que auxiliam as gônadas na formação e transporte de gametas, e também podem servir para o sustento do embrião. Eles apresentam grande variedade e incluem gonodutos (ductos espermáticos e ovidutos), órgãos acessórios para a transferência de espermatozoides para a fêmea, órgãos de armazenamento para espermatozoides ou vitelo, sistemas de empacotamento para os óvulos e órgãos de nutrição, como glândulas de vitelo e placenta.

Sistemas reprodutivos de invertebrados

Os invertebrados que transferem espermatozoides do macho para a fêmea necessitam, para fertilização interna, órgãos e ductos, que podem ser tão complexos quanto aqueles de qualquer vertebrado (ver Figuras 7.11 e 20.6). Em contraste, os sistemas reprodutivos dos invertebrados que simplesmente liberam seus gametas na água, para fertilização externa, podem ser um pouco mais do que simples locais para gametogênese (ver Figuras 16.10, 16.31 e 22.2). Os anelídeos poliquetas, por exemplo, não têm órgãos reprodutivos permanentes. Os gametas surgem pela proliferação das células que revestem a cavidade do corpo. Quando maduros, eles são liberados através dos ductos celomáticos ou nefridiais ou então, em algumas espécies, através de rupturas na superfície da parede do corpo (ver Capítulo 17 e Figuras 17.6 e 17.7).

Os insetos têm sexos separados (dioicos), praticam a fertilização interna por cópula com inseminação e, consequentemente, têm sistemas reprodutivos complexos (Figura 7.11). Os espermatozoides produzidos nos testículos percorrem os ductos espermáticos até as vesículas seminais (onde os espermatozoides são armazenados) e então atravessam um canal ejaculatório único até o pênis. No canal ejaculatório, um fluido seminal, produzido por uma ou mais glândulas acessórias, é adicionado ao sêmen. As fêmeas têm um par de ovários formados por uma série de tubos de óvulos (ovaríolos). Os óvulos maduros percorrem os ovidutos até uma câmara genital comum e, então, chegam a uma curta bursa copulatória (vagina). Em muitos insetos mais evoluídos, o macho transfere os espermatozoides inserindo o pênis diretamente na bursa genital (vagina) da fêmea, de onde eles migram e são armazenados em um receptáculo seminal (ver Capítulo 21 e Figura 21.21). As aranhas, escorpiões e alguns insetos armazenam seu espermatozoide no espermatóforo que é depositado diretamente na vagina da fêmea ou próximo a ela para que esta o deposite em sua vagina. Os escorpiões possuem espermatóforos com movimento semelhante ao de uma mola com os quais guiam as fêmeas durante uma complexa dança do acasalamento. O espermatóforo também pode conter nutrientes. Frequentemente, um único acasalamento fornece espermatozoides suficientes para durar por toda a vida reprodutiva da fêmea.

Sistemas reprodutivos dos vertebrados

Nos vertebrados, os sistemas reprodutivo e excretor são chamados juntos de **sistema urogenital**, por causa da intimidade de sua conexão anatômica, especialmente nos machos. Essa associação é muito marcante durante o desenvolvimento do embrião. Nos machos de peixes e de anfíbios, o ducto que drena o rim (**ducto opistonéfrico** ou **ducto de Wolff**) também serve como ducto espermático (ver na Figura 30.9 uma perspectiva evolutiva do desenvolvimento do rim e do ducto reprodutivo masculino). Nos machos de répteis, aves e mamíferos nos quais o rim desenvolve seu próprio ducto independente (**ureter**) para eliminar excretas, o antigo **ducto mesonéfrico** torna-se exclusivamente um ducto espermático ou **ducto deferente**. Em todas essas formas, com exceção da maioria dos mamíferos, os ductos abrem-se em uma **cloaca** (palavra derivada, apropriadamente, do latim e que significa "esgoto"), uma câmara comum na qual se esvaziam os canais intestinal, reprodutivo e excretor. Quase todos os mamíferos placentários não têm cloaca: em vez disso, o sistema urogenital tem sua própria abertura, separada da abertura anal. Nas fêmeas, o **oviduto**, ou **ducto uterino**, é um ducto independente que se abre na cloaca dos animais que a têm.

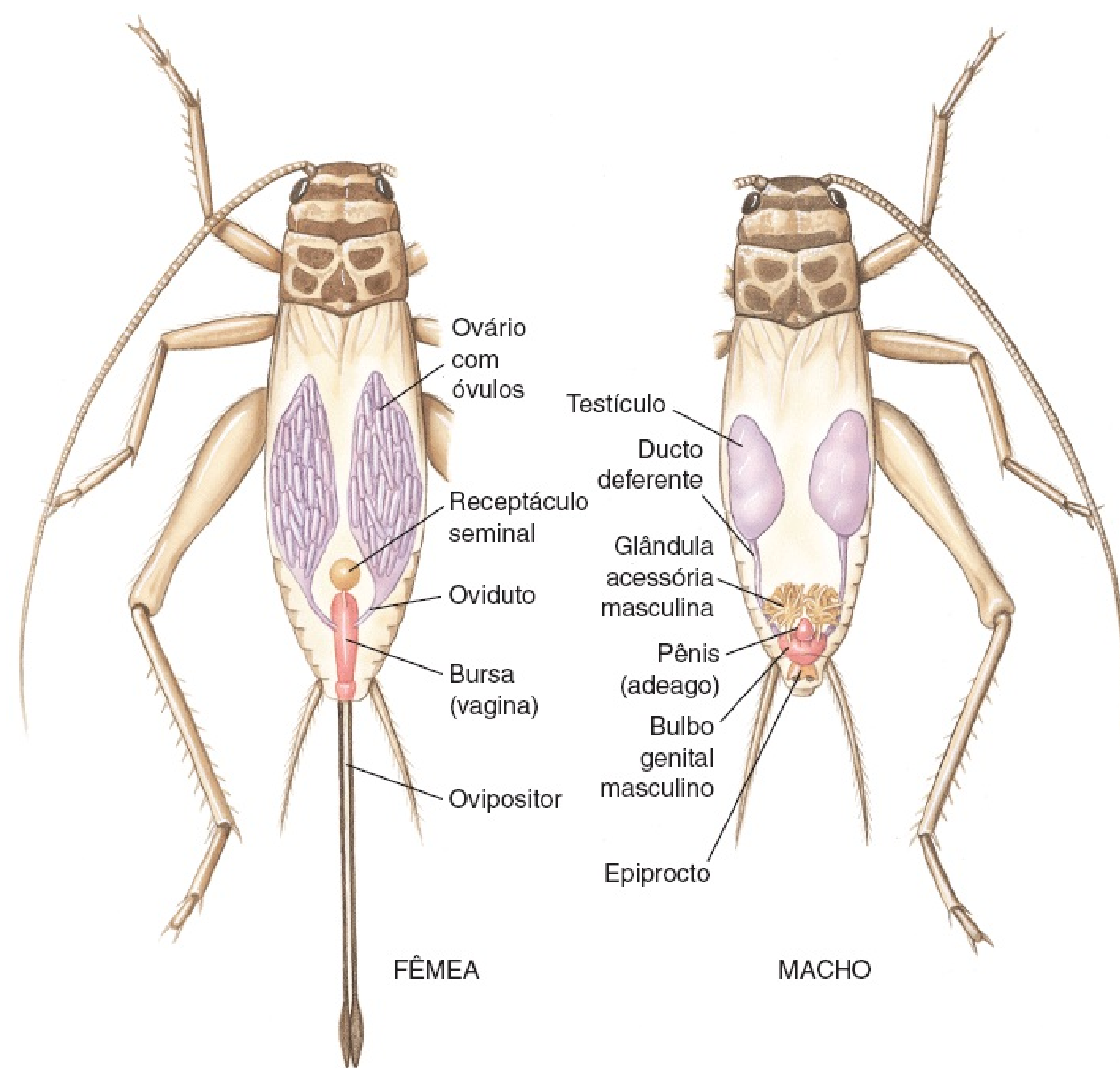


Figura 7.11 Sistema reprodutivo dos grilos. Os espermatozoides produzidos no par de testículos dos machos percorrem os ductos espermáticos (ductos deferentes) até um canal ejaculatório alojado no pênis. Nas fêmeas, os óvulos saem dos ovários e percorrem os ovidutos até a bursa genital. No acasalamento, os espermatozoides contidos em um saco membranoso (espermatóforo) que é formado pelas secreções da glândula acessória, são depositados na bursa genital da fêmea e, então, migram para seu receptáculo seminal, onde são armazenados. A fêmea controla a liberação de alguns espermatozoides para fertilizar seus óvulos no momento em que são postos, utilizando o ovopositor em forma de agulha para depositá-los no solo.

Sistema reprodutivo masculino

O sistema reprodutivo masculino dos vertebrados, como, por exemplo, o dos machos humanos (Figura 7.12), inclui os testículos, ductos eferentes, ducto deferente, glândulas acessórias e (em algumas aves, alguns répteis e todos os mamíferos) um pênis.

O par de **testículos** é o local de produção dos espermatozoides. Cada testículo é formado por numerosos **túbulos seminíferos**, nos quais o espermatozoide se desenvolve (Figura 7.8). Os espermatozoides são cercados pelas **células de Sertoli** (ou **células de sustentação**), as quais nutrem os espermatozoides em desenvolvimento. Entre os túbulos existem **células intersticiais** (ou **células de Leydig**), que produzem o hormônio sexual masculino (**testosterona**). Na maioria dos mamíferos, os dois testículos estão alojados permanentemente em um escroto em forma de saco, suspenso do lado de fora da cavidade abdominal, ou descem para o escroto durante a estação de reprodução. Essa disposição peculiar provê um ambiente com temperatura ligeiramente mais baixa, uma vez que, na maioria dos mamíferos (incluindo os seres humanos), os espermatozoides viáveis não se formam nas temperaturas mais altas do interior do corpo. Nos mamíferos marinhos e em todos os outros vertebrados, os testículos situam-se permanentemente dentro do abdome.

Os espermatozoides percorrem os túbulos seminíferos até alcançar os **ductos eferentes**, pequenos tubos conectados a um **epidídimo** enovelado (um para cada testículo), onde ocorre a maturação final dos espermatozoides e, então, seguem para um

ducto deferente, o ducto ejaculatório (Figuras 7.8 e 7.12). Nos mamíferos, o ducto deferente une-se à **uretra**, um ducto que transporta tanto espermatozoides como urina através do **pênis**, o órgão externo de penetração.

A maioria dos vertebrados aquáticos não tem necessidade de um pênis, uma vez que os espermatozoides e óvulos são liberados na água, próximos uns dos outros. Em vertebrados terrestres (e alguns aquáticos), entretanto, que dão à luz filhotes vivos, ou então incluem o ovo dentro de uma casca, os espermatozoides devem ser transferidos para a fêmea. Umas poucas aves têm um pênis verdadeiro (exemplos das exceções são o avestruz e os patos lacustres argentinos), e o processo de acasalamento consiste simplesmente em juntar cloaca com cloaca. A maioria dos répteis e os mamíferos têm um pênis verdadeiro. Nos mamíferos, o órgão, normalmente flácido, torna-se ereto quando cheio de sangue. Alguns mamíferos apresentam um osso no pênis (báculo), que presumivelmente auxilia a rigidez e, portanto, na transferência de espermatozoides.

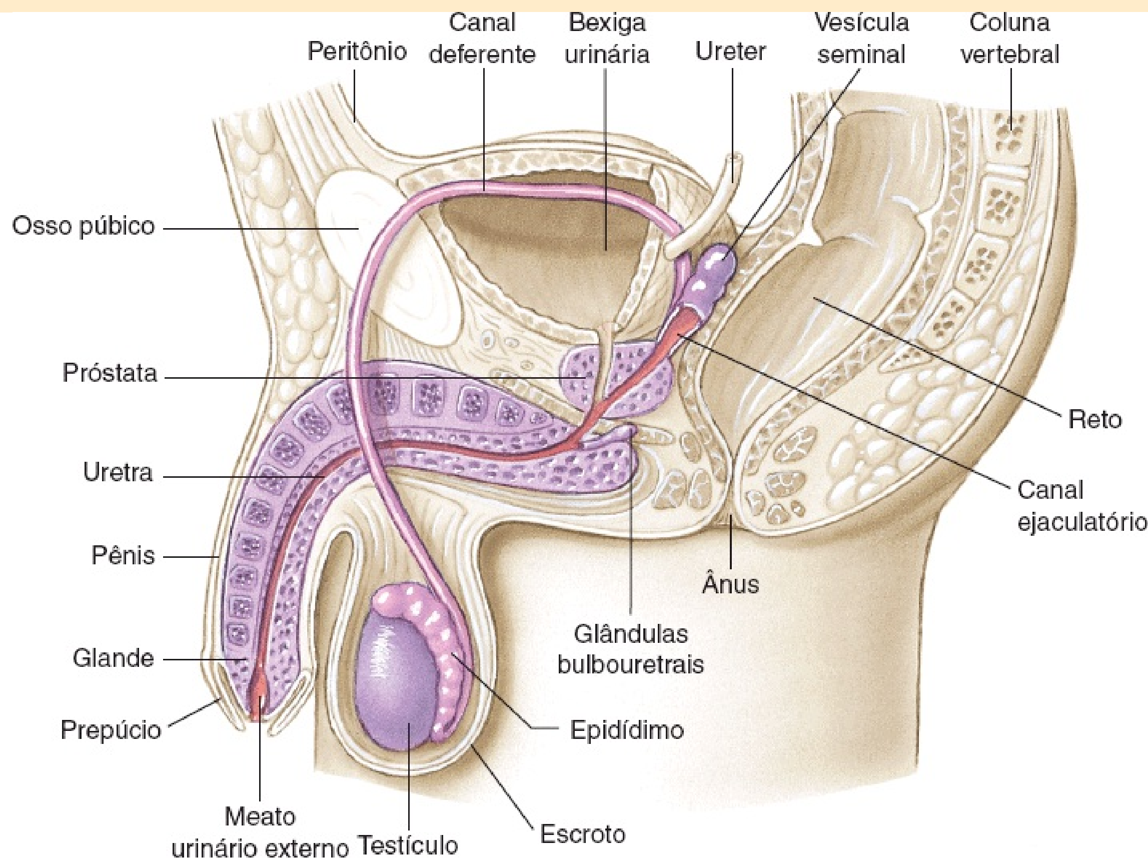


Figura 7.12 Sistema reprodutivo masculino humano, mostrando as estruturas reprodutivas em corte sagital.

Na maioria dos mamíferos, três conjuntos de glândulas acessórias abrem-se nos ductos reprodutivos: um par de **vesículas seminais**, uma glândula única, a **próstata**, e um par de **glândulas bulbouretrais** (Figura 7.12). O fluido secretado por essas glândulas fornece alimento para os espermatozoides, lubrifica o trato reprodutivo feminino (para os espermatozoides) e neutraliza a acidez da vagina de tal modo que os espermatozoides mantêm sua viabilidade por mais tempo, depois de terem sido depositados na fêmea.

Sistema reprodutivo feminino

Os ovários das fêmeas de vertebrados produzem óvulos e também hormônios sexuais femininos (estrógenos e progesterona). Em todos os vertebrados com maxila (ver Capítulo 23), os óvulos maduros de cada ovário entram na abertura em forma de funil de um **oviduto** (também chamado tuba uterina), que tipicamente tem uma borda franjada (fímbria), a qual envolve o ovário na época da ovulação. Na maioria dos peixes e anfíbios, a extremidade terminal da tuba uterina não é especializada, mas, nos peixes cartilaginosos, répteis e aves que produzem um ovo grande e com casca, desenvolveram-se regiões especiais para produção de albumina e da casca. Nos amniotas (répteis, aves e mamíferos; veja Os amniotas e o ovo amniótico no capítulo 8), a porção terminal das tubas uterinas expande-se em um **útero** muscular no qual os ovos com casca são mantidos até a postura, ou no qual os embriões completam seu desenvolvimento. Nos mamíferos placentários, as paredes do útero estabelecem uma associação vascular íntima com as membranas do embrião, por meio de uma **placenta** (ver Capítulo 8).

O par de ovários da fêmea humana (Figura 7.13), ligeiramente menores do que os testículos dos machos, contêm muitos

milhares de oócitos. Cada oócito desenvolve-se dentro de um **folículo** que se expande e, finalmente, rompe-se para liberar um oócito secundário (Figura 7.10). Durante os anos férteis de uma mulher, exceto após a fertilização, cerca de 13 oócitos amadurecem a cada ano e geralmente os ovários alternam-se na liberação de oócitos. Como uma mulher é fértil por somente cerca de 30 anos, dos cerca de 400.000 oócitos primários presentes em seus ovários ao nascimento, apenas 300 ou 400 têm uma chance de atingir a maturidade. Os outros degeneram e são reabsorvidos.

Um princípio da biologia reprodutiva dos mamíferos, estabelecido por muito tempo, é o de que, nos machos, as linhagens de células germinativas permanecem funcionais e produzem espermatozoides por toda a vida adulta, enquanto as fêmeas apresentam um número finito de células germinativas e a produção de oócitos cessa ao nascimento. De fato, nós acabamos de descrever o desenvolvimento folicular humano dessa maneira, com os oócitos primários presentes ao nascimento constituindo-se na única fonte de folículos. Uma descoberta excitante em camundongos desafiou esse dogma reprodutivo. Foi demonstrado que os ovários juvenis e adultos de camundongo contêm células germinativas que se dividem ativamente e reabastecem o reservatório de oócitos. Além disso, as células-tronco germinativas foram identificadas nos ovários de camundongos velhos e nos ovários de mulheres pós-menopousa. Se essa evidência puder ser extensiva para outras espécies de mamíferos, poderá haver implicações significativas no manejo de espécies ameaçadas, nas quais poderão ser utilizadas técnicas de reprodução assistida para aumentar o *pool* de oócitos, o que pode significar a diferença entre a extinção e a sobrevivência.

Os **ovidutos** são revestidos com cílios que propelem o óvulo para longe do ovário do qual foi liberado. Os dois ductos abrem-se nos dois cantos superiores do útero, que é especializado para abrigar o embrião durante a sua existência intrauterina. O útero é formado por grossas paredes musculares, muitos vasos sanguíneos e um revestimento especializado, o **endométrio**. O útero varia entre os diferentes mamíferos e, em muitos, é projetado para conter mais de um embrião em desenvolvimento. Ancestralmente, ele era um par de órgãos, mas, em alguns mamíferos eutérios, o par encontra-se fundido, formando uma grande câmara.

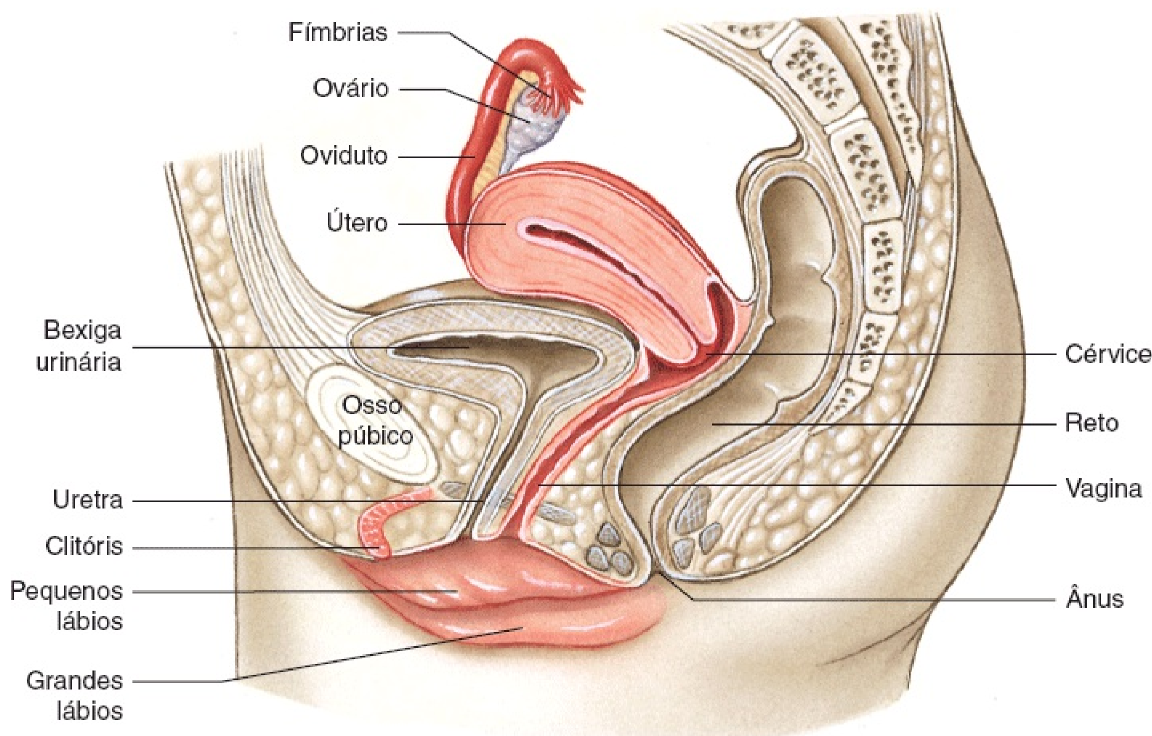


Figura 7.13 Sistema reprodutivo feminino da espécie humana, mostrando a pélvis em corte sagital.

A **vagina** é um tubo muscular adaptado para receber o pênis do macho e serve como canal de nascimento durante a expulsão de um feto. Onde o útero e a vagina se encontram, o útero projeta-se para dentro da vagina para formar a **cérvice**.

A genitália externa das fêmeas humanas, ou **vulva**, inclui dobras de pele, os **grandes lábios** e os **pequenos lábios**, bem como um pequeno órgão erétil, o **clitóris** (o homólogo feminino da glande do pênis). A abertura da vagina, no estado virgem, tem, frequentemente, seu tamanho reduzido por uma membrana, o **hímen**, se bem que atualmente, nas fêmeas mais fisicamente ativas, essa membrana possa estar muito reduzida em sua extensão.

EVENTOS ENDÓCRINOS QUE COORDENAM A REPRODUÇÃO

Controle hormonal da regulação dos ciclos reprodutivos

De peixes a mamíferos, a reprodução nos vertebrados é em geral uma atividade sazonal ou cíclica. A cronologia é crucial porque os filhotes devem surgir quando o alimento estiver disponível e outras condições ambientais estiverem ótimas para a sobrevivência. O processo reprodutivo sexual é controlado por hormônios, que são regulados por fatores ambientais, como consumo de alimento e mudanças sazonais no fotoperíodo, regime de chuvas ou temperatura, e por fatores sociais. Uma região no lobo frontal chamada hipotálamo (Capítulo 33) regula a liberação dos hormônios da adeno-hipófise, alguns dos quais estimulam tecidos das gônadas (a neurossecreção e a glândula pituitária são descritas no Capítulo 34). Esse sistema hormonal controla o desenvolvimento das gônadas, estruturas sexuais acessórias e características sexuais secundárias (ver a próxima seção), bem como a regulação da reprodução.

Os modelos reprodutivos cíclicos das fêmeas de mamíferos são de dois tipos: **ciclo estral**, característico da maioria dos mamíferos, e **ciclo menstrual**, característico apenas dos primatas antropoides (macacos e seres humanos). Esses ciclos diferem de duas importantes maneiras. Primeira, no ciclo estral as fêmeas são receptivas aos machos apenas durante os breves períodos de **estro**, ou "cio", enquanto, no ciclo menstrual, a receptividade pode ocorrer durante todo o ciclo (apesar de alguns dados indicarem um aumento na receptividade por volta da época da ovulação). Segunda, o ciclo menstrual (mas não o ciclo estral) termina com o colapso e eliminação da porção interna do útero (endométrio). Em um ciclo estral, cada ciclo termina com o endométrio simplesmente revertendo ao seu estado original, sem a eliminação característica do ciclo menstrual.

Esteroides gonadais e seu controle

Os ovários das fêmeas de vertebrados produzem dois tipos de hormônios sexuais esteroides – **estrógenos** e **progesterona** (Figura 7.14). Existem três tipos de estrógenos: estradiol, estrona e estriol, dos quais o estradiol é secretado nas maiores quantidades durante os ciclos reprodutivos. Os estrógenos são responsáveis pelo desenvolvimento das estruturas sexuais acessórias das fêmeas (ovidutos, útero e vagina) e pela estimulação da atividade reprodutiva feminina. As características sexuais secundárias, aquelas que não estão envolvidas primariamente na formação e no transporte de óvulos (ou espermatozoides, nos machos), mas que são essenciais para o sucesso comportamental e funcional da reprodução, são também controladas ou mantidas por estrógenos. As características sexuais secundárias incluem: coloração diferente da pele ou penas, desenvolvimento dos ossos, tamanho do corpo e, nos mamíferos, desenvolvimento inicial das glândulas mamárias. Nas fêmeas de mamíferos, tanto o estrogênio quanto a progesterona são responsáveis por preparar o útero para receber um embrião em desenvolvimento. Esses hormônios são controlados pelas **gonadotrofinas da adeno-hipófise**: **hormônio foliculoestimulante (FSH)** e **hormônio luteinizante (LH)** (Figura 7.15). A liberação dessas duas gonadotrofinas é, por sua vez, governada pelo **hormônio liberador de gonadotrofinas (GnRH)**, produzido pelas células neurossecretoras do **hipotálamo** (ver Capítulo 33 e Quadro 34.1). Por meio desse sistema de controle, fatores ambientais como luz, nutrição e estresse podem influenciar os ciclos reprodutivos. Os estrógenos e as progesteronas retroalimentam o hipotálamo e a adeno-hipófise para manter a secreção de GnRH, FSH e LH sob controle (ver Capítulo 34 para uma discussão sobre a retroalimentação negativa dos hormônios).

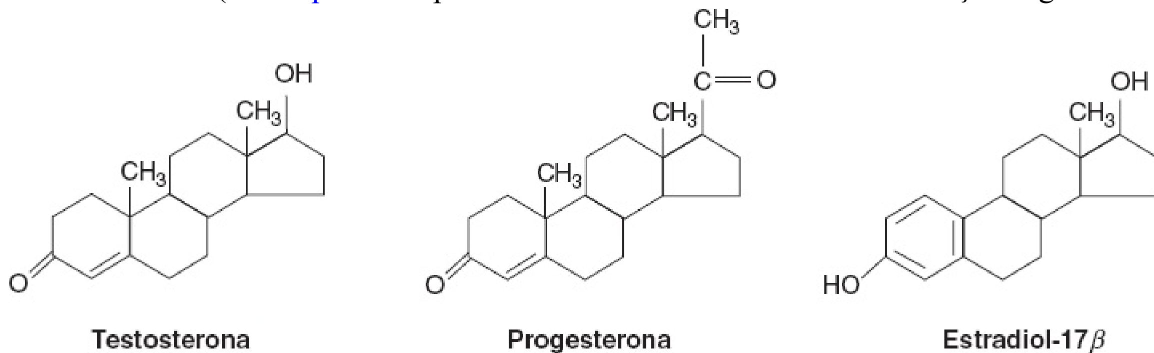


Figura 7.14 Hormônios sexuais. Estes três hormônios sexuais apresentam a estrutura básica dos esteroides, com quatro anéis. O principal hormônio sexual feminino, estradiol (um estrógeno) é um esteroide C_{18} (carbono 18) com um anel aromático A (primeiro anel à esquerda). O principal hormônio sexual masculino, testosterona (um andrógeno) é um esteroide C_{19} com um grupo carboxila (C=O) no anel A. O hormônio sexual feminino progesterona é um esteroide C_{21}, também apresentando um grupo carboxila no anel A.

O esteroide sexual masculino, **testosterona** (Figura 7.14), é produzido pelas **células intersticiais** dos testículos. A

testosterona e seu metabólito **di-hidrotestosterona (DHT)** são necessários para o crescimento e o desenvolvimento das estruturas sexuais acessórias masculinas (pênis, ductos espermáticos e glândulas), para o desenvolvimento de características sexuais secundárias masculinas (como crescimento de ossos e músculos, coloração de plumagem ou pelagem masculina, galhadas em cervídeos e, nos seres humanos, timbre de voz), bem como para o comportamento sexual masculino. O desenvolvimento dos testículos e a secreção de testosterona são controlados pelo FSH e LH, os mesmos hormônios da adeno-hipófise que regulam o ciclo reprodutivo feminino e, portanto, em última análise, pelo GnRH do hipotálamo. Do mesmo modo que os estrógenos e a progesterona nas fêmeas, a testosterona e o DHT retroalimentam o hipotálamo e a adeno-hipófise para regular a secreção de GnRH, FSH e LH.

A identificação, no hipotálamo de aves e mamíferos, de um peptídio que inibe a secreção de GnRH e LH levou alguns cientistas a acreditar que um **hormônio inibidor da gonadotrofina** (GnIH) havia finalmente sido descoberto. Mais estudos são necessários, entretanto, antes que se possa ter certeza de que esse peptídio antagoniza o GnRH em todas as condições fisiológicas.

Tanto os ovários como os testículos produzem um hormônio peptídio, a **inibina**, que é secretado pelos folículos em desenvolvimento na fêmea e pelas **células de Sertoli** (ou células de sustentação) no macho. Esse hormônio é um regulador adicional da secreção de FSH da adeno-hipófise por meio de retroalimentação negativa.

O ciclo menstrual

O ciclo menstrual humano (do latim *mensis*, mês) consiste em duas fases distintas dentro do ovário, a fase folicular e a fase lútea, e também em três fases distintas no útero: fase menstrual, fase proliferativa e fase secretora (Figura 7.15). A menstruação sinaliza a **fase menstrual**, quando parte do revestimento do útero (o endométrio) degenera e é descartado, produzindo o sangramento menstrual. Enquanto isso, no interior do ovário, está ocorrendo a **fase folicular** e, por volta do terceiro dia do ciclo, os níveis sanguíneos de FSH e LH começam a se elevar lentamente, incentivando alguns dos folículos a iniciar seu crescimento e a secretar estrogênio. À medida que os níveis de estrogênio no sangue aumentam, o endométrio uterino cicatriza e começa a espessar-se, e glândulas uterinas no endométrio aumentam de tamanho (**fase proliferativa**). Por volta do décimo dia, a maioria dos folículos ovarianos que haviam começado a desenvolver-se no terceiro dia se degenera (tornam-se **atréticos**), deixando apenas um (às vezes dois ou três) continuar o desenvolvimento até que apareça como uma protuberância na superfície do ovário. Este é um folículo maduro, ou **folículo de Graaf**. Durante a última parte da fase folicular, o folículo de Graaf secreta mais estrogênio e também a inibina. À medida que os níveis de inibina aumentam, os níveis de FSH diminuem.

No décimo terceiro ou décimo quarto dia do ciclo, os agora altos níveis de estrogênio dos folículos de Graaf estimulam o surto de GnRH do hipotálamo, o que induz um surto de LH (e, em menor intensidade, de FSH) da adeno-hipófise. O surto de LH causa a ruptura do folículo de Graaf (**ovulação**), liberando um oócito do ovário. O oócito permanece viável por aproximadamente 12 h, durante as quais ele pode ser fertilizado por um espermatozoide. Durante a **fase lútea** ovariana, forma-se um **corpo lúteo** (“corpo amarelo”, por causa de sua aparência nos ovários de vacas, onde foi descrito pela primeira vez) dos restos do folículo rompido que liberou o oócito na ovulação (Figuras 7.10 e 7.15). O corpo lúteo, em resposta à contínua estimulação pelo LH, torna-se uma glândula endócrina transitória, que secreta progesterona (e estrogênio nos primatas). A progesterona (“antes da gestação”), como seu nome indica, estimula o útero a sofrer as mudanças finais de maturação, que o preparam para a gestação (**fase secretora**). O útero está agora totalmente pronto para abrigar e nutrir um embrião. Se a fertilização *não* tiver ocorrido, o corpo lúteo degenera e seus hormônios não são mais secretados. Uma vez que o revestimento uterino (endométrio) depende de progesterona e de estrogênio para sua manutenção, o declínio de seus níveis causa a deterioração do revestimento uterino, levando ao sangramento menstrual do próximo ciclo.

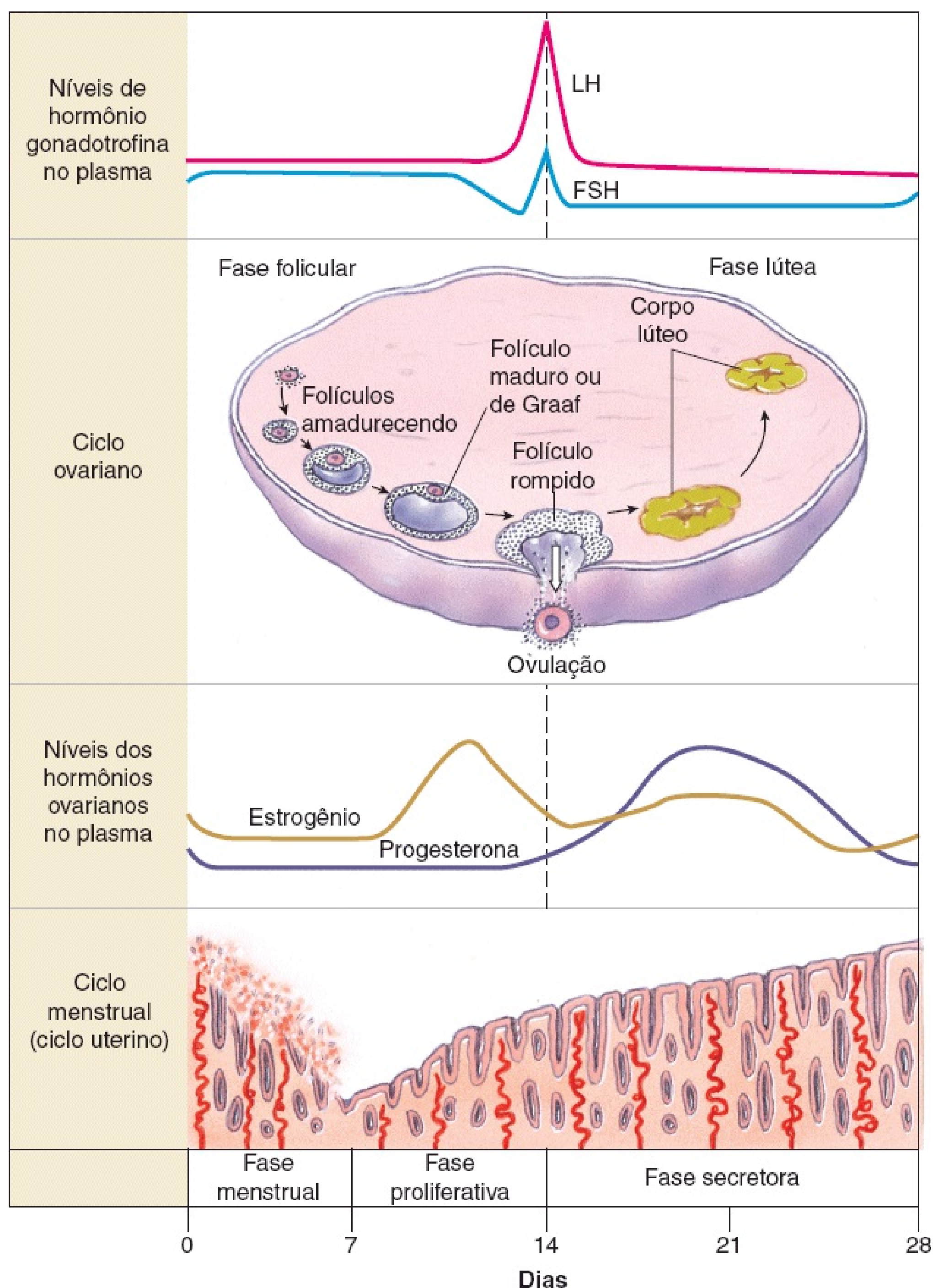


Figura 7.15 Ciclo menstrual humano, mostrando as alterações dos níveis de hormônios no sangue e do endométrio uterino, durante o ciclo ovariano de 28 dias. O FSH promove a maturação dos folículos ovarianos, os quais secretam estrogênio. O estrogênio prepara o endométrio uterino e causa um pico na liberação de LH, o qual, por sua vez, causa a ovulação e estimula o corpo lúteo a secretar progesterona e estrogênio. A produção de estrogênio e progesterona permanece apenas se o óvulo for fertilizado; sem a gravidez, os níveis de estrogênio e progesterona decaem e segue-se a menstruação.

Os anticoncepcionais orais (a "pílula") geralmente são preparações de estrogênio e progesterona combinados, que agem para diminuir a produção das gonadotrofinas da hipófise, o FSH e o LH. Isso evita que os folículos ovarianos amadureçam completamente e, geralmente, também que ocorra a ovulação. Os anticoncepcionais orais são altamente eficientes, com uma taxa de falha de menos de 1%, se o procedimento for seguido corretamente. Estrogênio e progesterona também podem ser administrados como um adesivo para a pele (Ortho Evra®) ou como um anel vaginal (NuvaRing®). A progesterona age no trato reprodutivo como um todo, tornando-o inóspito para os espermatozoides e para o oócito fertilizado. Esse mecanismo tem sido explorado nos anticoncepcionais que contêm apenas progesterona ("minipílula", Depo-Provera®, Implanon®), que podem não bloquear o desenvolvimento folicular ou a ovulação, e também nos anticoncepcionais de urgência (a "pílula do dia seguinte"), que são ingeridos após a relação sexual e que, atualmente, estão disponíveis sem receita nos EUA, para

mulheres com 18 ou mais anos de idade.

O GnRH do hipotálamo e o LH e o FSH da adeno-hipófise são controlados pelos esteroides ovarianos (e pela inibina) por **retroalimentação negativa**. Essa retroalimentação negativa ocorre ao longo do ciclo menstrual, com exceção de uns poucos dias antes da ovulação. Como já mencionado, a ovulação é devida aos *altos níveis de estrogênio* que causam um surto de GnRH, LH (e FSH). Mecanismos de **retroalimentação positiva** como este último são raros no corpo, uma vez que eles afastam os eventos de pontos de estabilidade determinados (os mecanismos de retroalimentação são descritos no Capítulo 34). Esse evento é encerrado pela ovulação, quando os níveis de estrogênio caem assim que um oócito é liberado do folículo.

Hormônios de gestação e nascimento humanos

Se a fertilização acontece, ela normalmente ocorre no terço inicial do oviduto (**ampola**). O **zigoto** viaja de lá até o útero, dividindo-se por mitoses para formar um **blastocisto** (ver Capítulo 8) no momento em que chega ao útero. O blastocisto em desenvolvimento adere à superfície uterina após cerca de 6 dias e se implanta no endométrio. Esse processo chama-se **implantação**. O crescimento do embrião prossegue e produz um **trofoblasto** esférico. Esse estágio embrionário contém três camadas diferentes de tecidos, o âmnio, o córion e o embrião propriamente dito, que é a massa celular interna (ver Figura 8.26). O **córion** secreta a **gonadotrofina coriônica humana (hCG)**, que aparece na corrente sanguínea logo após a implantação. O hCG estimula o corpo lúteo a continuar a sintetizar e a liberar tanto estrogênio quanto progesterona (Figura 7.16).

A placenta forma o ponto de ligação entre o trofoblasto e o útero (a evolução e o desenvolvimento da placenta são descritos no Capítulo 8). Além de servir como um meio para a transferência de substâncias entre a corrente sanguínea da mãe e a do feto, a placenta também serve como uma glândula endócrina. A placenta continua a secretar hCG e também produz estrogênio (principalmente estriol) e progesterona. Em alguns mamíferos, após mais ou menos o terceiro mês de gestação, o corpo lúteo degenera, mas, por volta desse período, a placenta é a principal fonte de progesterona e de estrogênio (Figura 7.17).

A preparação das glândulas mamárias para a secreção de leite necessita de dois hormônios adicionais, a **prolactina (PRL)** e o **lactogênio placentário humano (hPL)** (ou **somatomamotropina coriônica humana**). A PRL é produzida pela adeno-hipófise, mas, nas mulheres que não estão grávidas, sua secreção é inibida. Durante a gestação, os níveis elevados de progesterona e de estrogênio deprimem o sinal inibidor, e a PRL começa a aparecer no sangue. A PRL é também produzida pela placenta durante a gestação. A PRL, em combinação com a hPL, prepara as glândulas mamárias para a secreção de leite. A hPL, junto com o **hormônio de crescimento placentário humano (hPGH)** e o hormônio de crescimento materno, também estimula um aumento dos nutrientes disponíveis na mãe, de modo que mais quantidade seja provida ao embrião em desenvolvimento. A placenta também secreta β-endorfina e outros opioides endógenos (ver Capítulo 33) que regulam o apetite e o humor durante a gestação. Os opioides podem também contribuir para uma sensação de bem-estar e ajudam a aliviar o desconforto associado aos últimos meses da gestação. Mais tarde, a placenta começa a secretar um hormônio peptídico chamado **relaxina**. Esse hormônio permite alguma expansão da pélvis, porque aumenta a flexibilidade da sínfise pubiana (ver Figura 29.9) e também dilata a cérvice, em preparação para o parto.

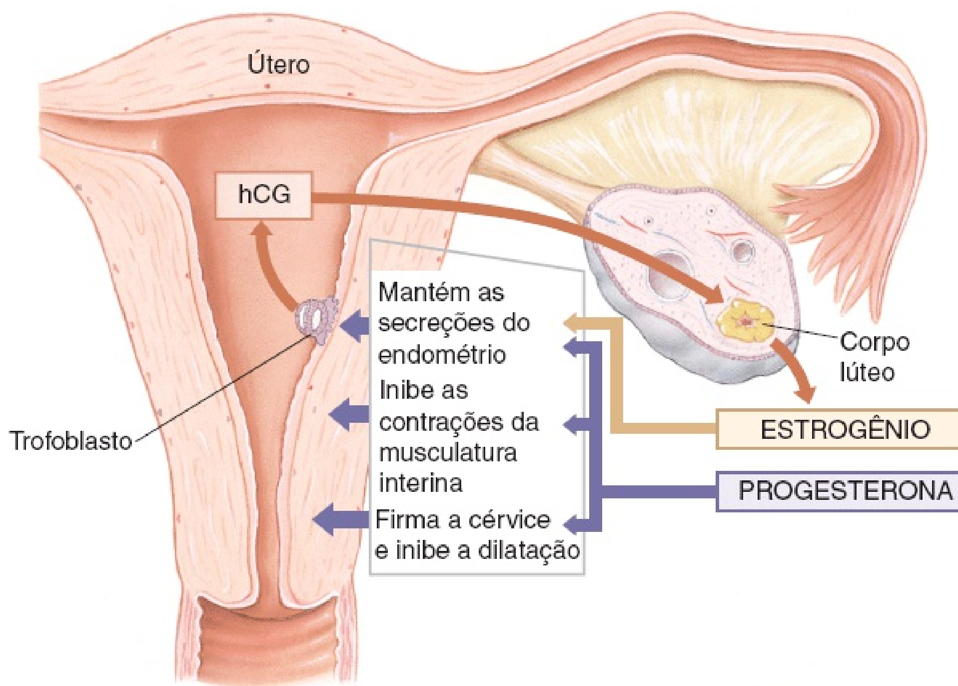


Figura 7.16 Os múltiplos papéis da progesterona e do estrogênio na gestação humana normal. Após a implantação de um embrião no útero, o trofoblasto (futuro embrião e placenta) secreta gonadotrofina coriônica humana (hCG), que mantém o corpo lúteo até que, por volta da sétima semana de gestação, a placenta comece a produzir os hormônios sexuais progesterona e estrogênio.

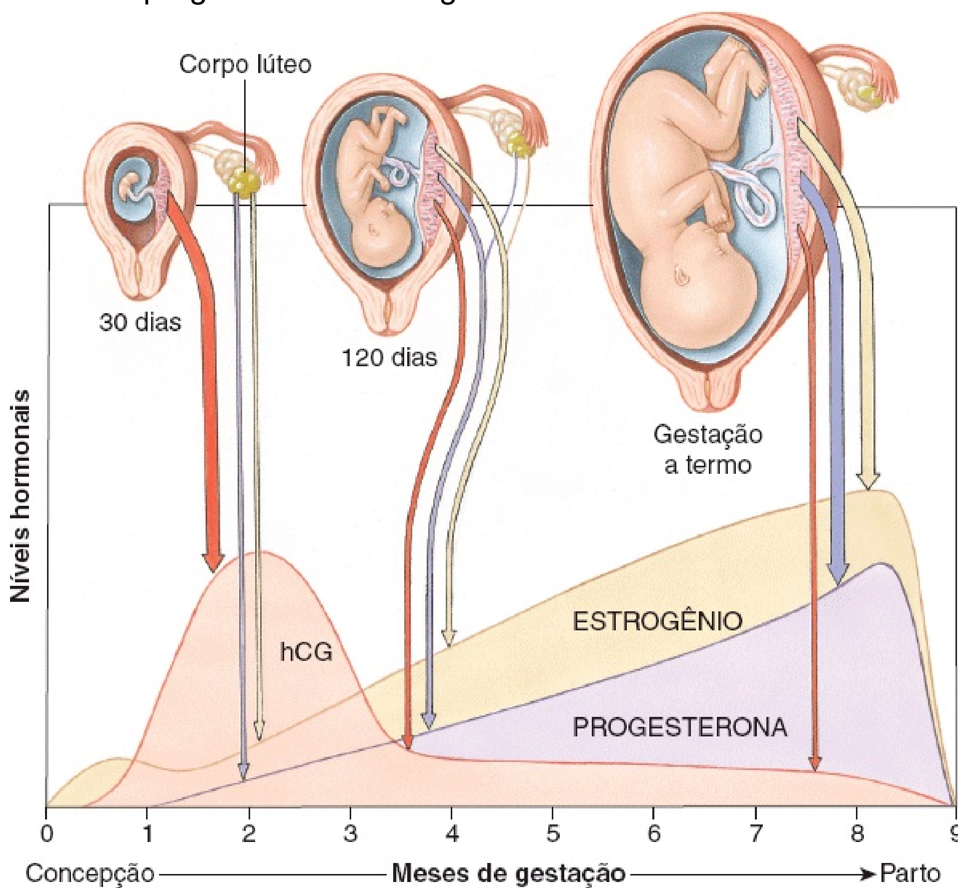


Figura 7.17 Níveis dos hormônios produzidos pelo corpo lúteo e pela placenta durante a gestação. A largura das setas sugere as quantidades relativas liberadas do hormônio. A hCG (gonadotrofina coriônica humana) é produzida apenas pela placenta. Durante a gestação, a síntese de progesterona e estrogênio transfere-se do corpo lúteo para a placenta.

O nascimento, ou **parto**, nos seres humanos, ocorre após aproximadamente 9 meses e inicia-se com contrações fortes e rítmicas da musculatura uterina, chamadas **trabalho de parto**. O sinal preciso que desencadeia o nascimento não é exatamente conhecido nos seres humanos, mas parece que o **hormônio placentário liberador de corticotropina (CRH)** inicia o processo

de nascimento. Um pouco antes do parto e localmente dentro do útero e da placenta, a secreção de estrogênio, que estimula as contrações do útero, aumenta pronunciadamente enquanto o nível de progesterona, que inibe as contrações do útero, declina (Figura 7.17). Isso remove o "bloqueio de progesterona", que mantém o útero quiescente durante toda a gestação. As **prostaglandinas**, um grande grupo de hormônios (derivados de ácidos graxos de cadeia longa), também aumentam nesse momento, tornando o útero mais "irritável" (ver Capítulo 34, para mais detalhes sobre as prostaglandinas). Finalmente, a dilatação da cérvice desencadeia reflexos neurais que estimulam a secreção de **ocitocina** pela neuro-hipófise. A ocitocina estimula a musculatura lisa do útero, o que leva a contrações mais fortes e mais frequentes. A secreção de ocitocina durante o parto é outro exemplo de **retroalimentação positiva**. Desta vez, o evento termina com o nascimento do bebê.

O nascimento ocorre em três estágios. No primeiro estágio, a cérvice é alargada pela pressão exercida pelo bebê em sua bolsa de líquido amniótico, que pode já estar rompida nesse momento (**dilatação**; Figura 7.18B). No segundo estágio, o bebê é empurrado para fora do útero e pela vagina, até o exterior (**expulsão**; Figura 7.18C). No terceiro estágio, a placenta ou **secundina** é expelida do corpo da mãe, geralmente nos 10 min seguintes após o nascimento do bebê (**expulsão da placenta**; Figura 7.18D).

Abortamentos durante a gestação, ou abortamentos espontâneos, são muito comuns e parecem servir como mecanismo para rejeitar anomalias pré-natais, como cromossomos danificados e outros erros genéticos. A exposição a drogas ou toxinas, irregularidades imunológicas ou a inadequada preparação hormonal do útero também podem causar abortamento. Modernos testes hormonais mostram que cerca de 30% dos zigotos são abortados espontaneamente antes ou logo depois da implantação. Esses abortamentos são despercebidos pela mãe ou se expressam como um período menstrual ligeiramente atrasado. Das gravidezes reconhecidas, cerca de 20% terminam em abortamentos percebidos pela mãe, o que resulta em uma taxa de abortamento espontâneo de cerca de 50%.

Após o nascimento, a secreção de leite é ativada quando o recém-nascido suga o mamilo da mãe. Isso leva à liberação reflexa de ocitocina pela neuro-hipófise. Quando a ocitocina atinge as glândulas mamárias, ela causa a contração dos músculos lisos que revestem os ductos e cavidades das glândulas mamárias e a ejeção de leite. O ato de sugar também estimula a liberação de prolactina pela adeno-hipófise, o que estimula a continuação da produção de leite pelas glândulas mamárias.

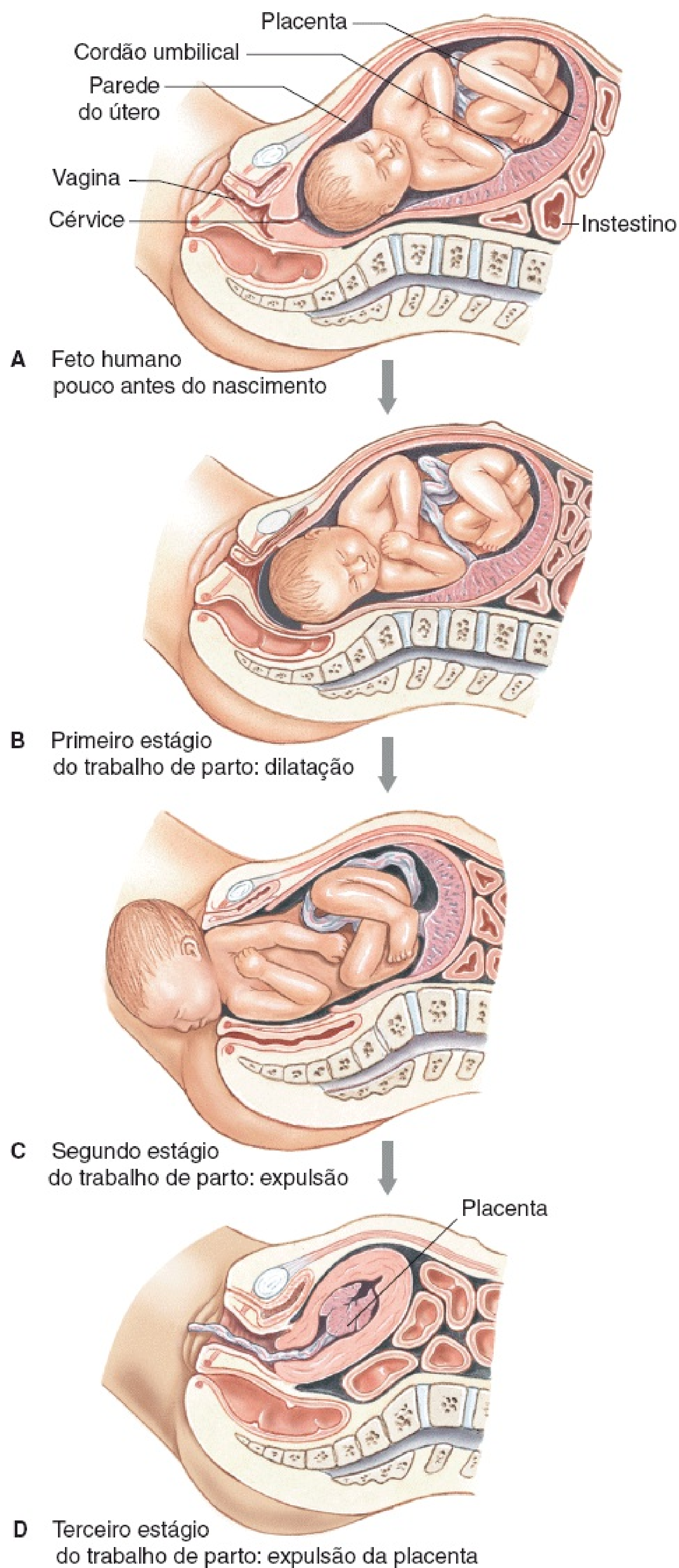


Figura 7.18 Nascimento, ou parto, no ser humano.

Nascimentos múltiplos

Muitos mamíferos dão à luz mais de um filhote por vez, ou uma ninhada (**multíparos**), em que cada membro veio de um óvulo diferente. Existem mamíferos, entretanto, que têm um filhote de cada vez (**uníparos**), apesar de, ocasionalmente, poderem ter mais que um. O tatu (*Dasypus*) destaca-se, entre os mamíferos, por dar à luz quatro filhotes de cada vez, todos do mesmo sexo (ou machos ou fêmeas) e todos derivados do mesmo zigoto.

Gêmeos humanos podem originar-se de um zigoto (**gêmeos idênticos** ou **monozigóticos**; Figura 7.19A) ou de dois zigotos (**gêmeos não idênticos**, **dizigóticos** ou **fraternos**; Figura 7.19B). Os gêmeos fraternos não são mais parecidos entre si do que outras crianças nascidas separadas na mesma família, mas os gêmeos idênticos são, é claro, admiravelmente parecidos e sempre do mesmo sexo. Gêmeos triplos, quádruplos e quíntuplos podem incluir um par de gêmeos idênticos. Os outros bebês nesses partos múltiplos geralmente vêm de zigotos separados. Cerca de 33% dos gêmeos idênticos têm placentas separadas, indicando que os blastômeros separaram-se em um estágio precoce, possivelmente no estágio de duas células (Figura 7.19A, *no alto*). Todos os outros gêmeos idênticos compartilham a mesma placenta, o que indica que a separação ocorreu após a formação da massa interna de células (ver Figura 8.26). Se a separação ocorrer após a formação da placenta, mas antes da formação do âmnio, os gêmeos terão bolsas amnióticas individuais (Figura 7.19A, *no meio*), como é observado na grande maioria dos gêmeos idênticos. Finalmente, uma pequena porcentagem dos gêmeos idênticos compartilha uma bolsa amniótica e uma placenta (Figura 7.19A, *embaixo*), o que indica que a separação ocorreu após o nono dia da gestação, quando o âmnio já estava formado. Nesses casos, os gêmeos correm o risco de se tornarem unidos, uma condição conhecida como "gêmeos siameses". Embriologicamente, cada membro de um par de gêmeos fraternos tem sua própria placenta e seu próprio âmnio (Figura 7.19B).

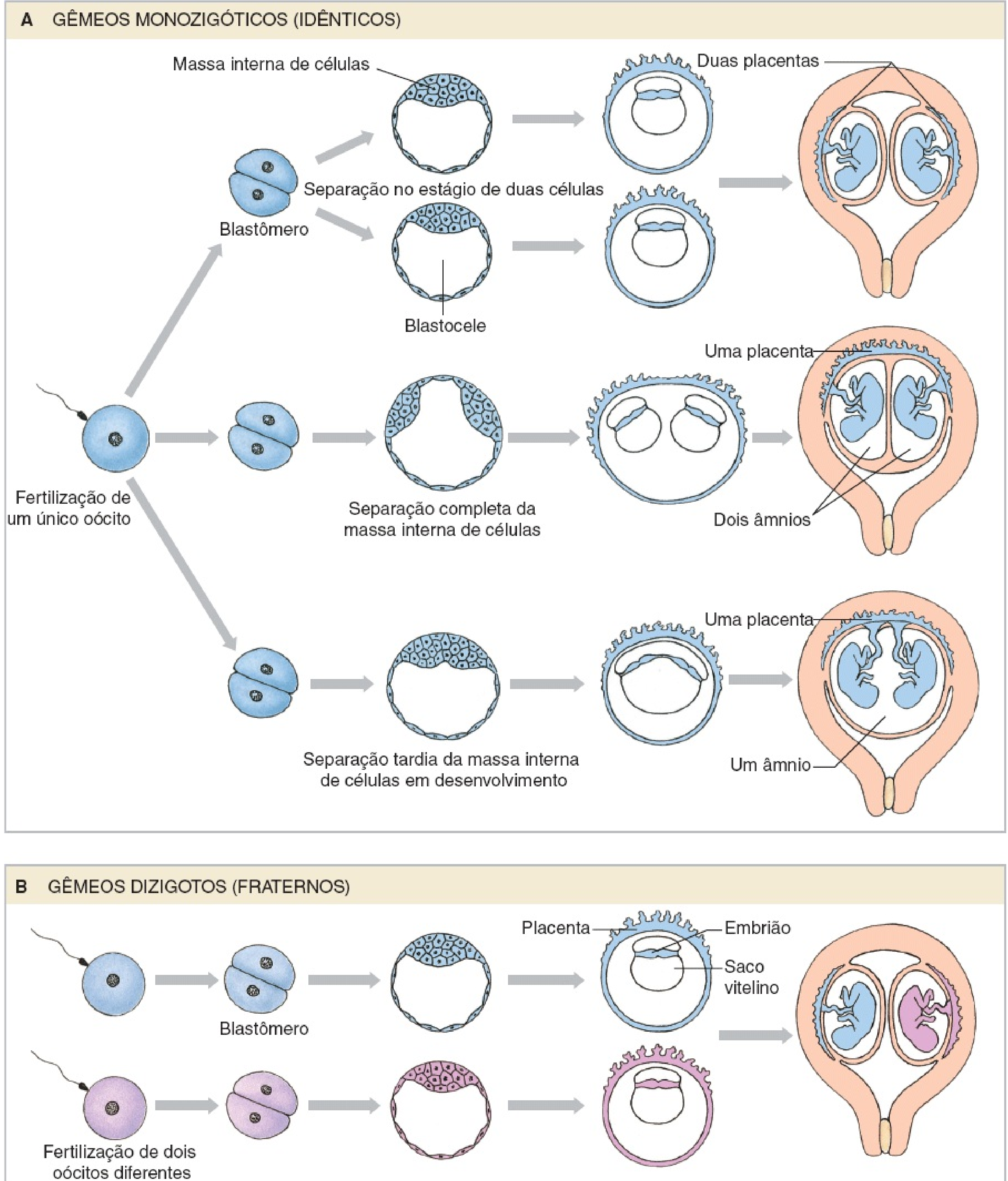


Figura 7.19 Formação de gêmeos humanos. **A.** Formação de gêmeos monozigóticos (idênticos). **B.** Formação de gêmeos dizigóticos (fraternos). Ver o texto para explicações.

A frequência de nascimentos de gêmeos em comparação com aquela dos nascimentos de um único bebê é de aproximadamente 1 em 86, a de gêmeos triplos é de 1 em 862 e a de quádruplos, cerca de 1 em 863. A proporção de nascimentos de gêmeos idênticos, quando se consideram todos os nascimentos, é, mais ou menos, a mesma no mundo todo (1 em 250 a 300). Uma exceção surpreendente ocorre no vilarejo de Mohammad Pur Umri, na Índia, onde 1 em cada 10 nascimentos é de gêmeos idênticos. Os cientistas ainda não têm uma explicação única para essa alta taxa de nascimentos gemelares. A frequência de nascimentos de gêmeos fraternos

varia com a raça e o país. Nos EUA, 75% de todos os nascimentos gemelares são dizigotos (fraternos), enquanto, no Japão, apenas 25% dos gêmeos são dizigotos. A tendência para o nascimento de gêmeos fraternos (mas aparentemente não para gêmeos idênticos) parece ser familiar. O nascimento de gêmeos fraternos (mas não o de idênticos) também aumenta de frequência com o aumento da idade da mãe.

Resumo

A reprodução é a produção de uma nova vida e provê uma oportunidade para ocorrer a evolução. A reprodução assexuada é um processo rápido e direto, pelo qual um único organismo produz cópias, geneticamente idênticas, de si mesmo. Pode ocorrer por fissão, brotamento, gemulação ou fragmentação. A reprodução sexuada envolve a produção, geralmente por dois progenitores (reprodução bissexuada), de gametas (células sexuais) que se combinam para formar um zigoto, o qual se desenvolve em um novo indivíduo. Os gametas são formados por meiose, que reduz o número de cromossomos para haploide. O número cromossômico diploide é restaurado na fertilização. A reprodução sexuada recombina as características parentais e, assim, rearranja e amplifica a diversidade genética. A recombinação genética é importante para a evolução. Duas alternativas à reprodução bissexuada típica são o hermafroditismo, presença de órgãos masculinos e femininos no mesmo indivíduo, e a partenogênese, desenvolvimento de um óvulo não fertilizado.

A reprodução sexuada exige custos altos em tempo e energia, requer investimentos cooperativos para o acasalamento e causa a perda, nos filhotes, de 50% da representação genética de cada progenitor. A visão clássica de por que o sexo é necessário é a de que ele mantém filhotes variantes na população, o que pode ajudar a população a sobreviver às mudanças ambientais.

Nos vertebrados, as células germinativas primordiais surgem no endoderma do saco vitelino e, então, migram até as gônadas. Nos mamíferos, uma gônada torna-se um testículo em resposta a sinais masculinizantes codificados no cromossomo Y dos machos, e o trato reprodutivo masculiniza-se em resposta aos esteroides masculinos circulantes. As estruturas reprodutivas femininas (ovário, ovidutos, útero e vagina) desenvolvem-se na ausência dos sinais codificados no cromossomo Y e na presença de dois cromossomos X que expressam genes determinantes de ovários, dependentes de dosagem gênica.

As células germinativas amadurecem nas gônadas por um processo chamado gametogênese (espermatogênese nos machos e oogênese nas fêmeas), que envolve tanto mitoses como meioses. Na espermatogênese, cada espermatócito primário origina, por meiose e crescimento, quatro espermatozoides móveis, cada um com o número haploide de cromossomos. Na oogênese, cada oócito primário origina apenas um óvulo maduro, haploide e imóvel. O material nuclear restante é descartado nos corpúsculos polares. Durante a oogênese, um óvulo acumula grandes reservas de alimento como vitelo em seu citoplasma.

Os sistemas reprodutivos sexuados variam enormemente em complexidade, desde alguns invertebrados, como vermes poliquetas que não têm estruturas reprodutivas permanentes, até os complexos sistemas dos vertebrados e muitos invertebrados, que consistem em gônadas permanentes e várias estruturas acessórias para a transferência, empacotamento e nutrição de gametas e embriões.

O sistema reprodutivo masculino da espécie humana inclui os testículos, compostos por túbulos seminíferos nos quais milhões de espermatozoides desenvolvem-se; um sistema de ductos (ductos eferente e deferente) que se unem à uretra; as glândulas (vesículas seminais, próstata, bulbouretral) e o pênis. O sistema feminino da espécie humana inclui os ovários, que contêm milhares de óvulos dentro de folículos, os ovidutos, o útero e a vagina.

A natureza sazonal ou cíclica da reprodução nos vertebrados demandou a evolução de mecanismos hormonais precisos, que controlam a produção de células germinativas, sinalizam a prontidão para o acasalamento e preparam ductos e glândulas para a fertilização bem-sucedida dos óvulos. Centros neurossecretores no hipotálamo do encéfalo secretam o hormônio liberador de gonadotrofina (GnRH), o qual estimula as células endócrinas da adeno-hipófise a liberar o hormônio foliculoestimulante (FSH) e o hormônio luteinizante (LH) que, por sua vez, estimulam as gônadas. Os estrógenos e a progesterona, nas fêmeas, e a testosterona e di-hidrotestosterona (DHT), nos machos, controlam o crescimento de estruturas sexuais acessórias e de características sexuais secundárias, além de retroalimentarem o hipotálamo e a adeno-hipófise para regular a secreção de GnRH, FSH e LH.

No ciclo menstrual humano, o estrogênio induz a proliferação inicial do endométrio uterino. Por volta da metade do ciclo, um surto de GnRH e LH, induzido pelos níveis crescentes de estrogênio do(s) folículo(s) em desenvolvimento, causa a

ovulação e faz com que o corpo lúteo secrete progesterona (e estrogênio, nos seres humanos), o que completa a preparação do útero para a implantação. Se um óvulo for fertilizado, a gestação é mantida pelos hormônios produzidos pela placenta e pela mãe. A gonadotrofina coriônica humana (hCG) mantém a secreção de progesterona e de estrogênio pelo corpo lúteo, enquanto a placenta cresce e, eventualmente, secreta estrogênio, progesterona, hCG, lactogênio placentário humano (hPL), hormônio de crescimento placentário humano (hPGH), prolactina (PRL), opioides endógenos, hormônio placentário de liberação de corticotropina (CRH) e relaxina. O estrogênio, a progesterona, a PRL e o hPL, bem como a prolactina materna, induzem o desenvolvimento das glândulas mamárias, em preparação para a lactação. O hPL, hPGH e o hormônio de crescimento materno também aumentam a disponibilidade de nutrientes para o embrião em desenvolvimento.

O nascimento ou o parto (pelo menos na maioria dos mamíferos) parece ser iniciado pela liberação de CRH placentário. Além disso, acontecem a diminuição do nível de progesterona e o aumento do nível de estrogênio, o que causa o início das contrações da musculatura uterina. A ocitocina (da neuro-hipófise) e as prostaglandinas uterinas continuam esse processo, até que o feto (seguido pela placenta) seja expulso. A relaxina placentária torna o processo do parto mais fácil, promovendo a expansão da pélvis e a dilatação da cérvice.

Nascimentos múltiplos nos mamíferos podem resultar da divisão de um zigoto, produzindo gêmeos monozigóticos, idênticos, ou de zigotos separados, produzindo gêmeos fraternos, dizigóticos. Gêmeos idênticos humanos podem ter placentas separadas, ou (mais comumente) eles podem partilhar uma placenta, mas têm bolsas amnióticas individuais.

Questões de revisão

1. Defina reprodução assexuada e descreva quatro formas de reprodução assexuada em invertebrados.
2. Defina reprodução sexuada e explique por que a meiose contribui para uma das grandes vantagens desse tipo de reprodução.
3. Explique por que mutações genéticas em organismos assexuados resultam em alterações evolutivas muito mais rápidas do que as mutações genéticas nas formas sexuadas. Por que mutações prejudiciais são mais deletérias para organismos assexuados, quando comparados com organismos sexuados?
4. Defina duas alternativas para a reprodução bissexuada – hermafroditismo e partenogênese – e forneça um exemplo específico do reino animal para cada uma delas. Qual é a diferença entre partenogênese meiótica e partenogênese ameiótica?
5. Defina os termos dioico e monoico. Algum desses termos pode ser usado para descrever um hermafrodita?
6. Um paradoxo da reprodução sexuada é que, apesar de ela ser muito difundida na natureza, a questão de por que ela existe ainda não foi absolutamente respondida. Quais são algumas das desvantagens do sexo? Quais são algumas das consequências do sexo que o fazem tão importante?
7. O que é uma linhagem de células germinativas? Como as células germinativas passam de uma geração para a seguinte?
8. Explique como uma espermatogônia, que contém um número diploide de cromossomos, desenvolve-se em quatro espermatozoides funcionais, cada um contendo um número haploide de cromossomos. Por qual(is) maneira(s) significativa(s) a oogênese difere da espermatogênese?
9. Defina e faça a distinção entre os termos: ovíparo, ovovivíparo e vivíparo.
10. Onde se localizam e quais são as funções das seguintes estruturas reprodutivas: túbulos seminíferos, ducto deferente, uretra, vesículas seminais, próstata, glândulas bulbouretrais, folículo maduro, ovidutos, útero, vagina e endométrio.
11. Quais são as diferenças entre os dois ciclos reprodutivos dos mamíferos – estral e menstrual?
12. Quais são os hormônios sexuais masculinos e quais são as suas funções?
13. Explique como os hormônios femininos GnRH, FSH, LH e estrogênio interagem durante o ciclo menstrual para induzir a ovulação e, subsequentemente, a formação do corpo lúteo.
14. Explique a função do corpo lúteo no ciclo menstrual. Se um óvulo for fertilizado, quais eventos endócrinos ocorrem para apoiar a gestação?
15. Descreva o papel dos hormônios da gravidez durante a gestação humana. Quais hormônios preparam as glândulas mamárias para a lactação e quais hormônios continuam a ser importantes durante esse processo?
16. Se gêmeos idênticos humanos desenvolvem-se de placentas separadas, quando os embriões devem ter se separado? E

quando deve ter ocorrido a separação se os gêmeos compartilham uma placenta, mas desenvolvem-se com âmnios separados?

Para aprofundar seu raciocínio. Peixes e anfíbios tendem a apresentar sistemas reprodutivos menos complexos do que os de alguns répteis, os das aves e os dos mamíferos. Por que você acha que isto acontece?

Referências selecionadas

Arukwe, A., and A. Goksoyr. 2003. Eggshell and egg yolk proteins in fish: hepatic proteins for the next generation: oogenetic, population, and evolutionary implications of endocrine disruption. Comp. Hepatology 2:4-25. *Esta revisão discute a síntese das proteínas da gema no peixe teleósteo e a capacidade dos estrógenos ambientais de copiar esse processo.*

Crow, J. F. 1994. Advantages of sexual reproduction. Developmental Genetics 15:205-213. *Uma excelente discussão sobre as vantagens e desvantagens da reprodução sexual com uma crítica às diversas hipóteses apresentadas sobre essa questão. Bastante legível.*

Cyranoski, D. 2009. Two by two. Nature 458:826-829. *Uma discussão sobre a notável taxa de geminação observada em um pequeno vilarejo na Índia.*

Ferguson-Smith, M. 2007. The evolution of sex chromosomes and sex determination in vertebrates and the key role of *DMRT1*. Sex Development 1:2-11. *Este artigo de revisão descreve a variedade de mecanismos que determinam o sexo nos vertebrados de uma perspectiva evolutiva.*

Johnson, J., J. Cannling, T. Kaneko, J. P. Pru, and J. L. Tilly. 2004. Germline stem cells and follicular renewal in the postnatal mammalian ovary. Nature 428:145-150. *Evidência interessante de que as fêmeas dos mamíferos possuem uma linha celular germinativa renovável, refutando uma antiga hipótese da biologia reprodutiva.*

Johnson, M. H., and B. J. Everitt. 2000. Essential reproduction, ed. 5. Oxford, U.K., Blackwell Sciences Ltd. *Cobertura interessante da fisiologia reprodutiva com ênfase nos humanos.*

Jones, R. E. 2006. Human reproductive biology, ed. 3. San Diego, Academic Press. *Tratamento completo da fisiologia reprodutiva humana.*

Kiessling, A. A. 2005. Eggs alone. Human parthenotes: an ethical source of stem cells for therapies? Nature 434:145. *Um resumo bastante breve sobre os prós e contras do uso terapêutico de células-tronco humanas do ovário que foram recentemente descobertas nos ovários adultos.*

Kinsley, C. H., and K. G. Lambert. 2006. The maternal brain. Sci. Am. 294:72-79. *Esta ótima revisão discute como os hormônios secretados durante a gestação e a lactação em mamíferos parecem conferir benefícios duradouros ao encéfalo que alteram as habilidades e o comportamento associados a um maior cuidado parental.*

Kriegsfeld, L. J., D. F. Mei, G. E. Bentley, Y. Ubuka, A. O. Mason, K. Inoue, K. Ukena, K. Tsutsui, and R. Silver. 2006. Identification and characterization of a gonadotropin-inhibitory system in the brains of mammals. Proceedings of the National Academy of Science 103:2410–2415. *Uma monografia original que apresenta evidências de um hormônio inibidor da gonadotrofina que suprime o eixo reprodutivo.*

Lee, D. M., R. R. Yeoman, D. E. Battaglia, R. L. Stouffer, M. B. Zelinski-Wooten, J. W. Fanton, and D. P. Wolf. 2004. Live birth after ovarian tissue transplant. Nature 428:137-138. *Pacientes com câncer que se tornaram estéreis prematuramente ganham nova esperança com a notícia do transplante bem-sucedido de tecidos ovarianos em macacos.*

Lombardi, J. 1998. Comparative vertebrate reproduction. Boston, Kluwer Academic Publishers. *Cobertura abrangente da fisiologia reprodutiva dos vertebrados.*

Niikura, Y., T. Niikura, and J. L. Tilly. 2009. Aged mouse ovaries possess rare premeiotic germ cells that can generate oocytes following transplantation into a young host environment. Aging 1(12):971-978. *Uma monografia que apresenta evidências das células-tronco de linha genética em camundongos adultos fêmeas.*

Piñón, R. 2002. Biology of human reproduction. Sausalito, University Science Books. *Uma análise atualizada da fisiologia reprodutiva humana.*

Ridley, M. 2001. The advantage of sex. www.pbs.org/wgbh/evolution/sex/advantage/ *Um ensaio adaptado de uma publicação da New Scientist (4 de dezembro de 1993) que resume a hipótese proposta para a evolução do sexo.*

Sekido, R., and R. Lovell-Badge. 2008. Sex determination and SRY: down to a wink and a nudge? Trends in Genetics 25:19-29. *Uma ótima revisão atual da determinação do sexo e sua evolução.*

Tilly, J. L., Y. Niikura, and B. R. Rueda. 2009. The current status of evidence for and against postnatal oogenesis in mammals: a case of ovarian optimism *versus* pessimism? Biol. Reprod. 80:2-12. *Uma excelente e pequena revisão que relata a evidência experimental de estudos recentes que apoiam ou se contrapõem à capacidade dos mamíferos adultos fêmeas de reabastecer seu pool de oócitos.*

CAPÍTULO 8

Os Princípios do Desenvolvimento



Em uma reconstrução moderna de um experimento clássico, desenvolve-se uma rã gemelar depois que a região do organizador de Spemann do embrião de uma rã é enxertado no embrião de outra rã.

O organizador primário

Durante a primeira metade do século 20, os experimentos do embriologista alemão Hans Spemann (1869-1941) e de sua estudante Hilde Pröscholdt Mangold (1898-1924) iniciaram a primeira das duas idades douradas da embriologia. Trabalhando com salamandras, eles verificaram que o tecido transplantado de um embrião em outro podia induzir o desenvolvimento de um órgão completo, como um globo ocular no local do transplante. Esse fenômeno é denominado indução embrionária. Mangold descobriu, mais tarde, que um tecido particular, o lábio dorsal de um estágio embrionário denominado gástrula, poderia induzir o desenvolvimento de uma nova salamandra inteira anexada à salamandra hospedeira no local do transplante (por esse trabalho, Spemann recebeu o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina em 1935, mas Hilde Mangold havia morrido, em um acidente doméstico, poucas semanas antes que sua pesquisa fosse publicada). Spemann designou esse tecido do lábio dorsal de **organizador primário**, hoje muitas vezes chamado de **organizador de Spemann**. Avanços recentes em biologia molecular inauguraram a segunda idade de ouro da embriologia, por revelar que a indução ocorre pela secreção de certas moléculas que disparam ou reprimem a atividade de combinações de genes em células próximas. Por exemplo, as células do organizador de Spemann migram sobre a linha média dorsal secretando proteínas denominadas como nogina, cordina e folistatina. Essas

proteínas permitem que células próximas desenvolvam o sistema nervoso e outros tecidos ao longo da linha média do dorso, e esses tecidos, por sua vez, liberam outras proteínas que induzem o desenvolvimento de outras partes do corpo. Tais proteínas organizadoras foram caracterizadas para muitos outros vertebrados e mesmo invertebrados. Como todos os animais parecem compartilhar mecanismos moleculares semelhantes para o desenvolvimento, atualmente é possível entender como mudanças em tais controles do desenvolvimento conduziram à evolução da grande variedade de animais. A pesquisa nessa área deu origem ao excitante novo campo denominado biologia evolutiva do desenvolvimento.

Como é possível que um minúsculo óvulo fertilizado (zigoto), esférico e dificilmente visível a olho nu, possa se desenvolver em um organismo totalmente formado, constituído de milhares de bilhões de células, cada uma com uma função ou papel estrutural determinado? Como esse maravilhoso processo é controlado? Claramente, toda a informação necessária para isto deve se originar do núcleo e no citoplasma circundante. Mas como essa informação dirige a conversão de um óvulo fertilizado em um animal completamente diferenciado? Apesar do intensivo exame realizado por milhares de cientistas durante muitas décadas, parece que, até recentemente, a biologia do desenvolvimento, uma ciência quase solitária dentro das ciências biológicas, não apresentava uma teoria explicativa satisfatória. Isto agora mudou. Durante as últimas 2 décadas, a combinação da genética e da evolução com as modernas técnicas da biologia celular e molecular produziu uma avalanche de explicações sobre o desenvolvimento animal. As relações causais entre desenvolvimento e evolução tornaram-se o ponto central das pesquisas. Como resultado, parece haver uma estrutura conceitual capaz de explicar o desenvolvimento.

CONCEITOS INICIAIS | PRÉ-FORMAÇÃO VERSUS EPIGÊNESE

Os primeiros cientistas e leigos especularam longamente, no passado, sobre o mistério do desenvolvimento, muito antes de o processo ser submetido às modernas técnicas de bioquímica, biologia molecular, cultura de tecidos e microscopia eletrônica. Uma ideia inicial e persistente era a de que os animais jovens eram pré-formados nos ovos, e que o desenvolvimento era simplesmente uma questão de desdobrar o que já estava lá. Algumas pessoas declaravam que conseguiam ver uma miniatura do adulto no óvulo ou no espermatozoide (Figura 8.1). Mesmo os mais cautelosos alegavam que todas as partes do embrião já estavam presentes no óvulo, mas eram tão pequenas e transparentes que não podiam ser vistas. Esse conceito da **pré-formação** era fortemente defendido pela maioria dos naturalistas e filósofos dos séculos 17 e 18.

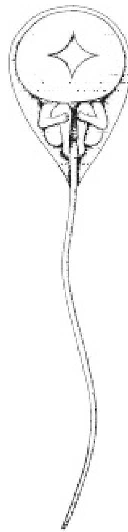


Figura 8.1 Jovem humano pré-formado em um espermatozoide, segundo a imaginação do histologista holandês do século 17 Niklaas Hartsoeker, um dos primeiros a observar espermatozoides utilizando um microscópio por ele fabricado. Outras notáveis figuras publicadas durante esse período representavam por vezes a figura utilizando um gorro de dormir!.

Em 1759, o embriologista alemão Kaspar Friedrich Wolff mostrou de forma clara que, no início do desenvolvimento do embrião de galinha, não havia um indivíduo pré-formado, apenas material granular indiferenciado que se organizava em camadas. Essas camadas continuavam a espessar-se em algumas áreas, afinar-se em outras, dobrar-se e segmentar-se, até que, por fim, surgia o corpo do embrião. Wolff denominou esse processo **epigênese** ("origem posterior ou adiante"), uma ideia de que o óvulo fertilizado contém apenas o material de construção, de algum modo montado por uma força direcionadora desconhecida. As ideias atuais sobre o desenvolvimento são essencialmente epigenéticas, embora seja conhecido muito mais

sobre o que direciona o crescimento e a diferenciação.

O desenvolvimento descreve as mudanças progressivas sofridas por um indivíduo, desde sua origem até a maturidade (Figura 8.2). Nos organismos sexuados multicelulares, o desenvolvimento em geral tem início com o óvulo fertilizado, que se divide por meio de mitose para produzir um embrião multicelular. Então, essas células sofrem amplos rearranjos, interagindo umas com as outras para gerar o plano corpóreo do animal, e ainda todos os inúmeros tipos de células especializadas do corpo. Essa geração da diversidade celular não ocorre de repente, mas aparece sequencialmente por uma **hierarquia de decisões do desenvolvimento**. Os diversos tipos de células que compõem o corpo surgem a partir de condições criadas em cada um dos estágios anteriores do desenvolvimento, em vez de "desdobrar-se" simplesmente em um dado instante. Em cada estágio do desenvolvimento surgem novas estruturas a partir da interação entre rudimentos menos diferenciados. Cada interação é progressivamente restritiva, e a decisão tomada em cada estágio da hierarquia limita o destino do desenvolvimento. Uma vez que as células iniciam uma rota de diferenciação, tornam-se irremediavelmente comprometidas com ela. Não mais dependem do estágio precedente, e tampouco têm a opção de tornar-se algo diferente. Uma vez que a estrutura torna-se comprometida, ela é chamada de **determinada**. Assim, a hierarquia do comprometimento é progressiva, e em geral irreversível. Os dois processos básicos responsáveis por essa subdivisão progressiva são a **especificação citoplasmática** e a **indução**. Vamos discutir esses dois processos à medida que desenvolvermos este capítulo.

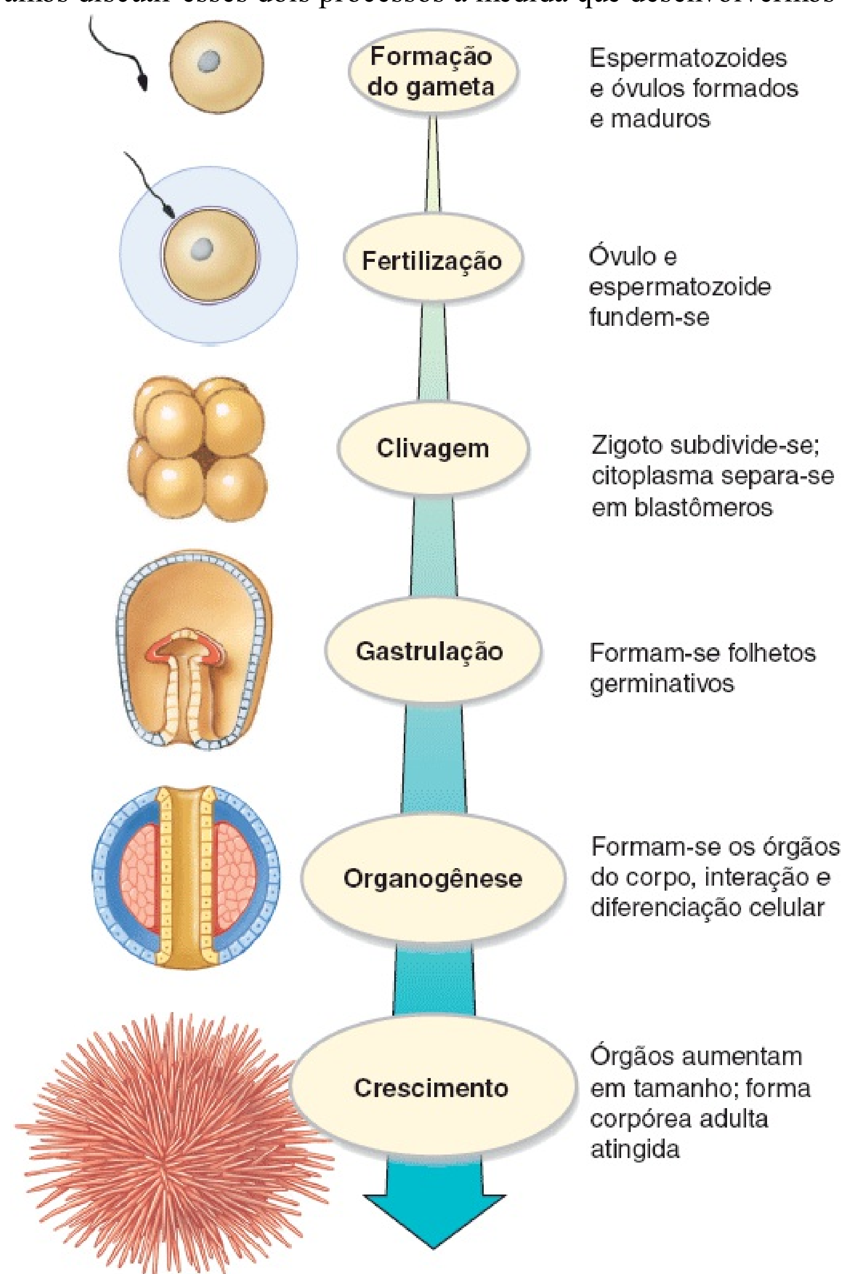


Figura 8.2 Eventos-chave do desenvolvimento animal.

A FERTILIZAÇÃO

O evento inicial do desenvolvimento é a **fertilização**, a união dos gametas feminino e masculino para formar um **zigoto**. A

fertilização tem duas funções: reúne os genomas haploides da mãe e do pai em um núcleo, restaurando assim o número diploide original de cromossomos característico da espécie, e ativa o ovo para iniciar o desenvolvimento.

Os leitores podem se surpreender ao saber que, em muitos organismos, o espermatozoide penetra no oócito primário diploide que já começou, mas ainda não concluiu, a meiose. Durante a meiose (ver Capítulo 5), ocorrem duas séries de divisões cromossômicas. Na primeira divisão, na metáfase 1, os bivalentes alinham-se no fuso equatorial. Todos os bivalentes são arrastados separadamente para formar dois núcleos haploides. Um desses núcleos situa-se próximo à membrana celular em uma protuberância denominada lobo polar, enquanto o outro localiza-se mais centralmente. Os dois núcleos dividem-se novamente, produzindo quatro núcleos haploides, dois no lobo polar (Figura 8.3). Um terceiro núcleo move-se para a borda da célula, de tal modo que três núcleos são destacados como corpúsculos polares. Tais corpúsculos são células que contêm um núcleo haploide e muito pouco citoplasma; eles degeneram. O oócito maduro, ou óvulo, contém um pronúcleo feminino e uma grande quantidade de citoplasma. Em tamanho relativo, um óvulo é, normalmente, 200 vezes maior que uma célula somática (do corpo), enquanto um espermatozoide representa, aproximadamente, 1/50 do tamanho de uma célula somática.

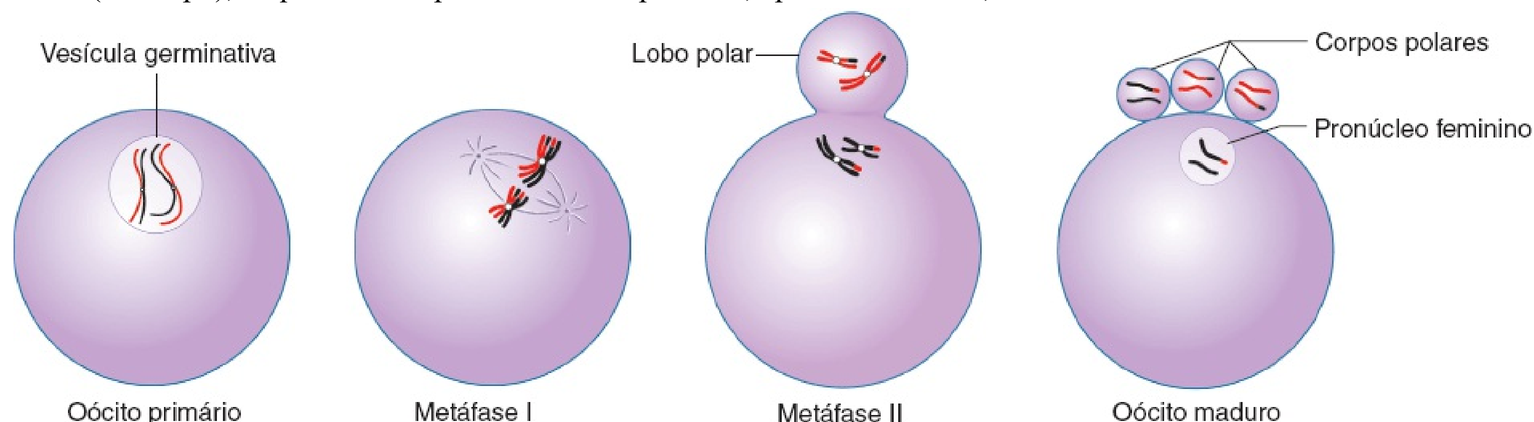


Figura 8.3 Processo de maturação do oócito primário. O espermatozoide pode penetrar o oócito em qualquer estágio mostrado, dependendo da espécie estudada. De Austin, C. R. 1965. *Fertilization*. Prentice Hall. Englewood Clifts, N.J.

Em qual estágio da oogênese o espermatozoide penetra o oócito? A resposta a essa questão varia dependendo da espécie e não mostra qualquer padrão evolutivo simples. Em táxons tão distintos como esponjas, mexilhões, cães e vermes poliquetas, o espermatozoide penetra no oócito primário diploide. O núcleo do oócito sofre meiose à medida que o pronúcleo se aproxima dele. Em outros táxons tão distintos como insetos, estrelas-do-mar, peixes, anfíbios e alguns mamíferos, o espermatozoide penetra no oócito após a primeira ou segunda divisão meiótica, porém antes dos corpúsculos polares serem liberados. As anêmonas-do-mar e ouriços-do-mar estão entre os poucos táxons cujo espermatozoide penetra no óvulo haploide com um pronúcleo feminino pronto.

Os espermatozoides nem sempre são necessários para o desenvolvimento. Os óvulos de algumas espécies podem ser artificialmente induzidos a iniciar o desenvolvimento sem a fertilização pelo espermatozoide (partenogênese artificial), mas, na grande maioria dos casos, o embrião não será capaz de continuar por muito tempo, antes que surjam anomalias letais. Contudo, algumas espécies apresentam partenogênese natural (Capítulo 7). Dentre estas, algumas apresentam óvulos que se desenvolvem normalmente na ausência de espermatozoides. Em outras espécies (alguns peixes e salamandras), o espermatozoide é necessário para a ativação do óvulo, mas não contribui com material genético. Às vezes, durante a oogênese, os núcleos haploides fundem-se para restaurar a condição diploide em vez de formar todos os três corpúsculos polares. Nem o contato do espermatozoide nem o genoma paterno são fatores essenciais para a ativação do óvulo.

A maturação do oócito

Durante a oogênese, descrita no Capítulo 7, o óvulo prepara-se para a fertilização e para o início do desenvolvimento. Enquanto o espermatozoide elimina todo o seu citoplasma e condensa seu núcleo ao menor tamanho possível, o óvulo aumenta de tamanho por meio do acúmulo de reservas de vitelo para sustentar o futuro crescimento. O citoplasma de um óvulo também contém grandes quantidades de RNA mensageiro, ribossomos, RNA de transferência e outros elementos que serão necessários para a síntese proteica. Além disso, os óvulos de muitas espécies contêm **determinantes morfogenéticos**, como fatores de transcrição e de indução, que direcionam a ativação e a repressão de genes específicos que ocorrerão posteriormente, durante

o desenvolvimento pós-fertilização. O núcleo também cresce rapidamente em tamanho durante a maturação do óvulo, tornando-se carregado de RNA e com uma aparência tão modificada que recebe o nome especial de **vesícula germinativa**. Grande parte dessa preparação intensa ocorre durante um estágio interrompido da meiose. Por exemplo, em mamíferos ele ocorre durante a prófase prolongada da primeira divisão meiótica. O oócito torna-se um sistema altamente estruturado, suprido com reservas que, após a fertilização, nutre o embrião e direciona seu desenvolvimento por meio da clivagem.

A fertilização e a ativação

Nosso conhecimento atual sobre fertilização e ativação deriva, em grande parte, de mais de 1 século de pesquisas com invertebrados marinhos, especialmente ouriços-do-mar. Ouriços-do-mar produzem um grande número de óvulos e espermatozoides, que podem ser combinados para estudos em laboratório. A fertilização também foi estudada em muitos vertebrados, e mais recentemente em mamíferos, utilizando espermatozoides e óvulos de camundongos, *hamsters* e coelhos. Nós descrevemos a fertilização e a ativação usando um ouriço-do-mar como modelo.

Contato e reconhecimento entre óvulo e espermatozoide

A maioria dos invertebrados marinhos e diversos peixes marinhos libera, simplesmente, seus gametas no oceano. Embora o óvulo seja um grande alvo para um espermatozoide, o enorme efeito de dispersão do oceano e a limitada área que pode ser atingida por um espermatozoide nadando conspiram contra o encontro de um óvulo e um espermatozoide por mero acaso. Para aumentar a probabilidade de contato, os óvulos de muitas espécies marinhas liberam um fator quimiotáxico que atrai espermatozoides para eles. A molécula quimiotáxica é específica de cada espécie, atraindo para o óvulo apenas espermatozoides da mesma espécie.

Nos óvulos do ouriço-do-mar, o espermatozoide primeiramente penetra em uma camada gelatinosa, que envolve o óvulo, e depois entra em contato com o envoltório vitelino, uma fina camada situada logo acima da membrana plasmática do óvulo (Figura 8.4). Nesse ponto, as proteínas de reconhecimento do óvulo localizadas no processo acrossômico do espermatozoide (Figura 8.5) ligam-se a receptores de espermatozoides específicos da espécie no envoltório vitelino. Esse mecanismo assegura que o óvulo reconheça apenas o espermatozoide da mesma espécie. Isto é importante no ambiente marinho, onde muitas espécies proximamente aparentadas podem estar se reproduzindo ao mesmo tempo. O reconhecimento de proteínas específicas da espécie foi encontrado nos espermatozoides de espécies de vertebrados (incluindo mamíferos) e, presumivelmente, constituem uma propriedade universal dos animais.

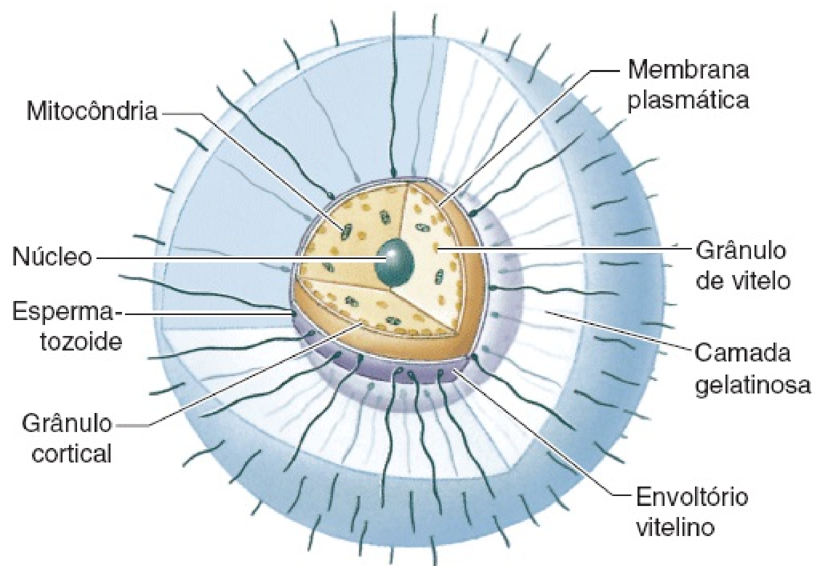


Figura 8.4 Estrutura do óvulo do ouriço-do-mar no momento da fertilização.

A fertilização induz e aumenta a quantidade de íons cálcio livres dentro do citoplasma do zigoto animal. Em todos os táxons estudados, esse aumento intracelular dos íons cálcio livres regula posteriormente eventos do desenvolvimento e é essencial para ocorrer um desenvolvimento normal, porém variam os mecanismos de controle dos níveis de cálcio. Em alguns táxons, os íons cálcio são liberados de estoques intracelulares, como o retículo endoplasmático, enquanto em outros táxons o cálcio penetra no zigoto a partir do meio externo por meio de canais de cálcio com abertura controlada por voltagem (ver Capítulo 3). Alguns organismos combinam ambos os mecanismos. O sinal de cálcio pode ocorrer como um simples pulso, como em zigotos de medusas, estrelas-do-mar e sapos, ou em uma série de pulsos

rápidos identificados em nemertinos, poliquetas e mamíferos. Os pesquisadores outrora pensavam que o padrão de sinal de cálcio podia variar como parte do desenvolvimento dicotômico entre protostomados e deuterostomados, mas esse não é o caso. Mesmo entre os poucos táxons até agora estudados, os dois deuterostômios cordados exibem diferentes padrões de liberação de cálcio, sugerindo que padrões distintos estão mais provavelmente relacionados com o número e a duração dos eventos do desenvolvimento que requerem a sinalização por cálcio.

A prevenção da polispermia

Nos invertebrados marinhos, no local de contato entre o espermatozoide e o envoltório vitelino do óvulo, surge um **cone de fertilização**, no qual posteriormente penetrará a cabeça do espermatozoide (Figura 8.5). Esse evento é imediatamente seguido por importantes modificações na superfície do óvulo, que bloqueiam a entrada de outros espermatozoides, os quais, sobretudo em óvulos de animais marinhos, costumam cercar o óvulo rapidamente e em grandes quantidades (Figura 8.6). A penetração de mais de um espermatozoide, denominada **polispermia**, deve ser impedida, já que a união de mais de dois núcleos haploides prejudica o desenvolvimento normal. A penetração de mais de um espermatozoide no zigoto produz um núcleo poliploide que não pode sofrer divisão normal: formam-se mais do que dois fusos mitóticos, de tal modo que os cromossomos são divididos desigualmente entre as células-filhas.

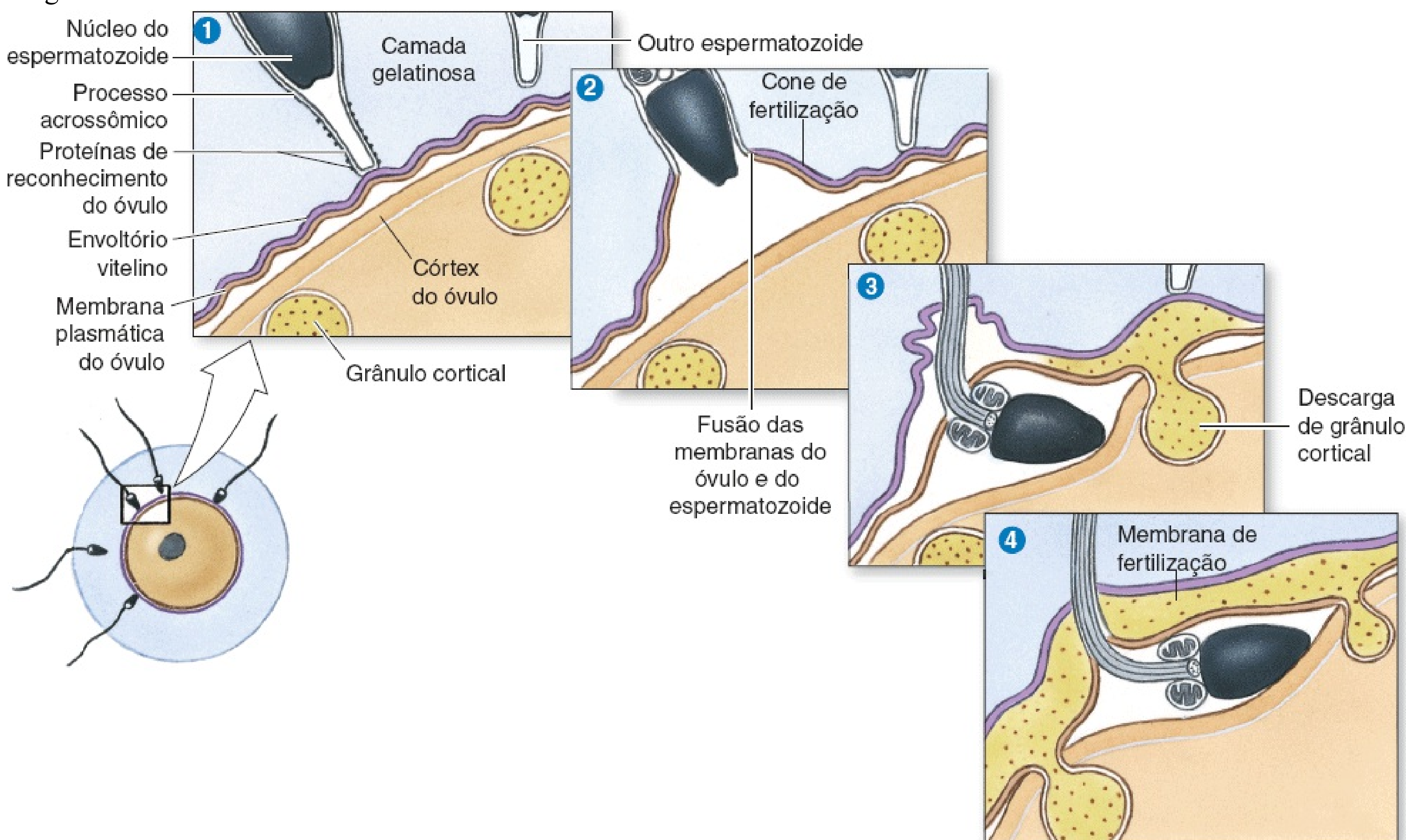


Figura 8.5 Sequência de eventos durante o contato e penetração do espermatozoide em um óvulo de ouriço-do-mar.

No ouriço-do-mar, o contato do primeiro espermatozoide com a membrana do óvulo é imediatamente seguido por uma mudança no potencial elétrico da membrana, que atua como uma barreira para impedir que mais espermatozoides a ela se unam. Esse evento, denominado **bloqueio rápido**, é imediatamente seguido por um segundo evento, chamado de bloqueio lento, uma **reação cortical** na qual milhares de grânulos corticais ricos em enzimas, localizados logo abaixo da membrana do óvulo, fundem-se à membrana, liberando seu conteúdo no espaço entre ela e o envoltório vitelino logo acima (Figura 8.5). A reação cortical cria um gradiente osmótico, fazendo com que água invada esse espaço, provocando a elevação do envoltório com a consequente liberação dos espermatozoides a ela ligados, exceto aquele que já se havia fundido, com sucesso, à membrana do óvulo. Uma das enzimas dos grânulos corticais causa o endurecimento do envoltório vitelino, que agora é denominado **membrana de fertilização**. Essa membrana age como uma barreira física permanente ao esperma. O bloqueio à polispermia

está completo. A Figura 8.7 resume a cronologia desses eventos iniciais. Os mamíferos apresentam um sistema de segurança similar, que é ativado alguns segundos após a fusão do primeiro espermatozoide com a membrana do óvulo – embora não exista membrana de fertilização, a reação cortical libera enzimas que modificam a superfície do óvulo para evitar a adesão de outros espermatozoides.

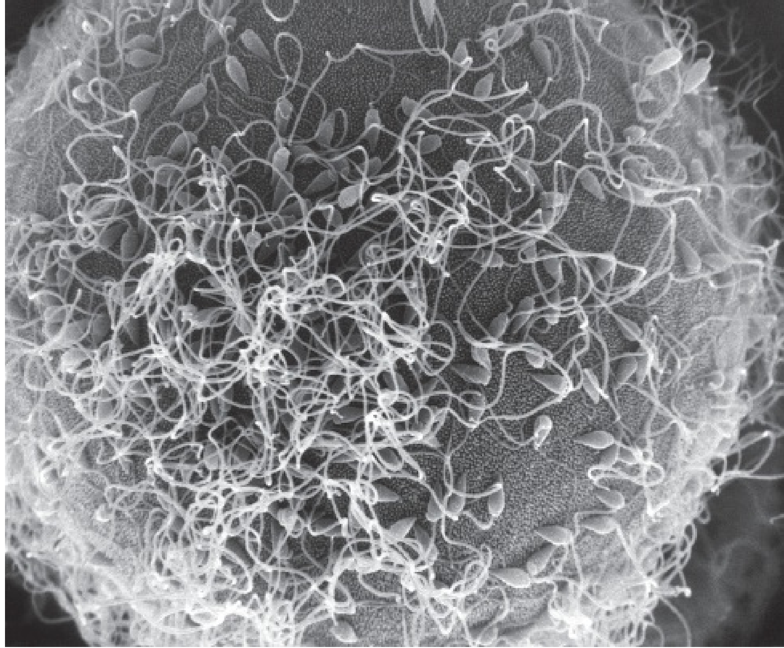


Figura 8.6 Ligação dos espermatozoides com a superfície de um óvulo de ouriço-do-mar. Apenas um único espermatozoide penetra a superfície do óvulo, enquanto os demais têm sua entrada bloqueada por meio de mudanças rápidas nas membranas do óvulo. Os espermatozoides que não são bem-sucedidos logo são eliminados da superfície do óvulo pela recém-formada membrana de fertilização.

Fusão dos pronúcleos e ativação do óvulo

Após a fusão das membranas do espermatozoide e do óvulo, o espermatozoide perde seu flagelo, que se desintegra. Então, ocorre o rompimento de seu envoltório nuclear, permitindo assim a expansão da cromatina que se encontrava em um estado extremamente condensado. O núcleo expandido do espermatozoide, agora denominado **pronúcleo**, migra para dentro do óvulo para se unir ao pronúcleo feminino. Sua fusão forma o **núcleo do zigoto**, que é diploide. A fusão dos núcleos leva apenas 12 min nos zigotos de ouriço-do-mar (Figura 8.7), mas requer cerca de 12 h nos mamíferos.

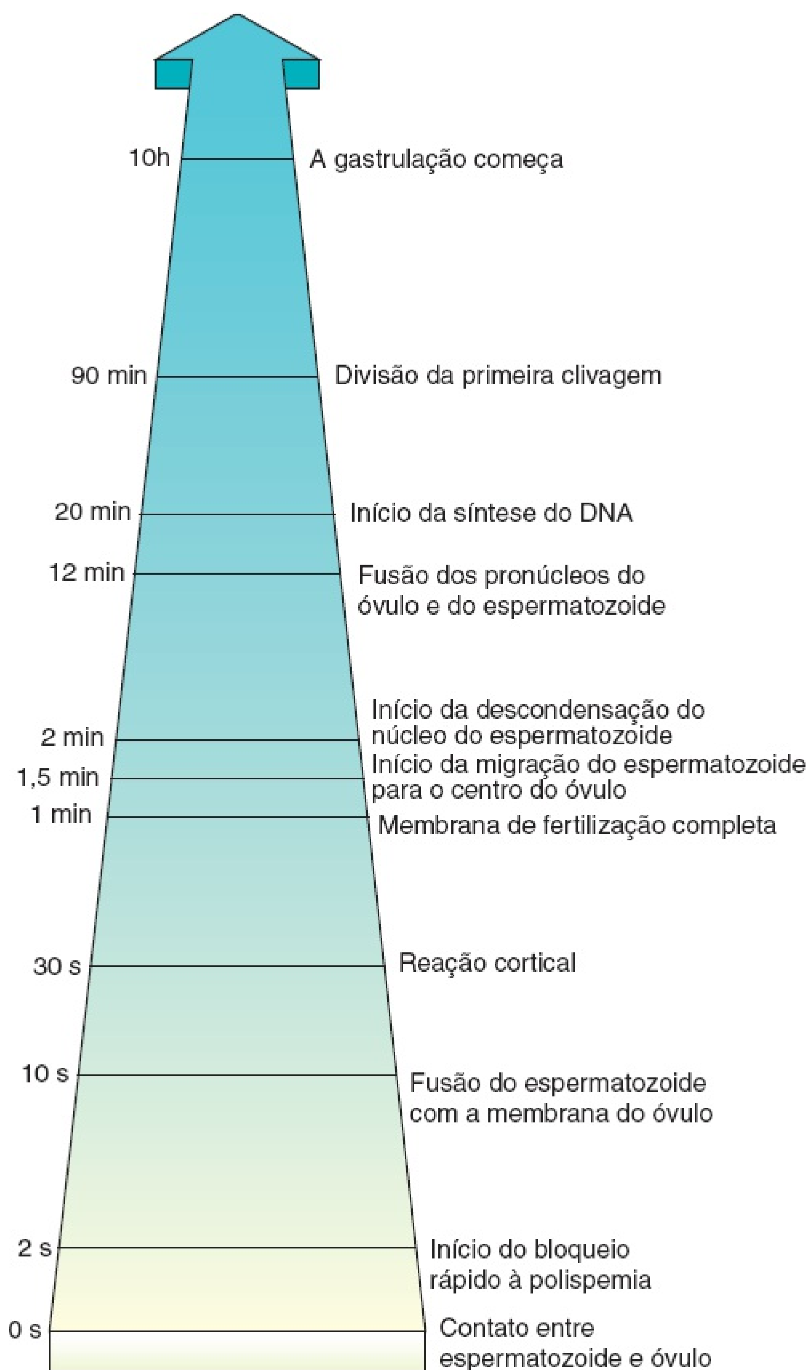


Figura 8.7 Velocidade de eventos durante a fertilização e o início do desenvolvimento de um ouriço-do-mar.

A fertilização dá origem a diversas modificações importantes no citoplasma do ovo – ou zigoto – que se prepara para a clivagem. São removidos os inibidores que bloqueavam o metabolismo e mantinham o óvulo quiescente em seu estado de animação suspensa. A fertilização é imediatamente seguida por uma explosão de síntese de DNA e de proteínas, esta última utilizando o suprimento abundante de RNA mensageiro previamente armazenado no citoplasma do óvulo. Os RNA mensageiros codificam proteínas, como actinas e tubulinas, necessárias para a divisão celular. A fertilização também inicia uma quase completa reorganização do citoplasma, dentro do qual se encontram determinantes morfogenéticos, por exemplo fatores de transcrição, que ativam ou reprimem genes específicos enquanto o desenvolvimento prossegue. O movimento do citoplasma reposiciona os determinantes em novos e corretos arranjos espaciais que são essenciais para o desenvolvimento adequado.

As posições relativas dos fatores de transcrição e de indução no citoplasma são importantes porque a célula gigante – zigoto – está quase por sofrer uma sequência de divisões mitóticas denominada **clivagem**. Durante a clivagem, ambos os núcleos e o citoplasma dividem-se, de tal modo que o citoplasma é separado com cada divisão. Se certos mRNA, fatores de transcrição e outros componentes citoplasmáticos estão situados em algumas células e não em outras, o seu destino posterior pode ser controlado pelo que elas apresentam. A clivagem propicia ao zigoto o caminho multicelular, mas ela não produz massa uniforme de células.

O que podemos aprender com o desenvolvimento?

Os biólogos estudam o desenvolvimento por diferentes razões. Alguns estudos focalizam o entendimento de como o zigoto, uma simples célula grande, pode produzir as múltiplas partes do corpo de um organismo. A compreensão dos mecanismos do desenvolvimento requer o conhecimento de como a clivagem separa o citoplasma, como as células diferentes interagem e como a expressão gênica atua. Esses tópicos são cobertos na próxima seção, "A clivagem e o desenvolvimento inicial".

Uma outra razão para estudar o desenvolvimento é a procura de atributos comuns entre os organismos. Tais atributos comuns no mecanismo do desenvolvimento são discutidos mais adiante, mas existem também atributos comuns na sequência dos eventos do desenvolvimento. Todos os animais multicelulares começam como um zigoto, e todos prosseguem com a clivagem e alguns estágios subsequentes do desenvolvimento. Os embriões de esponjas, caramujos e rãs divergem em algum momento para produzir adultos diferentes. Quando ocorre essa divergência? Variação no desenvolvimento entre os animais inicia-se com os padrões de clivagem zigótica. Os tipos de clivagens caracterizam grupos particulares de animais, mas o tipo de clivagem varia com três outros aspectos do desenvolvimento para formar um conjunto de caracteres. Por essa razão, é necessária a compreensão da clivagem, bem como uma visão geral da sequência do desenvolvimento que a ela se segue, antes que possam ser descritos padrões do desenvolvimento de grupos particulares de animais.

A CLIVAGEM E O DESENVOLVIMENTO INICIAL

Durante a clivagem, o embrião divide-se diversas vezes, terminando por converter uma única célula grande em muitas células menores, chamadas **blastômeros**. Durante esse período não há crescimento, mas apenas a subdivisão da massa, que prossegue até atingir o tamanho normal de uma célula **somática**. Essencialmente, o óvulo fertilizado divide o citoplasma presente na fertilização repetidas vezes, de tal modo que as células tornam-se cada vez menores à medida que as divisões se sucedem. Ao final da clivagem, o zigoto dividiu-se em muitas centenas ou milhares de células e está formado o estágio de blástula.

Antes de se iniciar a clivagem, é visível o eixo animal-vegetativo no embrião. Esse eixo existe pelo fato de o vitelo, nutrição para o desenvolvimento do embrião, ocorrer apenas em uma extremidade, estabelecendo a **polaridade** no embrião. A extremidade rica em vitelo corresponde ao **polo vegetativo**, e a outra é o **polo animal** (Figura 8.8); o polo animal contém principalmente citoplasma e muito pouco vitelo. O eixo polar (animal-vegetativo) fornece um ponto de referência no embrião. A clivagem é, em geral, uma sequência ordenada de divisões celulares de tal modo que uma célula se divide para formar duas, cada uma destas para formar quatro, que formam oito células, e o processo continua. Durante cada divisão, é visível um sulco distinto de clivagem na célula. Esse **sulco de clivagem** pode ser paralelo ou perpendicular ao eixo animal-vegetativo.

Como a quantidade e a distribuição do vitelo afetam a clivagem?

A quantidade de vitelo no polo vegetativo varia entre os táxons. Quatro termos são usados para descrever a quantidade e a localização de vitelo no zigoto. Zigotos com muito pouco vitelo, que se encontra distribuído de maneira uniforme (Figura 8.8A, C e E), são chamados de **isolécitos** (Gr. *isos*, igual, + *lekithos*, vitelo). Os zigotos que apresentam uma quantidade moderada de vitelo, concentrado no polo vegetativo (Figura 8.8B), são chamados de **mesolécitos** (Gr. *mesos*, meio, + *lekithos*, vitelo), enquanto zigotos que contêm uma grande quantidade de vitelo densamente concentrada no polo vegetativo são denominados **telolécitos** (Gr. *telos*, extremidade, + *lekithos*, vitelo) (Figura 8.8D). Zigotos com grande quantidade de vitelo, localizada centralmente, são denominados **centrolécitos** (Figura 8.9).

Por que a posição e a quantidade de vitelo são importantes para a clivagem? O vitelo é uma mistura de proteínas, que fornecem nutrição para o desenvolvimento do embrião, e pode ser muito denso. Quando o sulco de clivagem se forma, uma membrana celular divide o citoplasma de uma célula em duas. O sulco tem dificuldade para se formar quando o citoplasma é denso pelo vitelo. Dos quatro padrões supradescritos, em qual deles se espera interferir menos na clivagem? Os zigotos isolécitos têm apenas uma pequena quantidade de vitelo, uniformemente distribuída por todo o citoplasma; assim, eles devem clivar mais facilmente.

Em algumas situações, o sulco de clivagem não divide completamente o citoplasma do zigoto em cada divisão celular. Quando o zigoto contém muito vitelo, a clivagem é **meroblástica** (Gr. *meros*, parte, + *blastos*, germe), com células acomodadas em cima de massa de vitelo indiviso (Figura 8.8D). A clivagem meroblástica é incompleta porque os sulcos de clivagem não rompem a região onde há grande concentração de vitelo; em vez disso, param na borda entre o citoplasma e o vitelo abaixo. Quando há pouco vitelo, o sulco de clivagem estende-se completamente através do zigoto na clivagem

holoblástica (Gr. *holo*, inteiro, + *blastos*, germe) (ver Figura 8.8A, B, C e E).

A clivagem é um processo crítico para o desenvolvimento, de tal modo que uma variedade de termos é usada para descrever padrões diferentes. A distribuição de vitelo antes da clivagem é isolécita, mesolécita, telolécita ou centrolécita. A extensão na qual a clivagem é capaz de dividir em duas partes o citoplasma da célula é holoblástica ou meroblástica. Combinando esses dois descritores, torna-se claro que um sulco de clivagem completo é fácil de ocorrer em células com pouco vitelo ou uniformemente distribuído; espera-se clivagem holoblástica em zigotos isolécitos ou mesolécitos, porém não em zigotos telolécitos ou centrolécitos.

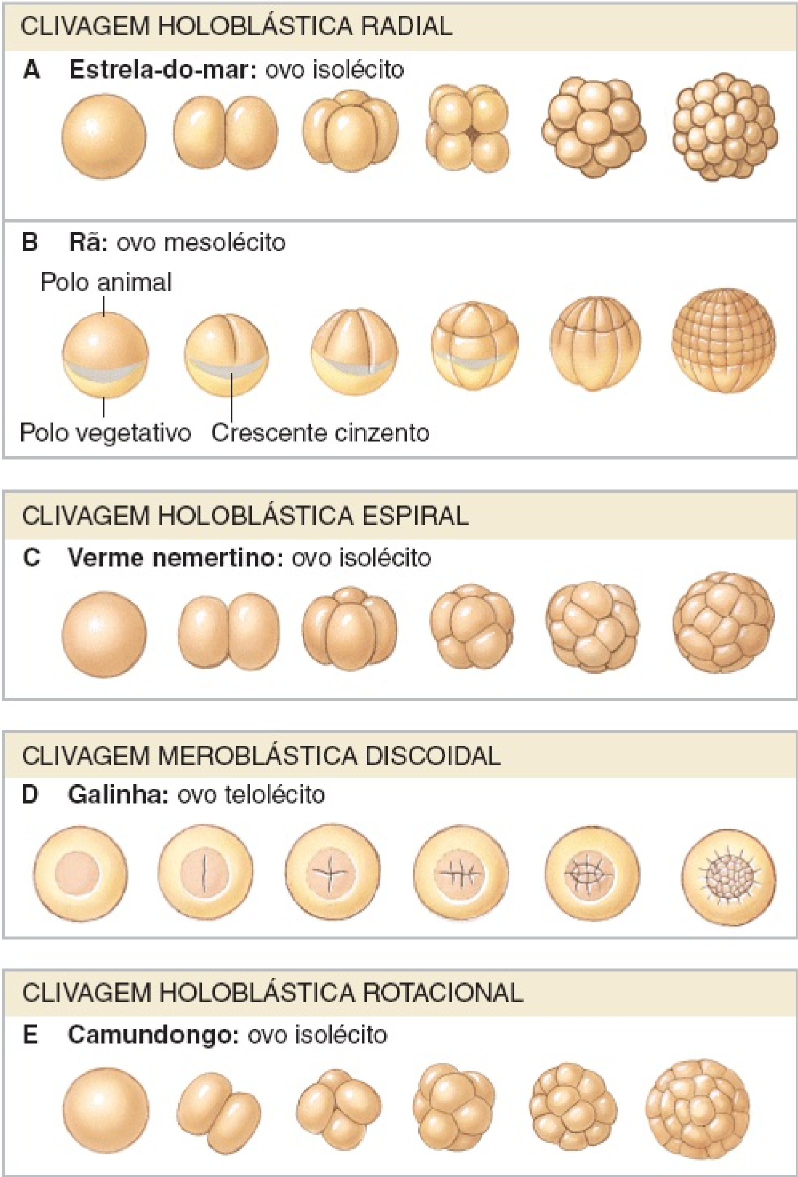


Figura 8.8 Estágios da clivagem de estrela-do-mar, rã, verme nemertino, galinha e camundongo.

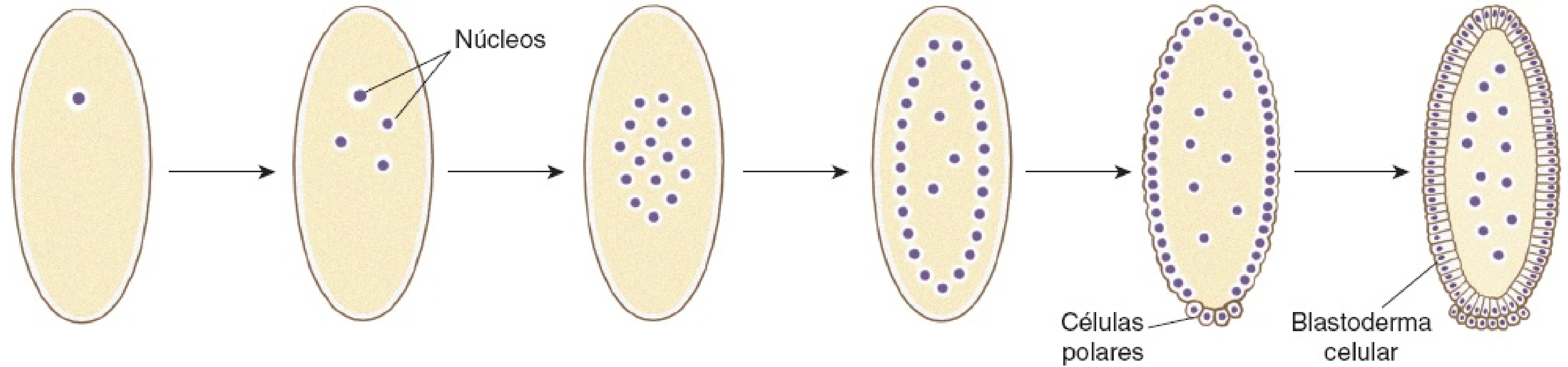


Figura 8.9 Clivagem superficial de um embrião de *Drosophila*. Primeiramente, o núcleo do zigoto divide-se seguidamente no endoplasma rico em vitelo, por meio de mitose, sem que ocorra citocinese. Após diversas divisões mitóticas, a maioria dos núcleos migra para a superfície, onde são separados por citocinese em células individualizadas. Alguns núcleos migram para o polo posterior para formar as células germinativas primordiais,

denominadas células polares. Diversos núcleos permanecem no endoplasma, onde regularão a quebra dos produtos do vitelo. O estágio de blastoderma celular corresponde ao estágio de blástula de outros embriões.

Um outro conjunto de termos é usado para discutir os ângulos e direções a partir dos quais os sulcos de clivagem penetram o citoplasma. Nós ilustramos quatro descritores para esse aspecto da clivagem: radial, espiral, discoide (discoidal) e rotacional. A clivagem rotacional pode ser distinguida dos outros padrões de clivagem comparando-se o sulco de clivagem no estágio de duas células do embrião de um camundongo (Figura 8.8E) com os estágios de duas células de outros embriões (Figura 8.8A a D). A clivagem discoide ocorre quando as células que clivam formam um disco achatado sobre a massa de vitelo, como na Figura 8.8D. A clivagem radial pode ser distinguida da clivagem espiral comparando-se o estágio de oito células das estrelas-do-mar e das rãs mostrado na Figura 8.8A e B, respectivamente, com o mesmo estágio na Figura 8.8C de um verme nemertino. Note que, na clivagem radial, a camada superior de células situa-se diretamente em cima da camada inferior de células, enquanto, na clivagem espiral, a camada superior é acumulada em espaços entre as células da camada inferior. Esses aspectos da clivagem são discutidos com mais detalhes posteriormente.

O leitor pode imaginar como os padrões de clivagem estão distribuídos entre os táxons animais. A clivagem holoblástica ocorre em zigotos isolécitos e está presente em equinodermos, tunicados, cefalocordados, nemertinos e na maioria dos moluscos, assim como em marsupiais e mamíferos placentários, incluindo os humanos (Figura 8.8A, C e E). Os zigotos mesolécitos também clivam holoblasticamente, mas a clivagem progride mais lentamente na presença de mais vitelo, deixando a região vegetativa com menor número de células maiores e preenchidas com vitelo, enquanto a região animal apresenta muitas células pequenas. Os ovos de anfíbios ilustram esse processo (Figura 8.8B).

A clivagem meroblástica ocorre em zigotos telolécitos e centrolécitos. Nos ovos telolécitos de aves, répteis, maioria dos peixes, poucos anfíbios, moluscos cefalópodes e mamíferos monotremados, a clivagem restringe-se ao citoplasma em um estreito disco no topo do vitelo e é, consequentemente, denominada clivagem meroblástica discoide (ver desenvolvimento do embrião de galinha na Figura 8.8D).

Os ovos centrolécitos da *Drosophila* sofrem **clivagem superficial** (Figura 8.9), pela qual a massa de vitelo localizada centralmente restringe a clivagem à borda citoplasmática do ovo. Esse padrão é altamente incomum porque a clivagem citoplasmática (citocinese) só ocorre depois de muitas séries de divisão nuclear. Após cerca de oito séries de mitose, na ausência de divisão citoplasmática (produzindo 256 núcleos), os núcleos migram para a periferia do ovo desprovida de vitelo. Uns poucos núcleos na extremidade posterior do ovo tornam-se circundados por citoplasma para formar as células polares que originam as células germinativas do adulto. Em seguida, toda a membrana celular do ovo dobra-se para dentro, separando cada núcleo em uma única célula e produzindo uma camada de células na periferia que circunda a massa de vitelo (Figura 8.9). Pelo fato de o vitelo ser um impedimento para a clivagem, esse padrão evita clivá-lo e, em vez disso, limita a divisão citoplasmática inicial a pequenas regiões de citoplasma sem vitelo.

A função do vitelo é nutrir o embrião. Quando existe muito vitelo, como nos ovos telolécitos, os jovens exibem **desenvolvimento direto**, partindo de um embrião para um adulto miniatura. Quando há pouco vitelo, como nos ovos isolécitos ou mesolécitos, os jovens desenvolvem-se em vários estágios larvais capazes de se alimentar. Nesse **desenvolvimento indireto**, as larvas diferem dos adultos e devem metamorfosear-se para produzir uma forma corpórea adulta (Figura 8.10). Existe outro caminho para compensar a ausência de vitelo: na maioria dos mamíferos, a mãe nutre o embrião através da placenta.

VISÃO GERAL DO DESENVOLVIMENTO APÓS A CLIVAGEM

A blastulação

A clivagem subdivide a massa do zigoto até que seja formado um aglomerado de células denominado **blástula** (Gr. *blastos*, germe, + *ule*, pequeno) (Figura 8.11). Nos mamíferos, esse aglomerado é denominado blastocisto (ver Figura 8.20E). Na maioria dos animais, as células organizam-se em torno de uma cavidade central preenchida por fluidos (Figura 8.11), denominada **blastocele** (Gr. *blastos*, germe, + *koilos*, cavidade; uma blástula oca pode ser chamada de celoblástula, para distinguir-se de uma estereoblástula sólida; aqui, no cômputo geral, admite-se que a blástula é oca). No estágio de blástula, o embrião consiste em algumas centenas a muitos milhares de células equilibradas para continuar o desenvolvimento. Houve um grande aumento no conteúdo total de DNA, já que cada um dos núcleos das células-filhas, por meio da replicação

cromossômica, contém tanto DNA quanto o núcleo original do zigoto. No entanto, o embrião inteiro não é maior do que o zigoto. O citoplasma do ovo foi subdividido entre as células como previamente descrito, potencialmente limitando o destino de certas células.

A formação do estágio de blástula, com sua única camada de células germinativas, ocorre em todos os animais multicelulares. Na maioria dos animais, o desenvolvimento prossegue além da blástula para formar mais um ou dois folhetos germinativos no estágio de gástrula. Finalmente, os folhetos germinativos produzem todas as estruturas do corpo do adulto; os derivados dos folhetos germinativos são mostrados na Figura 8.27.

A gastrulação e a formação de dois folhetos germinativos

A gastrulação converte a blástula esférica em um embrião com duas ou três camadas de células. As camadas são chamadas de folhetos germinativos, e todas as subsequentes partes do corpo desenvolvem-se a partir de um ou mais folhetos germinativos. Nós iniciamos com um relato geral de como se formam os folhetos germinativos. Para formar um segundo folheto (Figura 8.11), um lado da blástula dobra-se para dentro em um processo denominado invaginação. Esse dobramento continua até a superfície da região dobrada estender-se cerca de 1/3 no interior da blastocele, formando uma nova cavidade interna (Figura 8.11). Imagine um balão esférico sendo empurrado para dentro em um dos lados – a região interna forma uma bolsa. Essa bolsa é a cavidade do intestino, denominada **arquêntero** (Gr. *archae*, antigo, + *enteron*, intestino) ou **gastrocele** (Gr. *gaster*, estômago, + *koilos*, cavidade). Ela se acomoda no interior da blastocele agora reduzida. A abertura do intestino, onde começou o dobramento para dentro, é o **blastóporo** (Gr. *blastos*, germe, + *poros*, orifício).

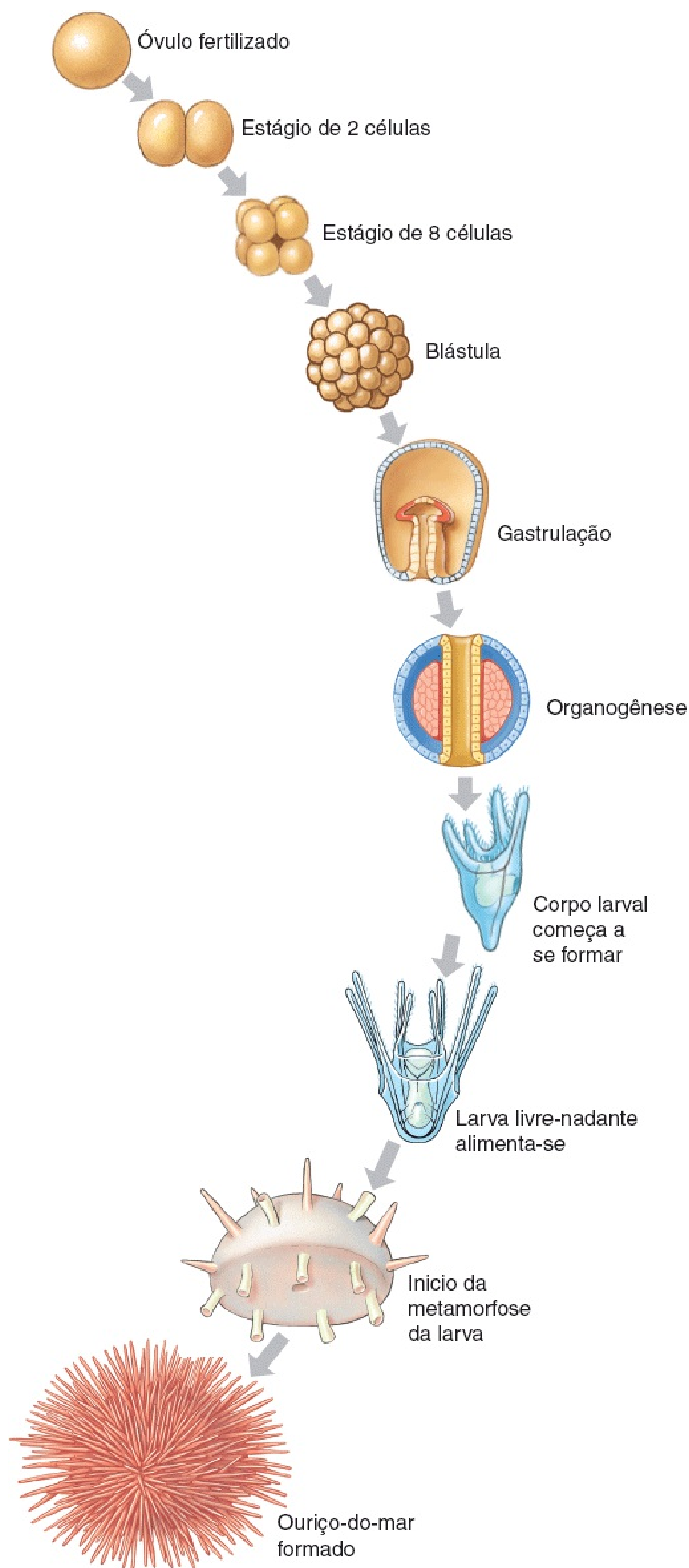


Figura 8.10 Desenvolvimento indireto de um ouriço-do-mar. A fertilização de um óvulo de ouriço é seguida pela clivagem, que produz a massa celular. Essa massa rearranja-se para formar uma simples camada de células que circunda uma cavidade (estágio de blástula). No estágio seguinte, formam-se um intestino e mais camadas de tecidos (gastrulação). Uma vez o tubo digestivo formado, o embrião de ouriço desenvolve um corpo larval. A larva

livre-nadante alimenta-se e cresce nas águas superficiais do oceano. A larva metamorfoseia-se em um diminuto ouriço-do-mar habitante do fundo; o ouriço alimenta-se e cresce, atingindo a maturidade sexual nessa forma corpórea.

O estágio de **gástrula** (Gr. *gaster*, estômago, + *ule*, pequeno) contém duas camadas: uma externa, que envolve a blastocele, denominada **ectoderma** (Gr. *ecto*, fora, + *deros*, pele), e uma camada interna, revestindo o tubo digestivo, denominada **endoderma** (Gr. *endon*, dentro, + *deros*, pele). Formando uma imagem mental do processo do desenvolvimento, lembre que cavidades ou espaços só podem ser definidos por seus limites. Assim, a cavidade intestinal é um espaço definido por uma camada de células que o circunda (Figura 8.11). As cores das camadas são padronizadas dentro da biologia do desenvolvimento: ectoderma é sempre azul e endoderma é sempre amarelo. Use essa convenção para seguir o processo de desenvolvimento.

Quando o intestino se abre apenas no blastóporo, ele é chamado de **intestino incompleto** ou de fundo cego. Qualquer coisa consumida por um animal com tubo digestivo cego ou deve ser completamente digerida, ou as partes não digeridas devem ser descartadas através da boca. Certos animais, como anêmonas-do-mar e platelmintos, têm um intestino cego às vezes chamado de cavidade gastrovascular. Todavia, a maioria dos animais tem **tubo digestivo completo**, com uma segunda abertura, o ânus (Figura 8.11). O blastóporo torna-se a boca em muitos organismos, mas torna-se o ânus em outros. Essas diferenças são discutidas nas seções “O desenvolvimento protostômio” e “O desenvolvimento deuterostômio” (ver adiante).

A formação de um intestino completo

Quando se forma um intestino completo, o arquêntero continua o movimento para dentro até que sua extremidade encontra a parede ectodérmica da gástrula. A cavidade do arquêntero estende-se ao longo do animal, e os folhetos ectoderma e endoderma se juntam. Tal junção produz um tubo endodérmico, o intestino, circundado pela blastocele, no interior de um tubo ectodérmico, a parede do corpo (Figura 8.11). Nesse momento, o tubo endodérmico tem duas aberturas: o blastóporo e uma segunda, sem nome, formada quando o tubo do arquêntero se funde com o ectoderma (Figura 8.11).

A formação do mesoderma, o terceiro folheto germinativo

A maioria dos animais prossegue de uma blástula para uma gástrula, produzindo dois folhetos germinativos. Uma das muitas peculiaridades da terminologia biológica é que não existe termo para os organismos com apenas uma camada de células germinativas. Muitas esponjas parecem se desenvolver até o estágio de blástula, e não além, apresentando, assim, uma única camada de célula germinativa. No entanto, pesquisas recentes sobre algumas esponjas indicam que elas desenvolvem duas camadas germinativas. Tais animais são chamados de **diploblásticos** (diblásticos) (Gr. *diploos*, duplo, + *blastos*, germe). Os animais diploblásticos incluem as anêmonas-do-mar e os ctenóforos. A maioria dos animais tem um terceiro folheto germinativo e são **triploblásticos** ou **triblásticos** (L. *tres*, três, + *blastos*, germe).

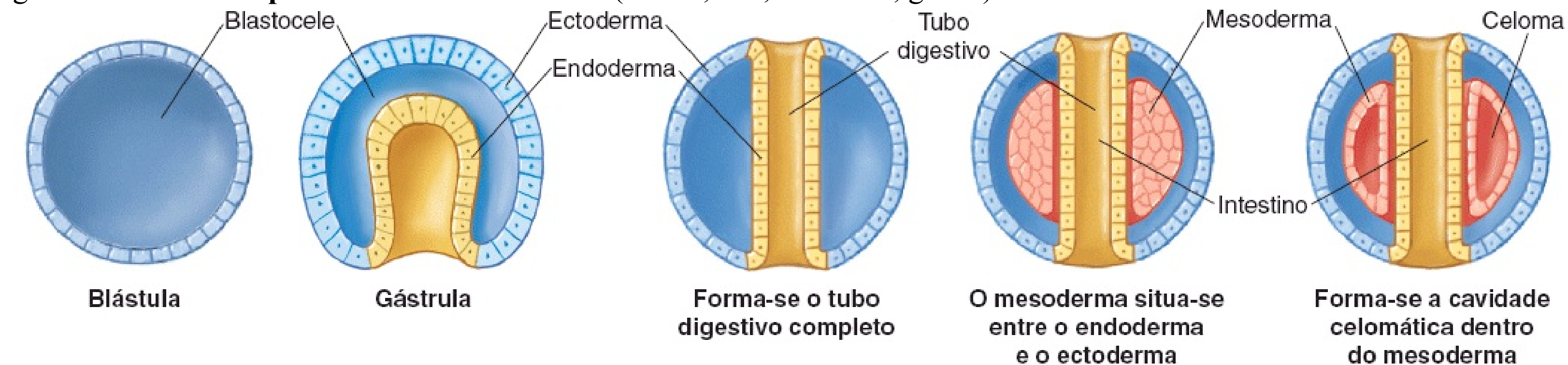


Figura 8.11 Uma sequência generalizada do desenvolvimento mostrando a formação dos três folhetos germinativos e das duas cavidades do corpo que persistem na vida adulta. A sequência mostrada começa com uma blástula; portanto, a clivagem já foi completada. Cada estágio é uma seção longitudinal através do embrião em desenvolvimento.

Finalmente, o terceiro folheto, **mesoderma** (Gr. *mesos*, meio, + *deros*, pele), situa-se entre o ectoderma e o endoderma (Figura 8.11). Ele é sempre colorido de vermelho em diagramas de desenvolvimento. O mesoderma pode formar-se de duas maneiras: as células originam-se a partir da área ventral próxima ao lábio do blastóporo e proliferam dentro do espaço entre o arquêntero e a parede externa do corpo (Figura 8.20C), ou a região central da parede do arquêntero dilata-se para fora no

espaço entre o arquêntero e a parede externa do corpo (Figura 8.20A). Não obstante o método, as células iniciais do mesoderma provêm do endoderma (em poucos grupos, como anfíbios, parte do terceiro folheto origina-se do ectoderma; este é denominado **ectomesoderma** (Gr. *ecto*, fora, + *mesos*, meio + *deros*, pele), para distinguir-se do autêntico mesoderma derivado do endoderma).

No fim da gastrulação, o ectoderma recobre o embrião, e o mesoderma e o endoderma foram levados para o interior (Figura 8.11). Como resultado, as células têm novas posições e novos contatos, de tal modo que as interações das células com os folhetos germinativos geram o plano corpóreo.

A formação do celoma

O **celoma** (Gr. *koilos*, cavidade) é a cavidade corpórea completamente circundada por mesoderma; as faixas de mesoderma com seu celoma interno situam-se no interior do espaço previamente ocupado pela blastocele (Figura 8.11). Como isto aconteceu? Durante a gastrulação, a blastocele é preenchida, parcial ou completamente, com mesoderma. A cavidade celomática aparece no interior do mesoderma por um dos dois métodos: **esquizocelia** ou **enterocelia**. Esses métodos são discutidos mais adiante. Os celomas formados tanto por esquizocelia como por enterocelia são funcionalmente equivalentes. O método pelo qual o celoma se forma é um caráter herdado; assim, ele pode ser usado como evidência de ancestralidade compartilhada (ver adiante).

Quando a formação está concluída, o corpo tem três folhetos germinativos e duas cavidades (Figura 8.11). Uma cavidade é o intestino e a outra é a cavidade celomática preenchida por líquido. O celoma, circundado por suas paredes mesodérmicas, preenche completamente a blastocele. Finalmente, o mesoderma em torno do celoma produz camadas de músculos, entre outras estruturas. Todas as estruturas do adulto derivam de um dos três folhetos germinativos.

OS MECANISMOS DO DESENVOLVIMENTO

A equivalência nuclear

Como um embrião em desenvolvimento pode gerar a diversidade de tipos celulares de um organismo multicelular completo a partir de um único núcleo diploide de um zigoto? Para muitos embriologistas do século 19, parecia haver somente uma resposta aceitável: durante a divisão celular, o material hereditário tinha que ser dividido de maneira desigual entre as células-filhas. Desse ponto de vista, o genoma dividir-se-ia em unidades cada vez menores, de modo que, finalmente, restaria apenas a informação necessária para determinar as características de um só tipo de célula. Essa hipótese foi chamada de Roux-Weismann, por causa dos dois embriologistas alemães que desenvolveram esse conceito.

No entanto, em 1892, Hans Driesch descobriu que, separando-se mecanicamente um embrião de ouriço-do-mar composto por duas células, cada uma das células desenvolver-se-ia em uma larva normal. Driesch concluiu que ambas as células continham toda a informação genética do zigoto original. No entanto, esse experimento não encerrou a discussão, pois muitos embriologistas acreditavam que, embora todas as células contivessem genomas completos, os núcleos poderiam tornar-se progressivamente modificados, eliminando de algum modo a informação da qual não precisavam para formar células diferenciadas.

Os esforços de Hans Driesch para alterar o desenvolvimento do ovo são descritos poeticamente por Peattie: "Observai Driesch destruindo os ovos do ouriço-do-mar, favoritos de Loeb, batendo-os, quebrando-os e deformando-os de todas as maneiras possíveis. E quando ele cessa de abusar deles assim, eles continuam seu desenvolvimento normal e ordenado. É possível existir tal máquina, pergunta Driesch, que poderia ser destruída desse modo, ter todas as suas partes separadas e trocadas, e ainda assim funcionar normalmente? Não se pode imaginar tal coisa. Mas, do ovo vivo, fertilizado ou não, pode-se dizer que existem latentes toda a potencialidade suposta por Aristóteles e toda forma sonhada por um escultor, sim, e a própria força do braço desse escultor." De Peattie, D. C. 1935. *An Almanac for Moderns*. New York, G. P. Putnam's Sons.

Próximo à virada do século, Hans Spemann introduziu uma nova abordagem para testar a hipótese de Roux-Weismann. Spemann colocou pequeninos chumaços de cabelo humano ao redor de zigotos de salamandra, pouco antes de eles se dividirem, apertando-os até que eles estivessem quase, mas não totalmente, separados em duas metades. O núcleo situava-se em uma metade do zigoto parcialmente dividido, enquanto o outro lado estava anucleado, contendo apenas citoplasma. O

zigoto completava então sua primeira divisão de clivagem na metade que continha o núcleo, e o lado anucleado permanecia inteiro. Finalmente, quando o lado nucleado havia se dividido em cerca de 16 células, um dos núcleos da clivagem passava através da estreita ponte citoplasmática para o lado anucleado. Imediatamente esse lado iniciava a divisão e começava a se desenvolver normalmente.

No entanto, Spemann observou que, às vezes, a metade nucleada do embrião desenvolvia-se apenas para se tornar massa anormal de tecido da "barriga". Spemann descobriu que a explicação dependia da posição do crescente cinzento, uma região livre de pigmentos, mostrado na Figura 8.8B. O crescente cinzento é necessário para o desenvolvimento normal porque é o precursor do organizador de Spemann, discutido no ensaio de abertura.

Os experimentos de Spemann demonstraram que cada blastômero contém informação genética suficiente para o desenvolvimento de um animal completo. Em 1938, ele sugeriu outro experimento que demonstraria que mesmo as células somáticas do adulto contêm o genoma completo. O experimento que Spemann caracterizou como sendo "um tanto fantástico" naquela época seria remover o núcleo de um zigoto e substituí-lo por um núcleo de célula somática de um indivíduo diferente. Atualmente, nós denominamos esse processo "transferência nuclear de células somáticas", ou TNCS. Se todas as células contêm a mesma informação genética que um zigoto, então o embrião desenvolver-se-ia em um indivíduo idêntico ao animal do qual foi obtido o núcleo. Levou várias décadas para que se resolvessem as dificuldades técnicas, mas o experimento obteve sucesso em anfíbios e, atualmente, é feito em muitos mamíferos. Agora, o processo é conhecido como **clonagem** (Gr. *klon*, broto). Um dos mais famosos mamíferos clonados, a ovelha Dolly, recebeu o material genético em seus núcleos a partir de glândulas mamárias de uma ovelha de 6 anos de idade.

Os clones de mamíferos muitas vezes não têm sucesso para desenvolver-se e, quando o desenvolvimento é bem-sucedido, os clones adultos, frequentemente, tendem a ser saudáveis devido à expressão gênica anormal. Esses problemas limitam o potencial benefício da clonagem de mamíferos. Todavia, clonagem terapêutica visa apenas produzir uma linhagem de células indiferenciadas capazes de se diferenciar em muitos diferentes tipos de células adultas. Essas células indiferenciadas, chamadas **células-tronco embrionárias**, podem ser usadas para substituir tecidos lesados em pacientes gravemente doentes. Células-tronco obtidas pelo método TNCS são geneticamente idênticas a outras células do paciente, evitando assim qualquer rejeição de tecido. A clonagem terapêutica é uma área de pesquisa muito ativa, porque células indiferenciadas ocorrem naturalmente apenas por um tempo limitado durante o desenvolvimento. Obviamente, uma vez fixado o destino das células durante o desenvolvimento, o tipo de células nas quais elas podem se desenvolver é muito limitado.

Recentemente, os cientistas descobriram que os tecidos adultos, como os do cérebro, fígado e órgãos reprodutores, contêm células indiferenciadas; estas são chamadas de células-tronco adultas. O uso terapêutico potencial dessas células é limitado pelo que parece ser um pequeno número de divisões futuras possíveis para essas células. Os pesquisadores estão se perguntando se os destinos dessas células estão restritos aos tecidos dos quais se originam ou se as células podem ser transdiferenciadas em outros tipos de células, como, por exemplo, uma célula de fígado em uma célula de coração. O uso de **células-tronco adultas** ou células-tronco produzidas por TNCS evita controvérsias éticas associadas ao uso de células-tronco embrionárias. Normalmente, as células-tronco embrionárias são cultivadas a partir de ovos humanos doados para a pesquisa e fertilizados em laboratório.

Se todos os núcleos são equivalentes, o que leva algumas células a se desenvolverem em neurônios, enquanto outras em músculos esqueléticos? Na maioria dos animais (excluindo os insetos), há duas maneiras principais pelas quais as células tornam-se comprometidas com determinados destinos no desenvolvimento: (1) segregação citoplasmática de moléculas determinantes durante a clivagem; e (2) interação com células vizinhas (interações indutivas). Todos os animais usam, até certo ponto, esses dois mecanismos para especificar os diferentes tipos de células. No entanto, em alguns animais a especificação citoplasmática é dominante, enquanto outros dependem predominantemente de interações indutivas.

O destino da maioria das células é determinado sequencialmente: cedo, no desenvolvimento de um embrião, a célula torna-se ectoderma, endoderma ou mesoderma, e, então, cada um desses folhetos germinativos produz derivados específicos. Por exemplo, células nervosas, da pele e do olho só derivam de células ectodérmicas. As células da pele podem produzir proteínas diferentes daquelas do olho ou nervos, e certas proteínas devem ser produzidas em momentos determinados (ver Capítulo 5).

Como a produção de proteínas específicas é limitada a certos tipos de células em determinados momentos, assegurando, por exemplo, que as células do olho produzam as proteínas da córnea e não as do fígado? Uma forma de controlar a produção é ter, presentes no citoplasma, apenas certos mRNA ou proteínas. Um outro caminho é regular a cronologia da expressão gênica. Os genes são regulados por fatores de transcrição que se ligam a regiões promotoras e acentuassomos adjacentes onde a RNA polimerase inicia a transcrição. Assim, os fatores de transcrição e acentuassomos determinam onde, quando e como muita proteína é produzida – atuando na transcrição.

Um gene pode ter mais de um acentuassomo, de tal modo que um acentuassomo trabalha em um tipo de célula e outro em um tipo diferente. Por exemplo, há um acentuassomo para o gene *Pax6* em células do pâncreas do camundongo e outro para esse gene em células do olho de camundongo. Em certos tipos de células, podem ser necessárias combinações de acentuassomos; ambos os exemplos do *Pax6* do camundongo requerem mais de um acentuassomo. Os acentuassomos podem ativar ou reprimir um promotor e, assim, ser “negativos” ou “silenciadores”.

Os fatores de transcrição agem em uma escala maior que os acentuassomos e podem ligar-se a acentuassomo ou, diretamente, a promotores para controlar a transcrição. Como os acentuassomos, os fatores de transcrição podem reprimir ou ativar a transcrição. Assim, os destinos das células podem ser determinados por múltiplos fatores que interagem, como promotores, acentuassomos e fatores de transcrição, ligando ou desligando a produção de proteínas específicas em padrões altamente estruturados.

A especificação citoplasmática

O citoplasma de um zigoto não é homogêneo. Ele contém componentes morfogenéticos distribuídos de maneira desigual, como mRNA e proteínas, que atuam como enzimas ou como fatores de transcrição. Esses componentes podem ser ligados ao citoesqueleto. Quando a clivagem prossegue, os mRNA e proteínas são separados desigualmente entre as novas células resultantes (blastômeros). Assim, o destino de cada célula é especificado pelo tipo de citoplasma que ela adquire durante a clivagem, e mesmo células isoladas diferenciam, posteriormente, a trajetória imposta pelos componentes citoplasmáticos. A especificação citoplasmática, às vezes denominada especificação autônoma, causa o desenvolvimento em mosaico do embrião. O termo “mosaico” é usado porque o embrião parece ser composto de partes que se desenvolvem independentemente, em vez de partes que exercem interação (ver adiante).

A especificação citoplasmática é especialmente notável (e facilmente visualizada) em algumas espécies de tunicados nas quais o ovo contém até cinco tipos de citoplasma de cores diferentes (Figura 8.12). Esses citoplasmas pigmentados de cores diferentes são segregados em diferentes blastômeros, que formarão diferentes tecidos ou órgãos. Por exemplo, o citoplasma amarelo origina células musculares, enquanto o citoplasma cinzento equatorial produz a notocorda e o tubo neural. O citoplasma claro produz a epiderme larval, e o citoplasma cinzento vegetativo (não visível na Figura 8.12) origina o intestino.

Sabemos agora que o citoplasma amarelo origina células musculares porque contém mRNA macho-1. Este codifica um fator de transcrição que ativa outros genes, levando à formação de músculo em células que descendem de células do citoplasma amarelo. Todavia, nem todas as células descendentes formam músculos; aquelas em contato com células cujos descendentes formarão o intestino são dirigidas ou induzidas a destinos distintos pelo processo denominado especificação condicional.

A especificação condicional

A especificação condicional difere da citoplasmática ou autônoma porque o destino de uma célula particular não é determinado até que ela receba informação da posição de suas vizinhas. A célula é induzida a um destino específico pela interação de populações de células. A **indução** é a capacidade de algumas células evocarem uma resposta de desenvolvimento em outras células, como a mudança na forma ou no destino celular. Por exemplo, a formação de pelos e penas ocorre quando a epiderme, derivada do ectoderma, responde a indutores da derme subjacente, derivada do mesoderma. Enquanto a interação requer indutores e respostas, as interações podem ser recíprocas, quando então os tecidos influenciam-se mutuamente. Os indutores agem por meio de contatos entre as proteínas de superfície de células adjacentes, ou através de moléculas dissipáveis que se movimentam entre células. Tais moléculas são chamadas fatores de crescimento e diferenciação. A difusão das moléculas para longe da população de células de origem produz um gradiente na intensidade do sinal disponível para a célula responsiva. Em alguns casos, o nível limite da intensidade do sinal é necessário para uma resposta.

Os experimentos clássicos de indução, citados no ensaio de abertura do capítulo, foram relatados por Hans Spemann e Hilde Mangold em 1924. Uma característica-chave desses experimentos foi o uso de salamandras com diferentes pigmentos corpóreos coloridos de tal modo que tecidos do doador e do receptor (hospedeiro) podiam ser distinguidos. Quando um pedaço do lábio dorsal do blastóporo de uma gástrula de salamandra era transplantado na posição ventral ou lateral da gástrula de outra, pigmentada diferentemente, ele se invaginava e desenvolvia uma notocorda e somitos. Também induzia o ectoderma *hospedeiro* a formar um tubo neural. Finalmente, um sistema inteiro de órgãos desenvolvia-se onde o enxerto foi colocado, desenvolvendo-se então para se tornar um embrião secundário praticamente completo (Figura 8.13). Essa criatura era composta por parte de tecido enxertado e parte de tecido hospedeiro induzido.

Logo se descobriu que *apenas* enxertos do lábio dorsal do blastóporo eram capazes de induzir a formação de um embrião secundário completo ou quase completo. Essa área corresponde às áreas presuntivas de notocorda, somitos e mesoderma pré-cordal (ver Capítulo 23). Também se descobriu que apenas o ectoderma do hospedeiro poderia desenvolver um sistema nervoso no enxerto, e que a capacidade de reagir era maior no início do estágio de gástrula, declinando quando o embrião receptor envelhecia.

Spemann designou a área do lábio dorsal como o **organizador primário** porque era o único tecido capaz de induzir o desenvolvimento de um embrião secundário no hospedeiro. Atualmente, muitas vezes ele é chamado de organizador de Spemann. Ele também denominou esse evento indutivo de **indução primária**, pois julgava que esse era o primeiro evento de indução do desenvolvimento. Estudos subsequentes mostraram que muitos outros tipos de células originam-se por meio de interações indutivas, um processo chamado de **indução secundária**.

Normalmente, células que se diferenciaram atuam como indutoras para células adjacentes não diferenciadas. A cronologia é importante. Uma vez que um indutor primário dá início a um padrão de desenvolvimento específico em algumas células, seguem-se numerosas induções secundárias. Surge então um padrão sequencial de desenvolvimento que envolve não apenas induções, mas também movimento, mudanças nas propriedades adesivas e proliferação das células. Não há um painel de controle principal direcionando o desenvolvimento, mas sim uma sequência de padrões locais, na qual uma etapa no desenvolvimento é uma subunidade da outra. Ao mostrar que cada etapa na hierarquia de desenvolvimento é uma preliminar necessária para a seguinte, os experimentos de indução de Hans Spemann situam-se entre os eventos mais importantes da embriologia experimental.

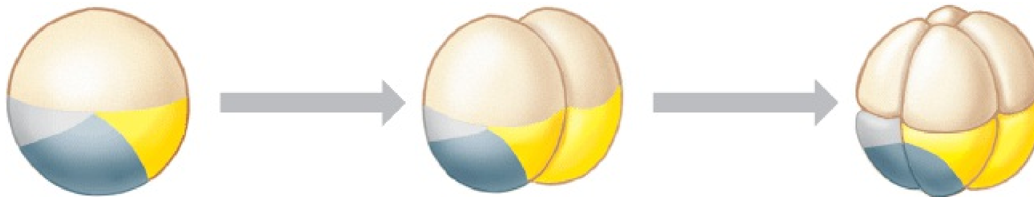


Figura 8.12 Clivagem bilateral em embriões de tunicados. A primeira divisão de clivagem fragmenta igualmente o citoplasma distribuído de forma assimétrica entre os dois primeiros blastômeros, estabelecendo o que virá a constituir os lados direito e esquerdo do animal adulto. A simetria bilateral do embrião é mantida por meio das divisões subsequentes de clivagem.

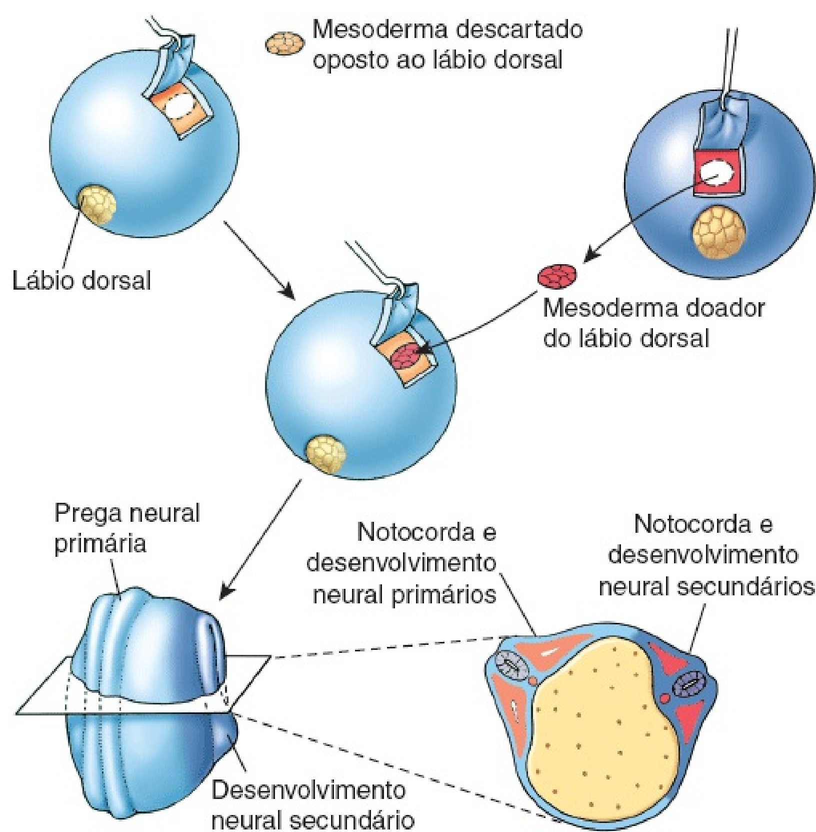


Figura 8.13 Experimento do organizador primário de Spemann e Mangold. O animal hospedeiro não era pigmentado, mas o doador tinha pigmentação escura, de modo que a fonte do tecido pôde ser determinada pela cor.

A especificação sincicial

O sincício ocorre quando uma simples membrana celular circunda muitos núcleos. Um exemplo familiar de sincício é o ovo centrolécito típico da mosca-das-frutas do gênero *Drosophila* (ver Figura 8.9). Finalmente, no desenvolvimento de insetos, o sincício é celularizado, mas ocorrem alguns processos do desenvolvimento antes desse ponto. A especificação sincicial é semelhante à especificação condicional, porém as moléculas que influenciam o destino celular difundem-se *dentro* do citoplasma de uma única célula grande e *não entre* as células. Espécies de *Drosophila* são modelos de organismos para estudos de genética e desenvolvimento, de tal modo que muitos princípios do padrão de formação embrionária foram descobertos em embriões sinciciais.

A EXPRESSÃO GÊNICA DURANTE O DESENVOLVIMENTO

Já que cada célula, com poucas exceções, recebe o mesmo material genético, a especificação dos destinos celulares deve envolver a ativação de combinações diferentes de genes em células distintas. Por essa razão, a compreensão do desenvolvimento é, basicamente, um problema do entendimento da genética envolvida; assim, não é de surpreender que a genética do desenvolvimento foi estudada primeiro em *Drosophila*. Esses estudos foram repetidos em diversos outros modelos animais, como o nematódeo *Caenorhabditis elegans*, o peixe *Danio rerio*, a rã *Xenopus laevis*, o galo-doméstico *Gallus gallus* e o camundongo *Mus musculus*. A pesquisa sugere que a epigênese continua em três estágios gerais: formação do padrão, determinação da posição no corpo e indução dos membros e órgão apropriados para a dada posição. Cada estágio é guiado por gradientes de produtos gênicos que funcionam como **morfógenos**. Os morfógenos são moléculas dissipáveis que criam um gradiente de concentração quando elas se movem para longe da fonte. A posição da célula em um gradiente de concentração de um ou mais morfógenos determina seu destino. As células respondem apenas a gradientes de concentração acima de um nível inicial.

A formação do padrão

O primeiro passo na organização do desenvolvimento de um embrião é a formação do padrão pela especificação dos eixos corpóreos: eixos rotrocaudal (anteroposterior), direito-esquerdo e dorsoventral. Como Spemann demonstrou em salamandras, o eixo anteroposterior do embrião é determinado pelo organizador de Spemann, localizado no crescente cinzento de um zigoto.

Na *Drosophila*, o eixo anteroposterior é determinado mesmo antes de o óvulo ser fertilizado. Christiane Nüsslein-Volhard e seus colegas, na Alemanha, descobriram que essa determinação deve-se a um gradiente de mRNA que é secretado no interior do óvulo pelas células nutritivas da célula-mãe. O oócito divide-se várias vezes por mitose, antes da fertilização, para formar as células nutritivas. As células produzidas são, geneticamente, idênticas entre si e ao oócito. Elas permanecem interconectadas e, finalmente, contribuem para o oócito com todo o seu citoplasma e constituintes. Nas células nutritivas, um mRNA envolvido na especificação da região anterior do embrião, que finalmente formará a região da cabeça, é transcrito de um gene chamado *bicoid*. Após a fertilização do ovo, o mRNA *bicoid* é traduzido em uma proteína morfógena chamada bicoid (não itálico) que se liga a certos outros genes. Os produtos desses genes, por sua vez, ativam outros em cascata que, enfim, causa a produção de um gradiente anteroposterior.

Outro gene, *nanos*, está envolvido em especificar a região posterior do embrião que está destinada a se tornar a região abdominal da larva. *Bicoid* e *nanos* são dois dos cerca de 30 genes maternos que controlam a formação do padrão no embrião e permitem a uma mosca distinguir sua cabeça da sua cauda. Os embriões mutantes *bicoid*, que não produzem o morfógeno, desenvolvem-se sem cabeça; aqueles que não produzem *nanos* não têm abdome. Alguns dos genes maternos também especificam um segundo eixo dorsoventral que permite à mosca distinguir seu dorso do seu ventre. Por exemplo, o gene *short gastrulation* dirige o desenvolvimento de estruturas ventrais, como o cordão nervoso. Claramente, a natureza heterogênea do óvulo é crítica para o desenvolvimento: os gradientes em morfógenos fornecidos pela mãe definem os eixos para o desenvolvimento subsequente, em que momento os genes zigóticos são ativados nos núcleos do embrião.

Uma das mais excitantes descobertas na genética do desenvolvimento foi que os genes do desenvolvimento dos vertebrados e de muitos outros animais são semelhantes àqueles da *Drosophila*; eles estão presentes em uma grande variedade de animais. Por exemplo, um gene similar ao *bicoid* é importante na formação do padrão nos vertebrados. Todavia, nos vertebrados o gene, chamado *Pitx2*, determina o posicionamento de certos órgãos internos do lado esquerdo ou direito do corpo. As mutações no *Pitx2* de rãs, galinhas e camundongos podem situar o coração e o estômago no lado direito, em vez de no esquerdo. Tais mutações podem explicar uma reversão da posição dos órgãos que, às vezes, ocorre em humanos. *Pitx2*, por sua vez, é ativado por uma proteína produzida pelo gene *sonic hedgehog* (*Shh*), que é semelhante a um gene de *Drosophila* chamado *hedgehog* (o nome *hedgehog* refere-se à aparência eriçada das moscas-das-frutas sem o gene. O "*sonic*" vem do personagem de videogame "Sonic the Hedgehog"). Nos vertebrados, o *sonic hedgehog* é ativado no lado esquerdo apenas na extremidade anterior da linha primitiva, que determina o eixo anteroposterior (ver Figura 8.21). A *short gastrulation* também apresenta uma contrapartida nos vertebrados – o gene *chordin*, que produz uma das proteínas do organizador de Spemann. Os genes críticos para o desenvolvimento em uma série considerável de organismos são chamados às vezes de "genes *kit* de ferramentas".

Na *Drosophila*, assim como em outros artrópodes, vermes anelídeos, cordados e em poucos outros grupos, um aspecto importante do padrão de formação ao longo do eixo anteroposterior é a **segmentação**, também chamada de **metameria**. A segmentação é a divisão do corpo em segmentos distintos ou metâmeros (ver Figura 9.6, no Capítulo 9). Os segmentos são idênticos no início do desenvolvimento, mas, posteriormente, a ativação de diferentes combinações gênicas induz cada segmento a formar estruturas diferentes. Por exemplo, o segmento anterior dos embriões de insetos forma antenas, olhos e partes da boca, enquanto segmentos mais posteriores formam patas. Nos insetos, os segmentos são evidentes, mas, em peixes, a segmentação é aparente apenas nos somitos que produzem estruturas que se repetem, como vértebras e faixas musculares (miômeros) (ver Figura 24.24, no Capítulo 24). Na *Drosophila*, o número e a orientação dos segmentos são controlados pelos **genes de segmentação**. Existem três classes de genes de segmentação: *gap*, de regra dos pares e de polaridade segmentar. Os **genes *gap*** são ativados primeiro e dividem o embrião em regiões, como cabeça, tórax e abdome. Os **genes de regra dos pares** dividem essas regiões em segmentos. Finalmente, os **genes de polaridade segmentar**, como *hedgehog*, organizam as estruturas, da posição anterior para a posterior, no interior de cada segmento.

Os genes homeóticos e Hox

Os genes de segmentação, aparentemente, regulam a expressão de outros genes, assegurando que eles sejam ativos apenas nos segmentos apropriados. Tais genes específicos do segmento são chamados de genes homeóticos. As mutações em genes homeóticos, denominadas **mutações homeóticas**, situam os apêndices ou outras estruturas na parte errada do corpo. Por

exemplo, na *Drosophila* o gene homeótico *Antennapedia*, que auxilia a ativar o desenvolvimento das patas, normalmente está ativo apenas no tórax. Se o gene *Antennapedia* é ativado por uma mutação homeótica na cabeça de uma larva de mosca, a mosca adulta terá patas no lugar das antenas (Figura 8.14). O *Antennapedia* e alguns outros genes homeóticos, assim como muitos outros genes envolvidos no desenvolvimento, incluem uma sequência de DNA com 180 pares de bases, denominada **homeobox**. O homeobox produz a parte de uma proteína que se liga ao DNA de outros genes, ativando ou bloqueando sua expressão.

Vários outros genes homeóticos e não homeóticos que estão agrupados no mesmo cromossomo de *Drosophila*, junto ao *Antennapedia*, também incluem um homeobox. Os genes nesse agrupamento são denominados genes *Hom*. Estes não codificam membros e órgãos específicos. Em vez disso, eles funcionam especificando a localização no corpo ao longo do eixo anteroposterior. Curiosamente, a ordem dos genes *Hom* no agrupamento dentro do cromossomo é a mesma ordem na qual são expressos ao longo do comprimento do corpo (Figura 8.15). Uma das mais notáveis descobertas do fim do século 20 foi que genes semelhantes aos genes *Hom* de *Drosophila* ocorrem em outros insetos, assim como em cordados e animais não segmentados como a hidra e os vermes nematódeos. Eles também ocorrem em plantas e leveduras, e talvez em todos os eucariotas. Esses genes nos outros organismos que não a *Drosophila* foram denominados de genes *Hox*, mas atualmente todos eles são assim denominados. A maioria dos genes *Hox* ocorre em agrupamentos em um cromossomo. Os mamíferos têm quatro agrupamentos, cada um em um cromossomo diferente, com 9 a 11 genes *Hox* cada (Figura 8.15). Como na *Drosophila*, dentro de um agrupamento a sequência de genes *Hox* segue a mesma ordem anteroposterior na qual estão expressos no corpo.

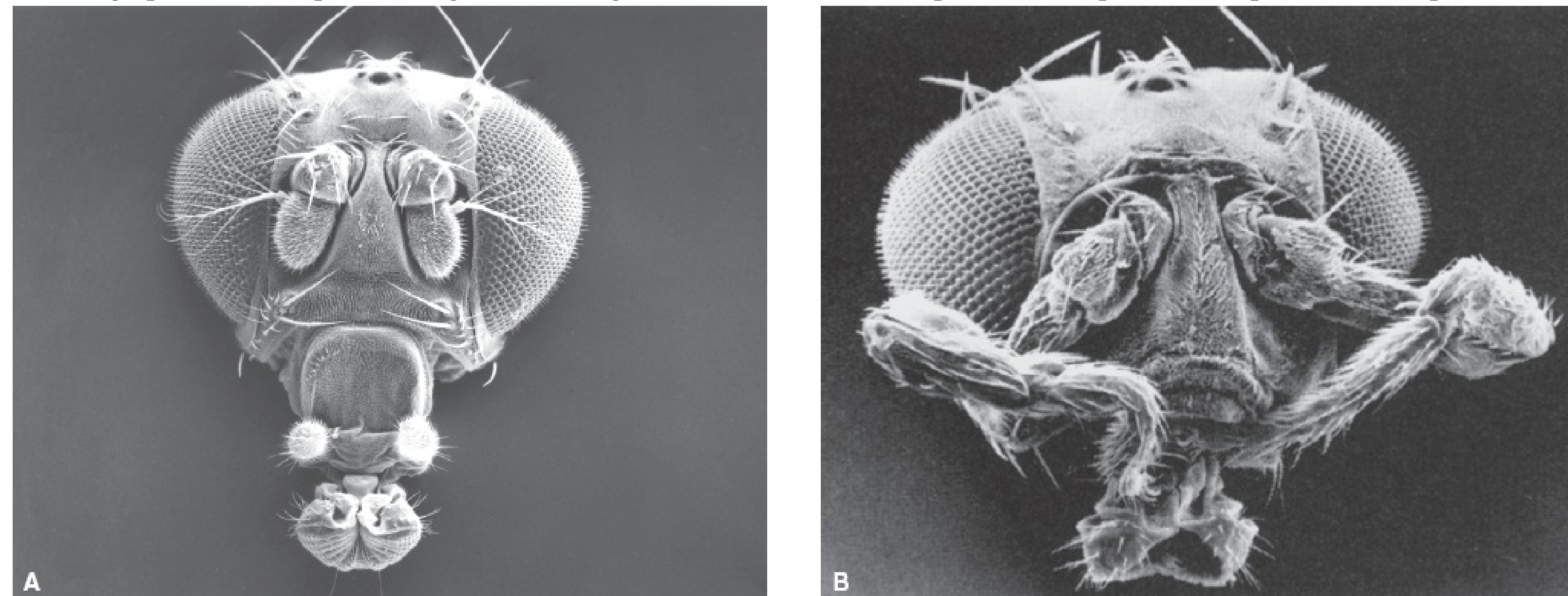


Figura 8.14 A. Cabeça de uma mosca-da-fruta normal com duas antenas. **B.** Cabeça de uma mosca-da-fruta com um par de patas crescendo das concavidades na cabeça onde normalmente crescem as antenas. O gene homeótico *Antennapedia* especifica normalmente o segundo segmento torácico (com patas), mas a mutação dominante desse gene leva a esse fenótipo bizarro.

A morfogênese dos membros e órgãos

Os genes *Hox* e outros homeobox também representam um papel na modelagem particular de órgãos e membros. Como mostrado nas Figuras 8.15 e 8.16, por exemplo, as regiões do cérebro e a identidade dos somitos são especificadas por genes homeobox e *Hox* específicos. Muitos outros genes de desenvolvimento, que também estão envolvidos na formação do padrão para todo o corpo, também ajudam a formar órgãos e membros particulares, produzindo gradientes de morfógenos. Um exemplo, que tem sido estudado por Cheryll Tickle e seus colegas na University College de Londres, é a formação e o desenvolvimento de brotos de membros em galinhas. Eles descobriram que um novo broto de membro pode ser induzido a crescer na lateral de uma galinha, implantando uma gota de fator de crescimento de fibroblasto (FCF). Esse resultado significa que os membros são induzidos, normalmente, a se desenvolver pela ativação de um gene para FCF em locais adequados do corpo. Para que um broto de membro desenvolva uma asa ou uma pata, isso depende de o FCF ser aplicado em direção anterior ou posterior da galinha.

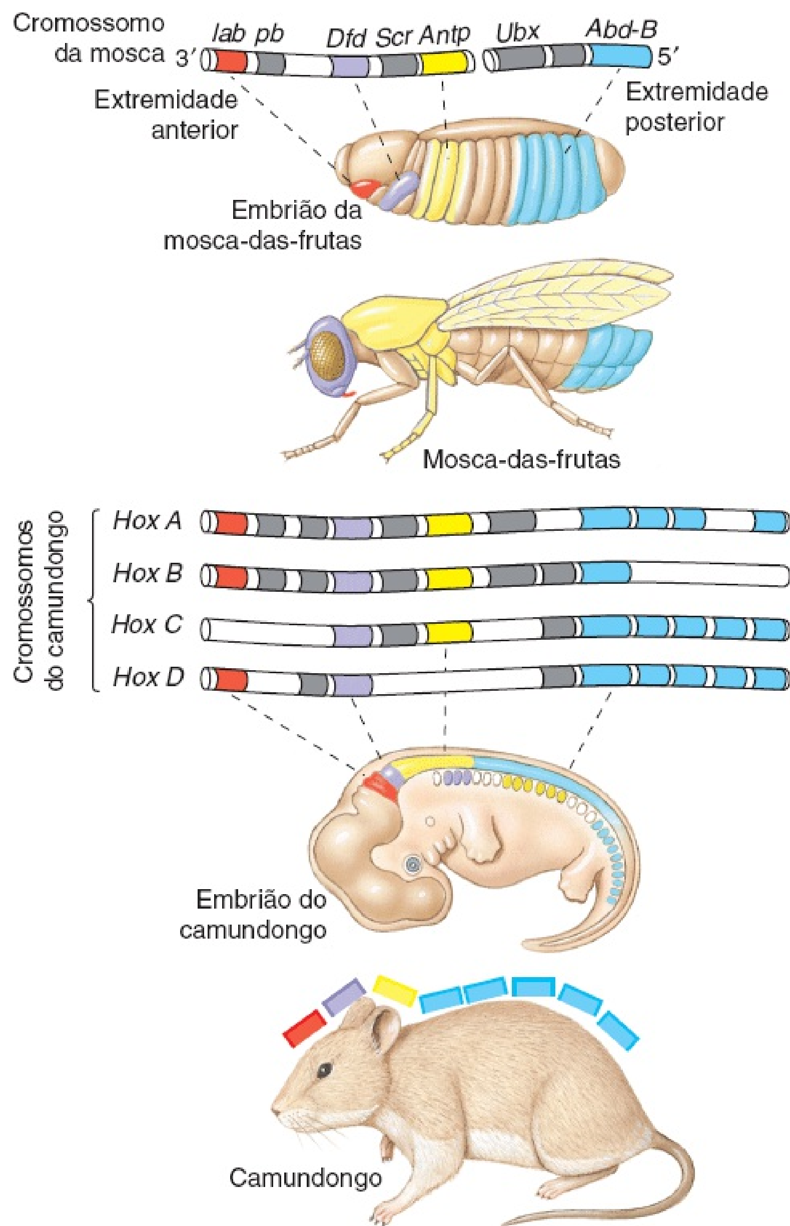
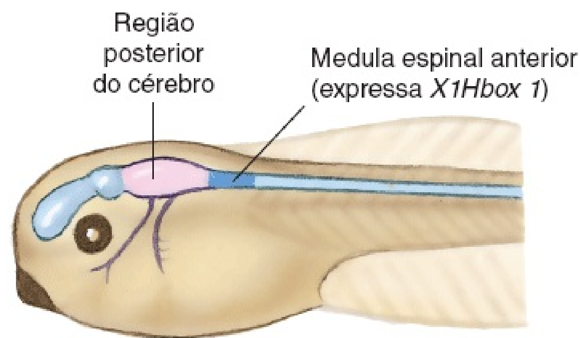


Figura 8.15 Homologia de genes *Hox* em insetos e mamíferos. Tanto nos insetos (mosca-das-frutas) como nos mamíferos (camundongo), esses genes controlam a subdivisão do embrião com destinos diferentes, durante o desenvolvimento, ao longo do eixo anteroposterior. Os genes que contêm homeobox situam-se em um único cromossomo da mosca-das-frutas, e em quatro cromossomos separados no camundongo. As homologias claramente definidas entre os dois e as partes do corpo sobre as quais eles se expressam estão representadas em cores. As áreas em branco simbolizam locais onde é difícil identificar homologias específicas entre os dois. Os genes *Hox* aqui mostrados representam apenas um pequeno subconjunto de todos os genes homeobox.

O FCF também age na modelagem do membro. Ele é secretado por células em um **sulco ectodérmico apical** na extremidade do broto de membro. O FCF atua como um morfógeno que estabelece um gradiente desde a crista ectodérmica apical até a base do broto do membro. Esse gradiente ajuda a estabelecer o eixo proximodistal – um dos três eixos que guiam o desenvolvimento de um membro (Figura 8.17). Os dedos as mãos ou os pés desenvolvem-se na extremidade do eixo proximodistal com nível de FCF mais alto. Um eixo anteroposterior é estabelecido por um gradiente de sonic hedgehog e assegura que dedos desenvolvam-se em ordem adequada. Finalmente, Wnt7a, uma proteína produzida por um gene que é similar ao gene de polaridade de segmento *wingless* na *Drosophila*, ajuda a determinar o eixo dorsoventral. O Wnt7a torna o lado dorsal da asa ou pé diferente do lado ventral.



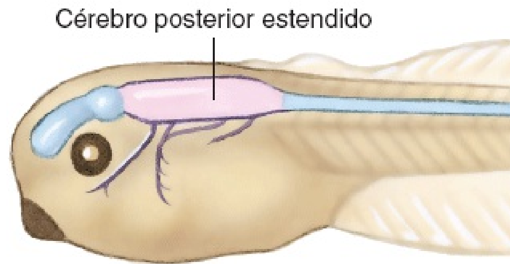


Figura 8.16 Como a inibição de uma proteína reguladora do homeodomínio altera o desenvolvimento normal do sistema nervoso central de um girino de rã. Quando a proteína (codificada por uma sequência de DNA homeobox conhecida como *X1Hbox 1*) foi inativada por meio de anticorpos direcionados contra ela, a área que deveria tornar-se a parte anterior da medula espinal transformou-se na região posterior do cérebro.

Figura 8.17 Morfogênese no broto do um membro de um vertebrado. O esqueleto de um membro formado de galinha é mostrado para orientação. Três eixos são estabelecidos no broto de um membro: um eixo proximodistal pelo fator de crescimento de fibroblasto (FCF) proveniente da crista ectodérmica apical; um eixo anteroposterior pela proteína sonic hedgehog da zona de atividade polarizada; e um eixo dorsoventral pela proteína Wnt7a oriunda do ectoderma dorsal.

OS PADRÕES DE DESENVOLVIMENTO NOS ANIMAIS

Há 34 filos de animais, como mostrado no cladograma na contracapa. Como esses táxons descendem de um ancestral comum multicelular, espera-se que alguns aspectos do desenvolvimento sejam compartilhados entre eles. Quais aspectos do desenvolvimento são compartilhados? A presença de um estágio de blástula no desenvolvimento é uma homologia animal fundamental (ver cladograma na contracapa). Todos os animais metazoários, desde esponjas até cordados, produzem alguma forma de blástula após a clivagem.

Examine a base do cladograma na contracapa até encontrar o caráter "diploblástico". Esse termo refere-se à formação de dois folhetos germinativos durante o desenvolvimento: ectoderma e endoderma. Nos placozoários, cnidários e ctenóforos, formam-se apenas esses dois folhetos. Os cnidários, como as anêmonas-do-mar, corais e medusas, são familiares à maioria das pessoas, mas os placozoários e ctenóforos são menos conhecidos. Descrevemos a biologia dos membros de todos os filos animais nos Capítulos 12 a 28.

Examine a base do cladograma na contracapa para encontrar o caráter "Bilateria triblástico". O termo "triblástico" refere-se à formação de três folhetos germinativos durante o desenvolvimento: ectoderma, mesoderma e endoderma. Trinta filos animais compartilham essa característica do desenvolvimento. Esses filos são também simétricos bilateralmente, o que significa que apenas um plano de simetria os divide em duas metades, que são imagens especulares uma da outra. Discutimos simetria e outros aspectos da arquitetura corpórea no Capítulo 9.

Examine os colchetes no topo do cladograma na contracapa para descobrir animais triblásticos simétricos bilateralmente, que estão divididos em dois clados principais: Protostomia e Deuterostomia. Os organismos pertencentes a esses clados são chamados **protostômios** e **deuterostômios**, respectivamente. Os nomes desses dois grupos referem-se à outra característica do desenvolvimento: a origem da abertura embrionária, que se torna a boca do adulto (Gr. *stoma*, boca). A primeira abertura embrionária, o blastóporo, torna-se a boca nos protostômios (Gr. *protos*, primeiro). A segunda abertura embrionária torna-se a boca nos deuterostômios (Gr. *deuteros*, segundo), enquanto o blastóporo se torna o ânus. Caramujos e minhocas, entre muitos outros, são protostômios. Estrelas-do-mar, peixes, rãs, humanos e outros mamíferos são representantes dos deuterostômios.

Em geral, os protostômios e deuterostômios são distintos por quatro questões do desenvolvimento: (1) Na clivagem do embrião, as células formam um padrão espiral ou radial? (2) Após a clivagem, o destino de cada célula é decidido primariamente por especificação citoplasmática, produzindo clivagem em mosaico, ou primariamente por especificação condicional, produzindo clivagem reguladora? (3) Qual é o destino do blastóporo embrionário – ele se torna a boca ou o ânus no animal adulto? e (4) Se existe celoma, ele se desenvolve por formação esquizocélica ou formação enterocélica? A maioria dos protostômios compartilha um conjunto de características do desenvolvimento que inclui clivagem espiral em mosaico, formação da boca a partir do blastóporo e desenvolvimento do celoma por esquizocelia (Figura 8.18). A maioria dos deuterostômios compartilha um conjunto de características do desenvolvimento que inclui a clivagem radial reguladora, a formação do ânus a partir do blastóporo e o desenvolvimento de um celoma por enterocelia (Figura 8.18).

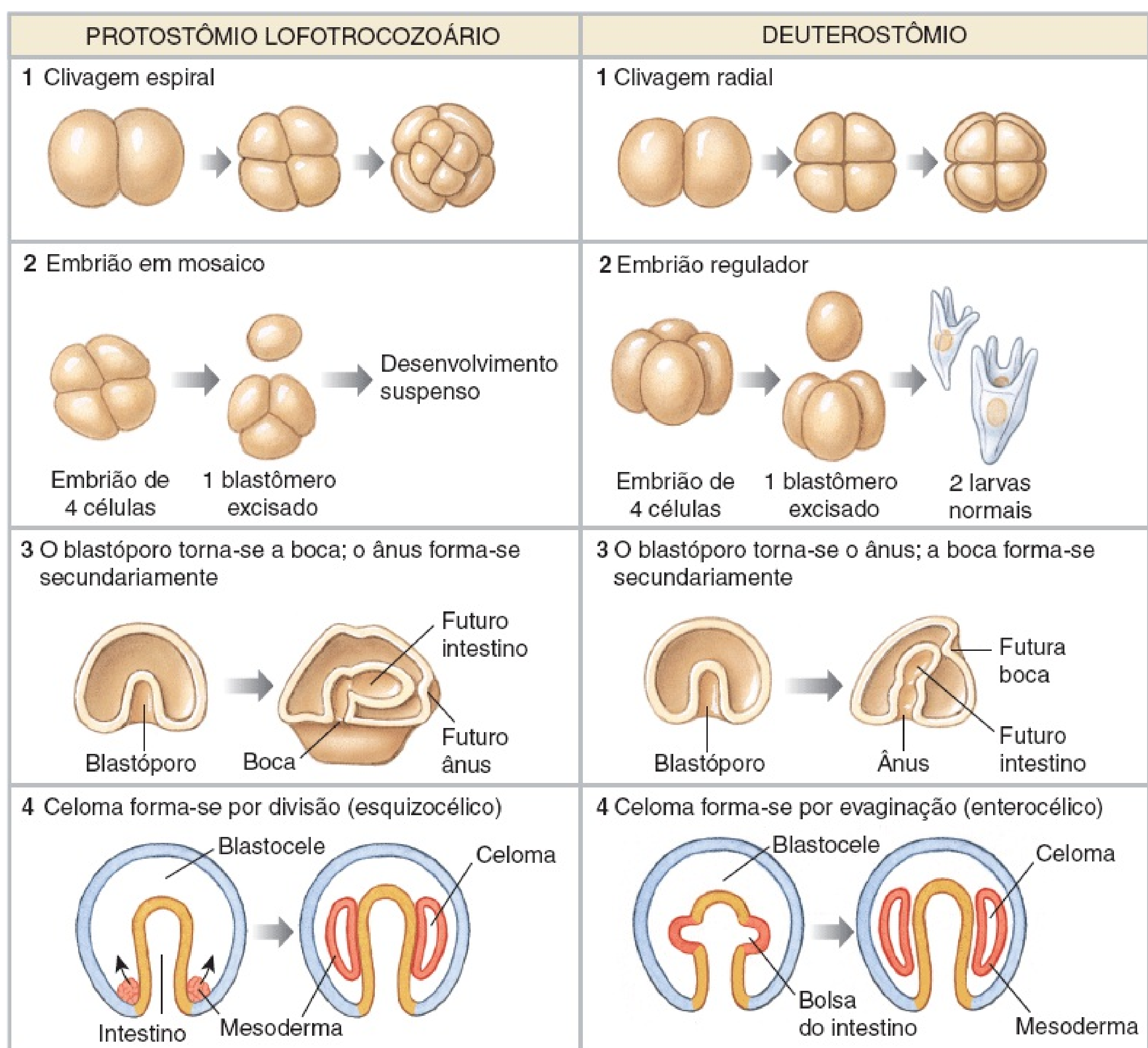


Figura 8.18 Tendências do desenvolvimento de lofotrocozoários protostômios (platelmintos, anelídeos, moluscos etc.) e deuterostômios. Essas tendências são muito modificadas em alguns grupos, como, por exemplo, os vertebrados. A clivagem nos mamíferos é rotacional, em vez de radial; nos répteis, aves e muitos peixes, a clivagem é discoidal (ou discoide). Os vertebrados também desenvolveram uma maneira derivada de formação do celoma, que é basicamente esquizocélico.

O desenvolvimento protostômio

Examine os colchetes sob o cabeçalho "Protostomia", no topo do cladograma na contracapa, para descobrir que os protostômios estão divididos em dois clados: Lophotrochozoa e Ecdysozoa. O clado **lofotrocozoário** de protostômios contém os vermes segmentados, moluscos (caramujos, lesmas, mariscos, polvos e seus parentes) e vários táxons menos familiares. O nome desse clado designa duas características presentes em alguns membros do grupo: uma espira de tentáculos em forma de ferradura, chamada **lofóforo** (ver Capítulo 15), e uma larva **trocófora** (ver Capítulo 16). Os lofotrocozoários desenvolvem-se, normalmente, por meio das quatro características protostômias descritas anteriormente.

Os membros do outro clado, protostômios **ecdisozoários**, incluem os artrópodes (insetos, aranhas, caranguejos e seus parentes), nematódeos e outros táxons que também mudam seus exoesqueletos. O nome desse clado refere-se à muda da cutícula, **ecdise** (Gr. *ekdyo*, despir-se).

Padrões de clivagem

A **clivagem espiral** (ver Figura 8.18) ocorre na maioria dos protostômios. Os blastômeros sofrem uma clivagem oblíqua de, aproximadamente, um ângulo de 45° ao eixo animal-vegetativo, produzindo quartetos de células que se organizam sobre os sulcos entre as células da camada subjacente. A camada superior de células parece fora do lugar (deslocada em espiral) em relação à inferior (Figura 8.18). Além disso, os blastômeros que sofrem clivagem espiral agrupam-se de maneira muito mais unida entre si, como bolhas de sabão, em vez do contato leve comum a muitos blastômeros que sofrem clivagem radial (Figura

8.18).

O **desenvolvimento em mosaico**, como resultado de especificação citoplasmática, predomina na maioria dos protostômios lofotrocozoários (Figura 8.18). À medida que a clivagem acontece, os determinantes morfogenéticos no interior do citoplasma são divididos desigualmente entre as células. Quando um blastômero específico é isolado dos demais do embrião, ele ainda forma as estruturas características decididas pelos determinantes morfogenéticos que ele contém (Figura 8.19). Na ausência de um blastômero particular no animal normalmente formado, em geral faltarão aquelas estruturas produzidas por aquele blastômero, de tal modo que ele não pode desenvolver-se normalmente. Esse padrão é chamado de desenvolvimento em mosaico porque o embrião parece ser um mosaico de partes que se diferenciam independentemente.

Muitos ecdisozoários não exibem clivagem espiral; em alguns aparece clivagem radial e, em outros, como os insetos, a clivagem não é nem espiral nem radial, mas superficial (Figura 8.9). A clivagem superficial é acompanhada pela especificação sincicial quanto ao destino celular.

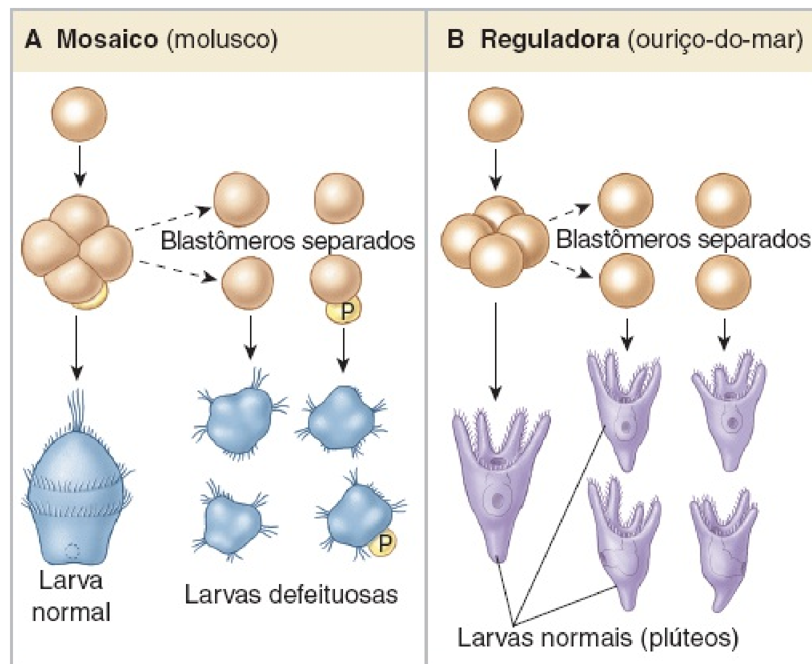


Figura 8.19 Clivagem em mosaico e clivagem reguladora. **A.** Clivagem em mosaico. Em um molusco, quando os blastômeros são separados, cada um origina apenas uma parte do embrião. O tamanho maior de uma das larvas defeituosas é resultado da formação de um lobo polar (P) composto de citoplasma claro do polo vegetativo, recebido apenas por esse blastômero. **B.** Clivagem reguladora. Cada um dos blastômeros iniciais (como os de ouriço-do-mar), quando separado dos demais, desenvolve-se em uma pequena larva plúteo.

Destino do blastóporo

Um **protostômio** (Gr. *protos*, primeiro, + *stoma*, boca) é assim denominado porque o blastóporo torna-se a boca, e a segunda abertura, sem nome, torna-se o ânus.

Formação do celoma

Nos protostômios, antes da formação do celoma, forma-se uma faixa de tecido mesodérmico, circundando o intestino. A cavidade celomática no seu interior, se presente, forma-se por **esquizocelia**. Para formar o mesoderma, células endodérmicas originam-se ventralmente no lábio do blastóporo (Figura 8.18) e movem-se por meio de **ingressão**, no espaço entre as paredes do arquêntero (endoderma) e externa do corpo (ectoderma). A ingressão ocorre quando as células migram, individualmente, para dentro do embrião. Essas células dividem-se e depositam novas células, denominadas precursores mesodérmicos, entre as duas camadas celulares existentes – endoderma e ectoderma (ver Figura 8.20C). As células em proliferação tornam-se o mesoderma. Estudos meticulosos de linhagens celulares, executados pelos embriologistas, estabeleceram que, em muitos organismos com clivagem espiral, por exemplo platelmintos, caramujos e organismos aparentados, esses precursores mesodérmicos originam-se de um blastômero grande, denominado célula 4d, que está presente em um embrião composto por 29 a 64 células.

Alguns protostômios não desenvolvem celoma. Os platelmintos, como *Planaria*, desenvolvem um estágio de gástrula precoce e, então, formam a camada mesodérmica, como acaba de ser descrito. O mesoderma preenche completamente a

blastocele e nunca forma o celoma (ver Figura 9.3). Os animais desprovidos de celoma são denominados **acelomados**. Em outros protostômios, o mesoderma reveste apenas um lado da blastocele, deixando uma blastocele cheia de líquido próximo ao intestino (ver Figura 9.3). Tal cavidade preenchida por líquido circundando o intestino é denominada **pseudoceloma** (Gr. *pseudés*, falso, + *koilos*, cavidade); ela é limitada, na sua borda interior, pelo revestimento endodérmico do intestino e, na sua borda externa, por uma camada de mesoderma próxima ao ectoderma. Assim, um pseudoceloma tem mesoderma apenas de um lado, enquanto o **celoma** verdadeiro é uma cavidade cheia de líquido, circundada completamente por mesoderma (ver Figura 9.3). Discutimos, com mais detalhes, os planos corpóreos acelomado e pseudocelomado no Capítulo 9.

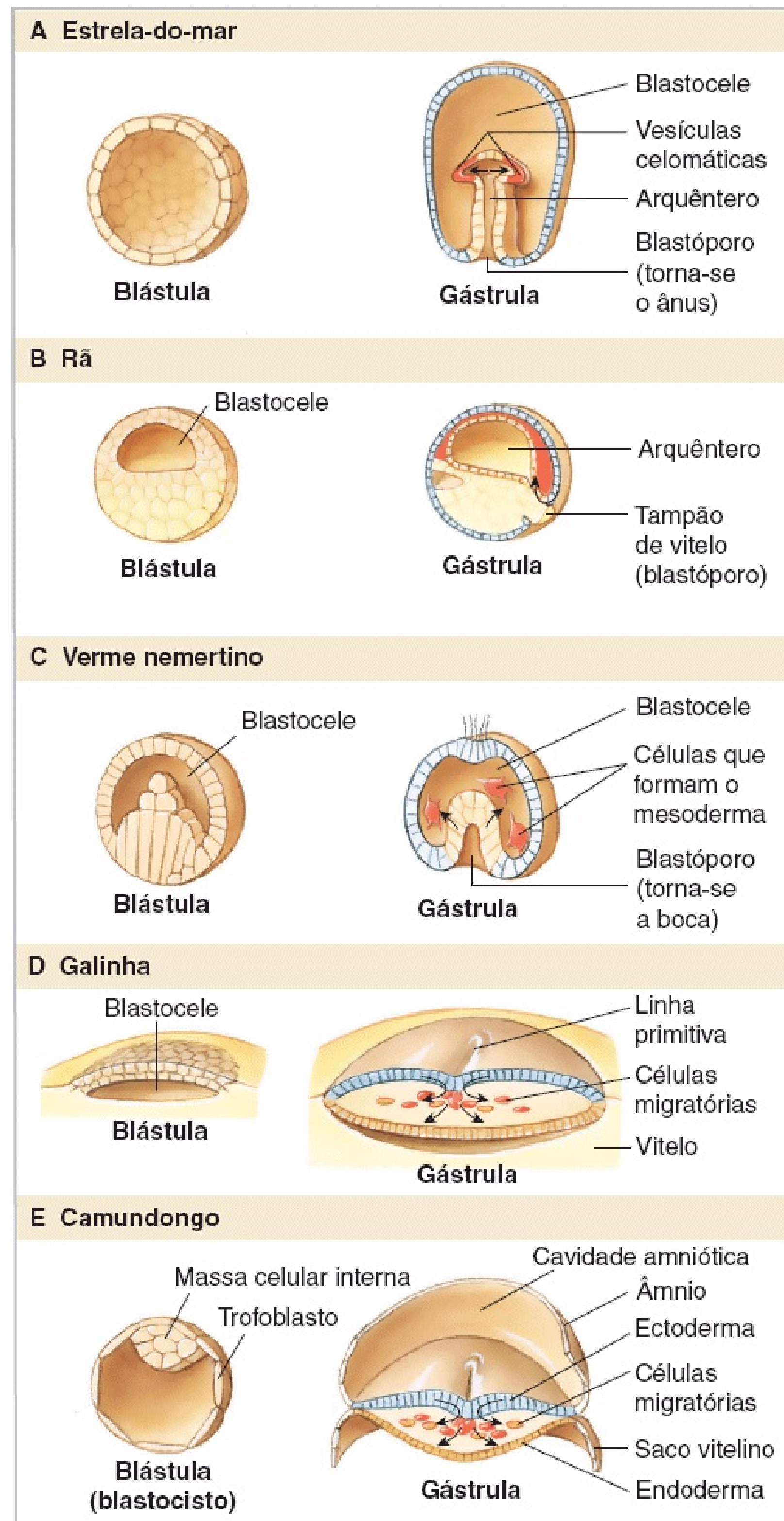


Figura 8.20 Estágios de blástula e de gástrula em embriões de estrela-do-mar, rã, verme nemertino, galinha e camundongo. As setas indicam a direção dos movimentos celulares para formar o mesoderma.

Para protostômios **celomados**, como minhocas e caramujos, a camada mesodérmica forma-se como há pouco descrito, e o celoma é formado por **esquizocelia** (Gr. *schizein*, rachar, + *koilos*, cavidade). O celoma origina-se, como o nome sugere,

quando a faixa mesodérmica em torno do tubo digestivo racha e abre-se centralmente (Figura 8.18). O celoma recolhe fluido.

O desenvolvimento deuterostômio

Padrões de clivagem

A **clivagem radial** (Figura 8.18) é assim chamada porque as células embrionárias são organizadas em simetria radial em torno do eixo animal-vegetativo. Na clivagem radial de estrelas-do-mar, o primeiro plano de clivagem passa justamente pelo eixo animal-vegetativo, produzindo duas células-filhas idênticas (blastômeros). Para a segunda divisão de clivagem, formam-se sulcos simultaneamente nos dois blastômeros orientados paralelamente ao eixo animal-vegetativo (mas perpendicular ao primeiro sulco de clivagem). Os próximos sulcos de clivagem formam-se simultaneamente nos quatro blastômeros-filhos, dessa vez orientados perpendicularmente ao eixo animal-vegetativo, produzindo duas fileiras de quatro células cada. A fileira superior de células acomoda-se diretamente sobre a fileira de células abaixo dela (Figura 8.18). As clivagens subsequentes produzem um embrião composto por várias fileiras de células.

Um segundo aspecto relaciona-se com o destino dos blastômeros isolados. Se uma célula é removida da massa, as outras células continuam desenvolvendo-se para produzir um organismo normal? Lembre-se de que tal célula não pode desenvolver-se nos protostômios. A maioria dos deuterostômios utiliza a especificação condicional que conduz ao **desenvolvimento regulador**. Aqui, o destino de uma célula depende de sua interação com as células vizinhas, mais propriamente do que com qual parte do citoplasma ela adquiriu durante a clivagem. Nesses embriões, ao menos no início do desenvolvimento, cada célula é capaz de produzir um embrião completo se separada das outras células (Figura 8.19). Em outras palavras, um blastômero inicial tem, originalmente, a habilidade de seguir mais de uma trajetória de diferenciação, mas sua interação com outras células limita seu destino. Se um blastômero é removido de um embrião no início do desenvolvimento, os blastômeros remanescentes podem alterar seus destinos normais para compensar o blastômero perdido e produzir um organismo completo. Essa adaptabilidade é denominada desenvolvimento regulador. Os gêmeos idênticos humanos resultam de desenvolvimento regulador. A separação de dois blastômeros, precocemente no desenvolvimento, permite desenvolver dois embriões geneticamente idênticos (ver Capítulo 7).

Destino do blastóporo

Um embrião **deuterostômio** (Gr. *deuteros*, segundo, + *stoma*, boca) desenvolve-se por meio de estágios de blástula e gástrula, e forma um tubo digestivo completo. O blastóporo torna-se o ânus, e uma segunda abertura, sem nome, torna-se a boca, como indicado pela raiz da palavra no nome desse grupo.

Formação do celoma

A característica final dos deuterostômios diz respeito à origem do celoma. Na **enterocelia** (Gr. *enteron*, intestino, + *koilos*, cavidade), tanto mesoderma como celoma são formados ao mesmo tempo. Na enterocelia, a gastrulação começa com um lado da blástula dobrando-se para o interior para formar o arquêntero ou cavidade digestiva. À medida que o arquêntero se alonga para dentro, os lados do arquêntero dilatam-se para fora, expandindo-se em compartimentos celomáticos em forma de bolsas (Figura 8.18). O compartimento celomático separa-se para formar um espaço limitado por mesoderma circundando o tubo digestivo (Figura 8.18). Esse espaço é preenchido por fluido. Notar que as células que formam o celoma, durante a enterocelia, surgem de região diferente do endoderma daquela que forma o celoma durante a esquizocelia (Figura 8.18).

Exemplos de desenvolvimento deuterostômio

Em linhas gerais, dependendo do animal em estudo e da quantidade de vitelo, o desenvolvimento deuterostômio já apresentado varia em alguns de seus detalhes. Alguns exemplos de sequências de desenvolvimento específico ilustram essa variação.

Variação na clivagem deuterostômia. O padrão típico dos deuterostômios é a clivagem radial, mas as ascídias (também chamadas de tunicados) exibem **clivagem bilateral**. Nos óvulos de ascídias, o eixo anteroposterior está estabelecido antes da fertilização pela distribuição assimétrica de vários componentes citoplasmáticos (Figura 8.12). O primeiro sulco de clivagem passa através do eixo animal-vegetativo, definido pela riqueza de vitelo no polo vegetativo, dividindo o citoplasma assimetricamente distribuído, igualmente, entre os dois primeiros blastômeros. Assim, a primeira clivagem separa o embrião em seus futuros lados direito e esquerdo, estabelecendo sua simetria bilateral (daí o nome clivagem bilateral holoblástica). Cada divisão sucessiva orienta-se segundo esse plano de simetria, e a metade formada do embrião em um dos lados da primeira clivagem é a imagem especular da metade do embrião do outro lado. A especificação citoplasmática também influencia intensamente o desenvolvimento inicial dos embriões de ascídia, em contraste com a maioria dos embriões

deuterostômios.

A maioria dos mamíferos apresenta ovos isolécitos; há pouco vitelo, pois os nutrientes serão supridos pela mãe via placenta (ver Capítulo 7). Eles têm um padrão único de clivagem holoblástica denominada **clivagem rotacional**, assim chamado por causa da orientação dos blastômeros, um em relação ao outro, durante a segunda divisão de clivagem (ver o desenvolvimento do camundongo na Figura 8.8E). A clivagem nos mamíferos é um processo mais lento do que em qualquer outro grupo animal. Nos humanos, a primeira divisão completa-se cerca de 36 h após a fertilização (comparado com cerca de 1 h e meia no ouriço-do-mar), e as divisões seguintes seguem-se em intervalos de 12 a 24 h. Como na maioria dos outros animais, o primeiro plano de clivagem passa através do eixo animal-vegetativo para gerar um embrião de duas células. No entanto, durante a segunda clivagem, um desses blastômeros divide-se meridionalmente (através do eixo animal-vegetativo), enquanto o outro se divide equatorialmente (perpendicular ao eixo animal-vegetativo). Desse modo, o plano de clivagem em um blastômero sofre rotação de 90° com relação ao plano de clivagem do outro blastômero (daí o nome clivagem rotacional). Além disso, as primeiras divisões são assíncronas; nem todos os blastômeros dividem-se ao mesmo tempo. Assim, os embriões de mamíferos não necessariamente aumentam de dois para quatro e para oito blastômeros, mas frequentemente contêm números ímpares de células. Após a terceira divisão, as células subitamente assumem uma configuração fortemente compacta, estabilizada por junções firmes entre as células mais superficiais do embrião. Essas células externas formam o **trofoblasto**. O trofoblasto não é parte do embrião propriamente dito, mas formará a porção embrionária da placenta, quando o embrião se implantar na parede uterina. As células que verdadeiramente dão origem ao embrião em si formam-se a partir da camada interna, denominada **massa celular interna** (ver o estágio de blástula na Figura 8.20E). Essas células são indiferenciadas, de tal modo que seus destinos não são limitados: elas são também chamadas “células-tronco”.

Os ovos telolécitos de répteis, aves e muitos peixes dividem-se por **clivagem discoidal** (discoide). Devido à grande massa de vitelo desses ovos, a clivagem é confinada a um pequeno disco citoplasmático situado sobre um montículo de vitelo (ver desenvolvimento do embrião de galinha na Figura 8.8D). Os primeiros sulcos de clivagem dividem o disco de citoplasma de maneira a originar uma camada única de células denominada blastoderma. As clivagens subsequentes dividem o blastoderma em cinco ou seis camadas de células (Figura 8.20D).

Variações na gastrulação deuterostômia. Nas estrelas-do-mar, a gastrulação tem início quando toda a área vegetativa da blástula achata-se, para formar a **placa vegetativa** (uma lâmina de tecido epitelial). Esse evento é seguido por um processo denominado **invaginação**, no qual a placa vegetativa dobra-se para dentro, projetando-se cerca de um terço do trajeto no interior da blastocele, formando o arquêntero (Figura 8.20A). A formação do celoma é típica de enterocelia. Como o arquêntero continua a se alongar em direção ao polo animal, sua extremidade anterior expande-se em duas **vesículas celomáticas** em forma de bolsa. Essas vesículas separam-se para formar os compartimentos celomáticos direito e esquerdo (Figura 8.20A).

O **ectoderma** dá origem ao epitélio da superfície do corpo e ao sistema nervoso. O **endoderma** origina o revestimento epitelial do tubo digestivo. A formação de bolsas externas ao arquêntero é a origem do **mesoderma**. Esse terceiro folheto germinativo formará os sistemas muscular e reprodutivo, o peritônio (revestimento dos compartimentos celomáticos) e as placas calcárias do endoesqueleto da estrela-do-mar.

As rãs são deuterostômias com clivagem radial, mas os movimentos morfogenéticos da gastrulação são altamente influenciados pela massa de vitelo inerte no hemisfério vegetativo do embrião. As clivagens ocorrem mais lentamente nesse hemisfério, de modo que a blástula resultante é constituída por muitas células diminutas, no hemisfério animal, e de poucas células grandes, no hemisfério vegetativo (Figuras 8.8B e 8.20B). A gastrulação nos anfíbios tem início quando as células localizadas no futuro lado dorsal do embrião invaginam-se para constituir um blastóporo em forma de fenda. Portanto, do mesmo modo que nas estrelas-do-mar, a invaginação inicia a formação do arquêntero, mas a gastrulação dos anfíbios começa na zona marginal da blástula, onde os hemisférios animal e vegetativo se encontram e onde há menor quantidade de vitelo do que na região vegetativa. A gastrulação prossegue quando as lâminas de células na zona marginal voltam-se para dentro, sobre o lábio do blastóporo, e deslocam-se para dentro da gástrula para formar o mesoderma e o endoderma. Os três folhetos germinativos agora formados são as camadas estruturais primárias, que têm um papel crucial na diferenciação posterior do embrião. Os destinos das células de cada folheto são limitados a derivados específicos no adulto, como discutido mais adiante

(Figura 8.27).

Nos embriões de aves e de outros répteis (Figura 8.20D), a gastrulação inicia-se com o espessamento do blastoderma na porção caudal do embrião, que migra para frente para formar a **linha primitiva** (Figura 8.21). A linha primitiva torna-se o eixo anteroposterior do embrião e o centro de crescimento inicial. A linha primitiva é homóloga ao blastóporo dos embriões de rã, mas, na galinha, ele não se abre em uma cavidade digestiva, devido à obstrução causada pela massa de vitelo que se situa embaixo do blastoderma. O blastoderma é constituído de duas camadas (epiblasto e hipoblasto) com a blastocele entre elas. As células do epiblasto movem-se como uma lâmina em direção à linha primitiva, e, em seguida, passam por cima da margem e migram como células distintas no interior da blastocele. Essas células migratórias separam-se em dois grupos. Um grupo de células move-se para regiões mais profundas (deslocando o hipoblasto ao longo da linha mediana) e forma o endoderma. O outro grupo move-se entre o epiblasto e o hipoblasto para formar o mesoderma. As células na superfície do embrião compõem o ectoderma. O embrião tem agora três folhetos germinativos, que, nesse momento, estão ordenados sob a forma de camadas, com o ectoderma no topo e o endoderma na parte inferior. Entretanto, esse arranjo muda quando os três folhetos germinativos elevam-se a partir do vitelo subjacente (Figura 8.21), dobrando-se para baixo e formando um embrião com três camadas, que se projeta para fora do vitelo, exceto por um pedúnculo de conexão ao vitelo no meio do corpo (Figura 8.23).

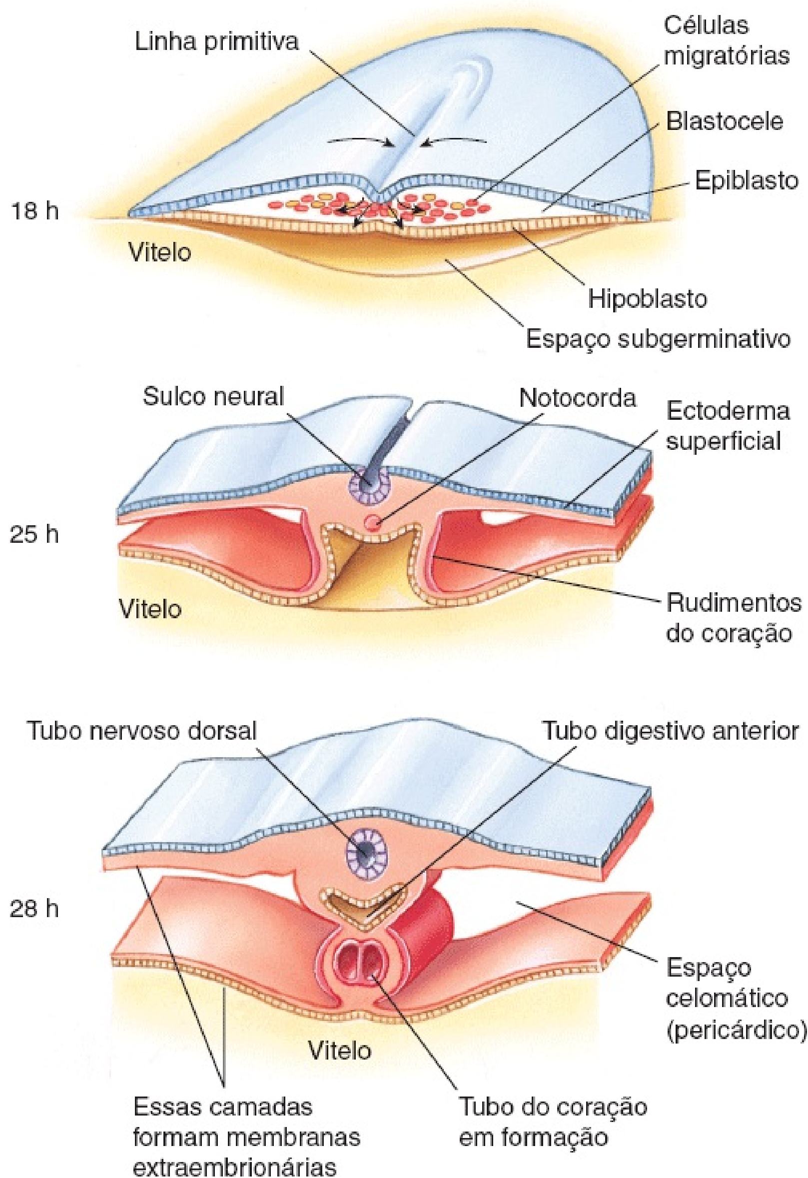


Figura 8.21 Gastrulação de galinha. Seções transversais através da região formadora do coração de galinha mostram o desenvolvimento com 18, 25 e 28 h de incubação. O ectoderma é azul, o mesoderma é vermelho e o endoderma é amarelo.

A gastrulação dos mamíferos é muito semelhante à gastrulação de répteis, incluindo aves (Figura 8.20E). Os movimentos da gastrulação na massa celular interna produzem uma linha primitiva. As células do epiblasto movem-se medialmente através da linha primitiva, para dentro da blastocele, e células distintas migram lateralmente através da blastocele para formar o

mesoderma e o endoderma. As células do endoderma (derivadas do hipoblasto) formam um saco vitelino desprovido de vitelo (já que os embriões dos mamíferos obtêm nutrientes diretamente da mãe através da placenta).

Os anfíbios e répteis (incluindo as aves), que têm quantidades moderadas ou grandes de vitelo concentradas na região vegetativa do zigoto, desenvolveram padrões de gastrulação derivados, nos quais o vitelo não participa. O vitelo é um obstáculo à gastrulação, e, consequentemente, esse processo ocorre ao redor (anfíbios) ou na parte superior (répteis e aves) do vitelo vegetativo. Ovos de mamíferos são isolécitos e, assim, poder-se-ia esperar que apresentassem um padrão de gastrulação semelhante ao das estrelas-do-mar. Em vez disso, eles apresentam um padrão mais condizente com ovos telolécitos. A melhor explicação para essa característica do desenvolvimento do ovo dos mamíferos é sua ancestralidade comum com aves e outros répteis. Os répteis, aves e mamíferos compartilham um ancestral comum, cujos ovos eram telolécitos. Assim, todos herdaram seus padrões de gastrulação desse ancestral comum, e os mamíferos desenvolveram posteriormente ovos isolécitos, mas mantiveram o padrão de gastrulação telolécito.

Uma complicação adicional do desenvolvimento dos vertebrados é que a formação do celoma ocorre por uma forma modificada de esquizocelia (Figura 8.18), e não por enterocelia. Os cordados não vertebrados formam o celoma por enterocelia, como é típico dos deuterostômios. Mais detalhes sobre o desenvolvimento dos vertebrados são fornecidos a seguir.

A biologia evolutiva do desenvolvimento

Os zoólogos sempre buscaram na embriologia pistas da história evolutiva, ou filogenia, dos animais. As características do desenvolvimento, como o número de folhetos germinativos e o destino do blastóporo, sugerem relações evolutivas entre os diferentes filos. Os avanços na genética do desenvolvimento têm tornado as relações entre desenvolvimento e evolução até mais próximas, e originaram uma nova área empolgante denominada biologia evolutiva do desenvolvimento. A biologia evolutiva do desenvolvimento, frequentemente apelidada de evo-devo, baseia-se na compreensão que a evolução é, essencialmente, um processo no qual os organismos tornam-se diferentes como um resultado das alterações no controle genético do desenvolvimento. O fato de os genes que controlam o desenvolvimento serem semelhantes aos de animais tão distintos quanto mosca-das-frutas e camundongos dá a esperança de que possamos reconstruir a história evolutiva dos animais, entendendo como o funcionamento daqueles genes passaram a se diferenciar. A biologia evolutiva do desenvolvimento tem já contribuído com vários conceitos estimulantes para nossas ideias acerca da evolução animal, mas esse campo é ainda tão novo que seria prematuro aceitar esses conceitos como definitivos. É melhor mencioná-los como questões para mais estudos, como as que seguem.

São os planos corpóreos de todos os animais bilateralmente simétricos fundamentalmente similares? Como apontado anteriormente, *chordin*, um dos genes responsáveis pelo desenvolvimento do sistema nervoso na região dorsal de uma rã, é semelhante ao *short gastrulation*, necessário ao desenvolvimento do cordão nervoso ventral em *Drosophila*. Além disso, o gene *decapentaplegic* promove o desenvolvimento dorsal em *Drosophila*, e o gene semelhante *bone morphogenetic protein-4* promove o desenvolvimento ventral nos sapos. Em outras palavras, insetos e anfíbios, cujos planos corpóreos parecem tão diferentes, na realidade compartilham um controle similar na modelagem do dorso ventral, exceto que um está invertido comparado com o outro. Essas descobertas incitaram o reexame de uma ideia primeiro proposta pelo naturalista francês Etienne Geoffroy St. Hilaire, em 1822, após ele ter notado que, em uma lagosta dissecada ventralmente e posicionada sobre o dorso, o cordão nervoso estava acima do intestino e o coração embaixo dele, exatamente o oposto de um vertebrado dissecado ventralmente. A ideia de que um vertebrado é como um invertebrado invertido foi rapidamente rejeitada, mas atualmente os biólogos estão mais uma vez considerando se os planos corpóreos de protostômios e deuterostômios não são talvez simplesmente invertidos dorsoventralmente, mas de outras formas similares.

Pode a anatomia de espécies ancestrais extintas ser inferida a partir de genes do desenvolvimento compartilhados pelos seus descendentes? O fato de que o padrão dorsoventral é semelhante nos protostômios e deuterostômios sugere que o ancestral comum mais recente desses dois ramos tinha um padrão dorsoventral semelhante, com um coração e sistema nervoso separados pelo intestino. Ele pode também ter tido ao menos olhos rudimentares, julgando a partir do fato de que genes semelhantes, o *eyeless/Pax-6*, são usados na formação do olho em um amplo conjunto de protostômios e deuterostômios.

Em vez de a evolução avançar pela acumulação gradual de pequenas e numerosas mutações, poderia ela acontecer

através de relativamente poucas mutações em alguns poucos genes do desenvolvimento? O fato de a formação de pernas ou olhos poder ser induzida por uma mutação em um gene sugere que esses e outros órgãos desenvolvem-se como módulos (ver anteriormente). Se é assim, então membros e órgãos inteiros podem ter sido perdidos ou adquiridos durante a evolução, em consequência de uma ou algumas poucas mutações. Se isso está correto, então a evolução aparentemente rápida de numerosos grupos de animais, durante a explosão cambriana e em outras épocas de uns poucos milhões de anos, torna-se mais facilmente explicável. Em vez de exigir mutações em numerosos genes, cada uma com um pequeno efeito, a evolução de diferentes grupos pode ter resultado de mudanças na cronologia, número, ou expressão de relativamente poucos genes do desenvolvimento.

O DESENVOLVIMENTO DOS VERTEBRADOS

A herança comum dos vertebrados

Um resultado marcante da ancestralidade compartilhada dos vertebrados é seu padrão comum de desenvolvimento. Esse padrão comum é mais bem visto na notável similaridade dos embriões de vertebrados após o estágio de gástrula (Figura 8.22). A semelhança ocorre em um breve momento no desenvolvimento dos vertebrados, quando características-chave compartilhadas dos cordados, o tubo nervoso dorsal, a notocorda, as bolsas faríngeas com arcos aórticos, o coração ventral e a cauda pós-anal estão presentes aproximadamente no mesmo estágio de desenvolvimento. Seu momento de similaridade – quando os embriões parecem quase intercambiáveis – é ainda mais extraordinário considerando a enorme variedade de ovos e os amplamente diferentes tipos de desenvolvimento inicial que convergiram em direção a um projeto comum. Então, à medida que o desenvolvimento prossegue, os embriões divergem em velocidade e direção e tornam-se reconhecíveis como membros de sua classe, depois sua ordem, família e finalmente sua espécie. A contribuição importante do início do desenvolvimento dos vertebrados para a nossa compreensão da homologia e de descendência evolutiva comum é descrita no Capítulo 6, na seção sobre Ontogenia, filogenia e recapitulação.

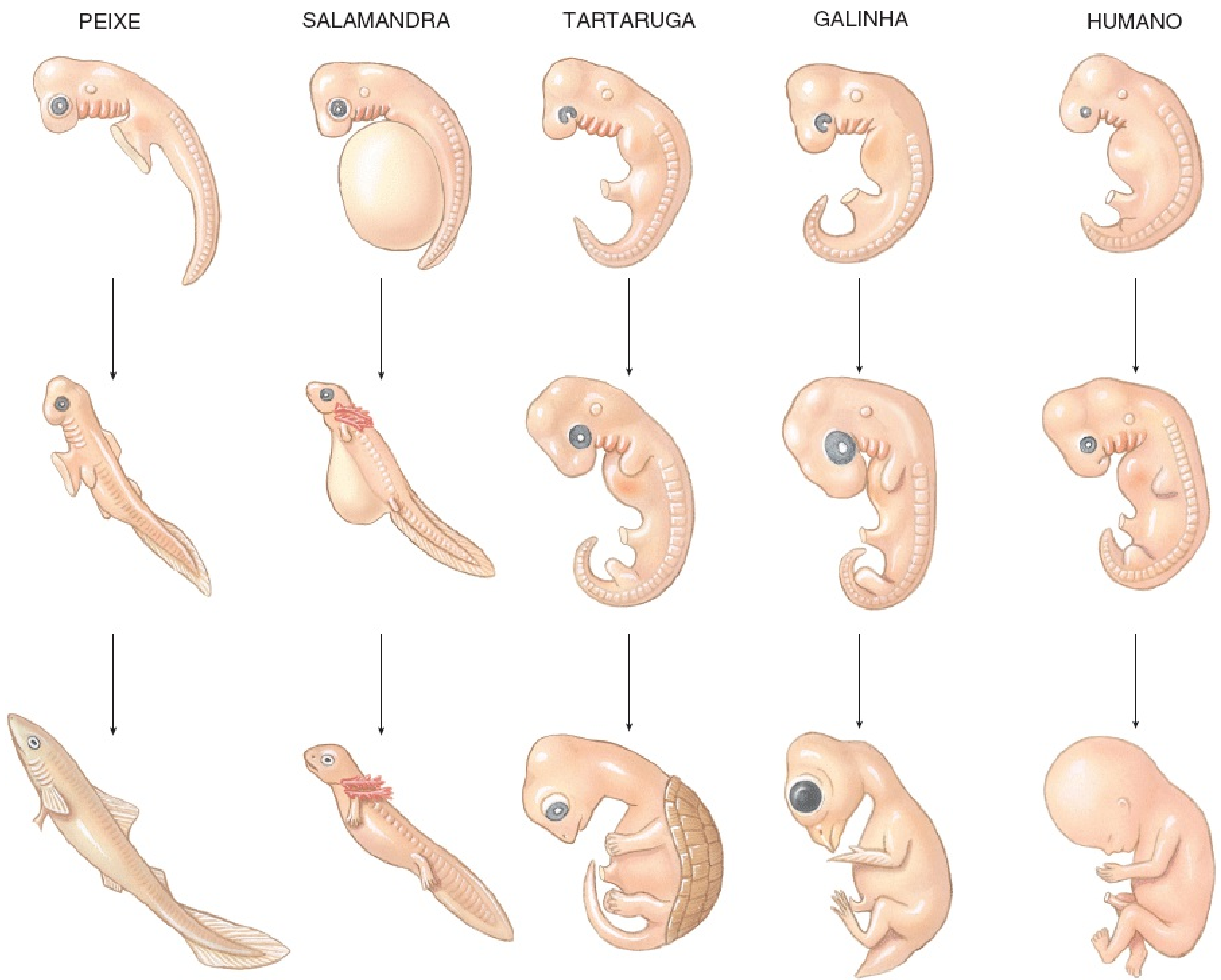


Figura 8.22 Embriões de vertebrados desenhados a partir de fotografias. Embriões tão diversos quanto os do peixe, salamandra, tartaruga, ave e humano mostram semelhanças notáveis após a gastrulação. Nesse estágio (fileira superior) revelam as características comuns a todos representantes do subfilo Vertebrata. À medida que o desenvolvimento prossegue eles divergem, cada um tornando-se progressivamente reconhecível como membro de uma classe, ordem, família e finalmente espécie específicas.

Os amniotas e o ovo amniótico

Os répteis (incluindo as aves) e os mamíferos formam um grupo monofilético de vertebrados denominado **amniotas**, assim chamado porque seus embriões desenvolvem-se dentro de uma bolsa membranosa, o **âmnio**. O âmnio é uma das quatro **membranas extraembrionárias** que compõem um sistema de sustentação sofisticado dentro do **ovo amniótico** (Figura 8.23), que evoluiu quando os primeiros amniotas apareceram ao final da Era Paleozoica.

O **âmnio** é uma bolsa cheia de fluido que envolve o embrião, fornecendo-lhe um ambiente aquoso no qual flutua, protegido de choques mecânicos e de aderências.

A evolução da segunda membrana extraembrionária, o **saco vitelino**, de fato na verdade é anterior ao surgimento dos amniotas por muitos milhões de anos. O saco vitelino com seu vitelo embutido é uma característica geral de todos os embriões de peixe. Após a eclosão, uma larva de peixe em crescimento depende das provisões restantes de vitelo para sustentá-la até que ela possa começar a se alimentar por si mesma (Figura 8.24). O saco vitelino funciona de forma diferente nos animais que dão à luz filhotes. Em muitos vertebrados vivíparos de diversos grupos o saco vitelino torna-se vascular e intimamente associado ao trato reprodutivo da mãe, permitindo a transferência de nutrientes e gases respiratórios entre a mãe e o feto. Desse modo é formada a placenta de saco vitelino. A massa de vitelo é uma estrutura extraembrionária porque não é parte do embrião propriamente dito, e o saco vitelino é uma membrana extraembrionária porque é uma estrutura acessória que se

desenvolve fora do embrião, e é eliminada após o vitelo ser consumido.

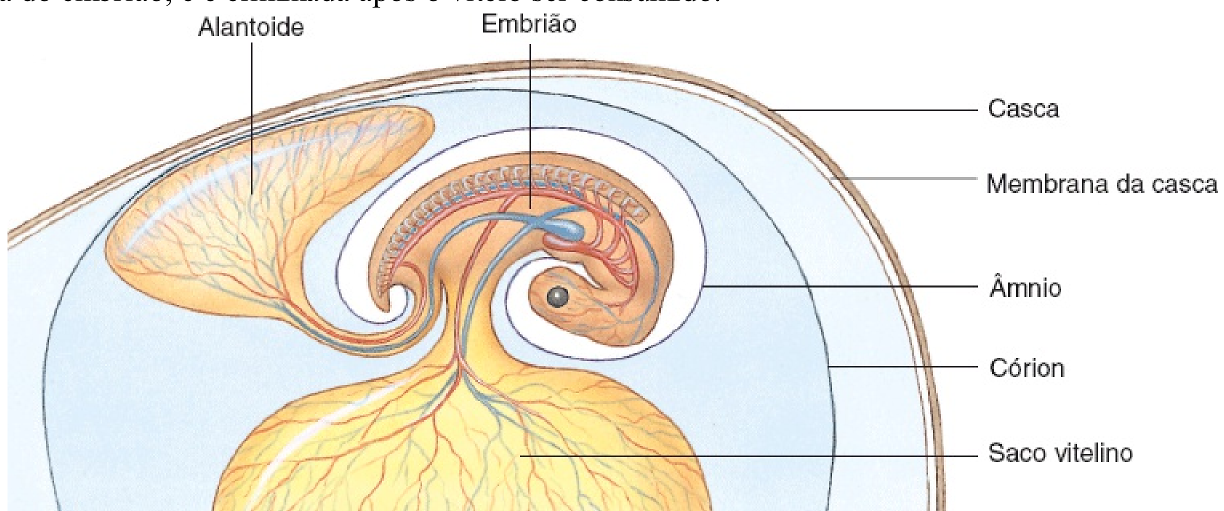


Figura 8.23 Ovo amniótico no estágio inicial de desenvolvimento, mostrando um embrião de galinha e suas membranas extraembrionárias.

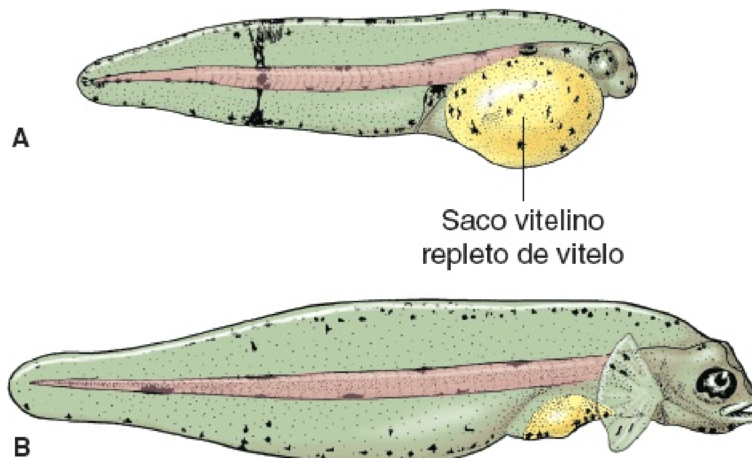


Figura 8.24 Larvas de peixe mostrando o saco vitelino. **A.** A larva de 1 dia de idade de um linguado marinho tem um grande saco vitelino. **B.** Após 10 dias de crescimento, a larva desenvolveu a boca, órgãos sensoriais e um trato digestivo primitivo. Com seu suprimento de vitelo agora exaurido, ela precisa capturar alimento para crescer e sobreviver.

O **alantoide** é uma bolsa que cresce a partir da porção posterior do epigástrio do embrião e serve como um repositório para rejeitos metabólicos durante o desenvolvimento. Ele também funciona como uma superfície respiratória para troca de oxigênio e dióxido de carbono.

O **córion** situa-se logo abaixo da casca do ovo e envolve completamente o resto do sistema embrionário. À medida que o embrião cresce e sua necessidade por oxigênio aumenta, o alantoide e o córion fundem-se para formar a **membrana corioalantoica**. Essa membrana tem uma rica rede vascular conectada à circulação embrionária. Situado logo abaixo da casca porosa, o corioalantoide vascular funciona como "pulmão" provisório, através do qual o oxigênio e o dióxido de carbono são trocados livremente. Assim, o ovo amniótico fornece um sistema completo de suporte da vida para o embrião, envolvido por uma casca externa rígida. O ovo amniótico é uma das mais importantes adaptações que evoluíram nos vertebrados.

A evolução de um ovo amniótico com casca tornou a fertilização interna uma necessidade reprodutiva. O macho deve introduzir os espermatozoides diretamente no trato reprodutivo da fêmea, já que o espermatozoide precisa atingir e fecundar o óvulo antes que a casca do ovo o envolva.

A placenta e o desenvolvimento inicial dos mamíferos

Em vez de se desenvolver dentro de um ovo com casca como a maioria dos outros vertebrados, a maioria dos embriões de mamíferos adotou a estratégia de se desenvolver dentro do corpo da mãe. Já vimos que a gastrulação nos mamíferos assemelha-se muito à dos amniotas que põem ovos. Os primeiros mamíferos botavam ovos, e, até hoje, alguns deles retêm essa característica primitiva; os **monotremados** (ornitorrinco e équidna) põem ovos grandes com muito vitelo, que se assemelham muito aos ovos de aves. Nos **marsupiais** (mamíferos com bolsas, como os gambás e cangurus), os embriões se desenvolvem

durante um tempo dentro do útero da mãe, mas um embrião não se "prende" à parede uterina e, consequentemente, recebe pouco alimento da mãe antes do nascimento. Os jovens marsupiais nascem num estágio inicial de desenvolvimento e continuam a se desenvolver protegidos numa bolsa da parede abdominal da mãe, nutridos com leite (descrevemos a reprodução dos marsupiais no Capítulo 28).

Todos os outros mamíferos, que representam 94% da classe Mammalia, são **mamíferos placentários**. Esses mamíferos desenvolveram uma **placenta**, uma estrutura fetal notável através da qual o embrião é nutrido. A evolução desse órgão fetal exigiu uma reestruturação significativa, não apenas das membranas extraembrionárias que formam a placenta, mas também do oviduto materno, parte do qual teve que se expandir para abrigar os embriões por um longo período, o **útero** (ver Capítulo 7). Apesar dessas modificações, o desenvolvimento das membranas extraembrionárias nos mamíferos placentários é notavelmente semelhante ao dos amniotas que põem ovos (comparar Figuras 8.23 e 8.25). De fato, em alguns vertebrados não mamíferos que dão à luz, as membranas extraembrionárias formam uma placenta. Alguns lagartos e serpentes vivíparos têm ou uma placenta de saco vitelino, ou corioalantoica, ou ambas.

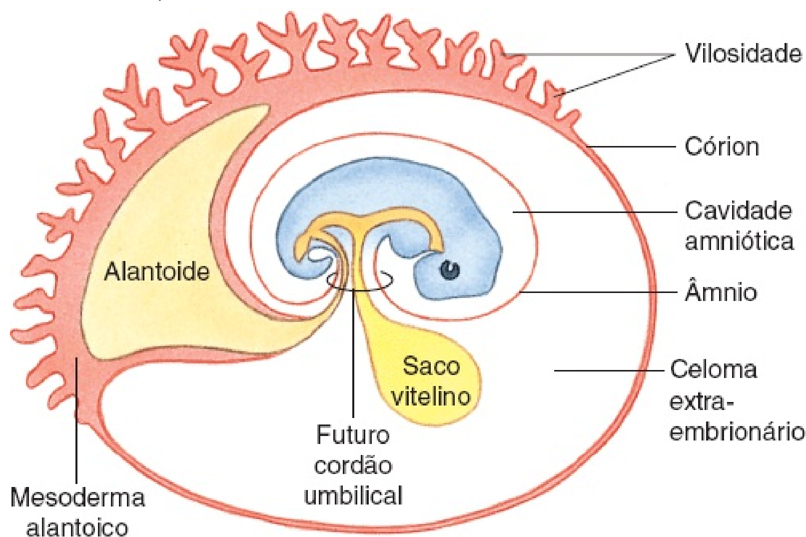


Figura 8.25 Diagrama generalizado das membranas extraembrionárias de um mamífero, mostrando como seu desenvolvimento se assemelha ao da galinha (comparar com a Figura 8.23). A maioria das membranas extraembrionárias dos mamíferos foi redirecionada para novas funções.

Uma das questões mais intrigantes relacionadas com a placenta é esta: por que ela não é rejeitada imunologicamente pela mãe? Tanto a placenta como o embrião são geneticamente estranhos à mãe, pois contêm proteínas (denominadas proteínas de histocompatibilidade principal, Capítulo 36) que diferem daquelas da mãe. Poderíamos esperar que os tecidos uterinos rejeitassem o embrião, assim como a mãe rejeitaria um órgão transplantado de seu próprio filho. A placenta é o único órgão estranho transplantado com sucesso, ou **heterotransplante**, pois desenvolveu maneiras de suprimir a resposta imunológica que, normalmente, seria montada contra o embrião e pelo embrião contra a mãe. Experimentos sugerem que o córion produz proteínas e linfócitos que bloqueiam a resposta imunológica normal por meio da supressão da formação de anticorpos específicos pela mãe.

Os estágios iniciais de clivagem nos mamíferos, mostrados na Figura 8.20E, ocorrem enquanto o **blastocisto** está descendo o oviduto em direção ao útero, impulsionado pela ação ciliar e muscular peristáltica. Quando o blastocisto humano tem cerca de 6 dias de idade, e está composto por aproximadamente 100 células, ele entra em contato com o endométrio uterino (revestimento uterino) (Figura 8.26). Ao estabelecer contato, as células do trofoblasto proliferam rapidamente e produzem enzimas que digerem o epitélio do endométrio uterino. Essas mudanças permitem ao blastocisto implantar-se no endométrio. Em torno do 11º ou 12º dia, o blastocisto está completamente inserido e circundado pelo sangue materno. O trofoblasto torna-se espesso, enviando milhares de pequenas projeções digitiformes, as **vilosidades coriônicas**. Essas projeções penetram como raízes no endométrio uterino, após o embrião implantar-se. No decorrer do desenvolvimento, à medida que aumenta a demanda do embrião por nutrientes e troca de gases, a grande proliferação de vilosidades coriônicas aumenta muito a superfície total da placenta. Apesar de a placenta humana ao final da gestação medir apenas 18 cm de diâmetro, a sua superfície total de absorção é de aproximadamente 13 m^2 – cerca de 50 vezes a área da superfície da pele do

bebê recém-nascido.

Como o embrião de mamífero está protegido e é alimentado através da placenta, em vez de vitelo armazenado, uma questão interessante é o que acontece com as quatro membranas extraembrionárias herdadas dos primeiros amniotas? O âmnio permanece inalterado, uma bolsa de água protetora na qual o embrião flutua. O saco vitelino cheio de fluido também é retido, embora não contenha vitelo. Ele agora adquiriu uma nova função: durante o início do desenvolvimento, é a fonte de células-tronco que originam sangue, células linfoides e gametas. Essas células-tronco migram mais tarde para dentro do embrião em desenvolvimento. Em alguns mamíferos, incluindo gambás e camundongos, implanta-se no útero um saco vitelino muito vascularizado, junto com a placenta típica. As duas membranas extraembrionárias restantes, o alantoide e o córion, são redirecionadas para novas funções. O alantoide não é mais necessário para o armazenamento de resíduos metabólicos. Em vez disso, ele contribui para a formação do **cordão umbilical**, que liga física e funcionalmente o embrião à placenta (ver Capítulo 7, Figuras 7.18). O córion, a membrana mais externa, forma a maior parte da placenta propriamente dita. O restante da placenta é formado pelo endométrio uterino adjacente.

O embrião cresce rapidamente e, nos humanos, todos os principais órgãos do corpo já iniciaram sua formação ao final da quarta semana de desenvolvimento. O embrião mede agora cerca de 5 mm de comprimento, e pesa aproximadamente 0,02 g. Durante as 2 primeiras semanas de desenvolvimento (**período germinativo**), o embrião é muito resistente às influências externas. Todavia, durante as 8 semanas seguintes, quando todos os órgãos principais estão sendo formados e a forma do corpo está sendo determinada (**período embrionário**), o embrião está mais sensível a distúrbios que possam causar malformações (como exposição a álcool ou drogas ingeridas pela mãe) que em qualquer outro período do seu desenvolvimento. O embrião torna-se um **feto** aproximadamente 2 meses após a fertilização. O **período fetal** é, principalmente, uma fase de crescimento, embora alguns sistemas orgânicos (especialmente os sistemas nervoso e endócrino) continuem a se desenvolver. O feto cresce de aproximadamente 28 mm e 2,7 g, aos 60 dias, até cerca de 350 mm e 3.000 g, no momento do parto (9 meses).

O DESENVOLVIMENTO DE SISTEMAS E ÓRGÃOS

Durante a gastrulação dos vertebrados, os três folhetos germinativos são formados. Estes se diferenciam, como vimos, primeiramente em massas celulares primordiais e, depois, em órgãos e tecidos específicos. Durante esse processo, as células tornam-se crescentemente comprometidas com direções específicas de diferenciação. Os derivados dos três folhetos germinativos estão diagramados na Figura 8.27.

> A associação das camadas embrionárias iniciais a "folhetos germinativos" específicos (não confundir com "células germinativas", que são o óvulo e o espermatozoide) existe por conveniência dos embriologistas, e não diz respeito ao embrião. Embora normalmente os três folhetos germinativos se diferenciem para formar os tecidos e os órgãos aqui descritos, não é o folheto germinativo por si que determina a diferenciação, mas sim a posição precisa da célula embrionária em relação às outras células.

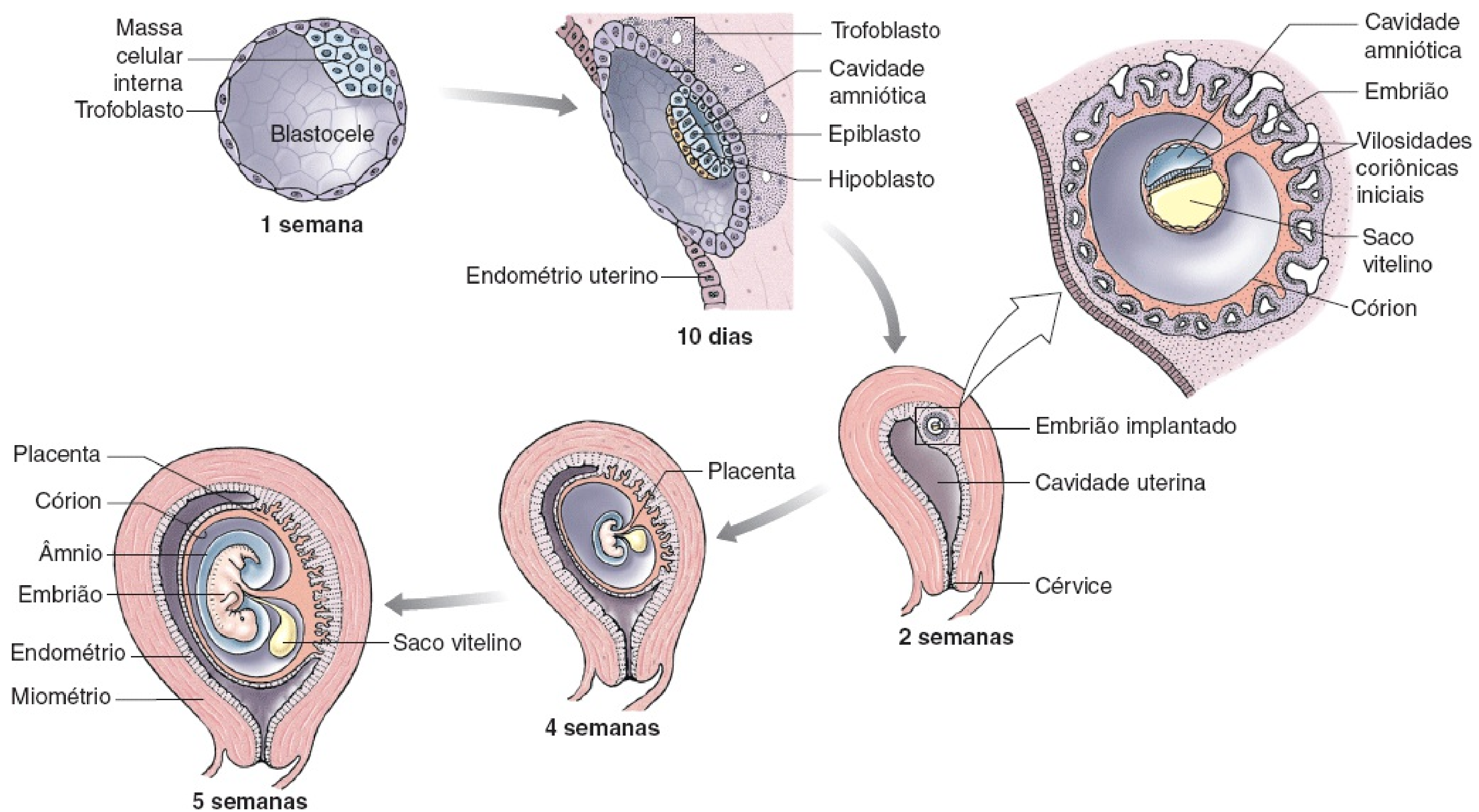


Figura 8.26 Início do desenvolvimento do embrião humano e suas quatro membranas extraembrionárias: âmnio, saco vitelino sem vitelo, alantoide e córion.

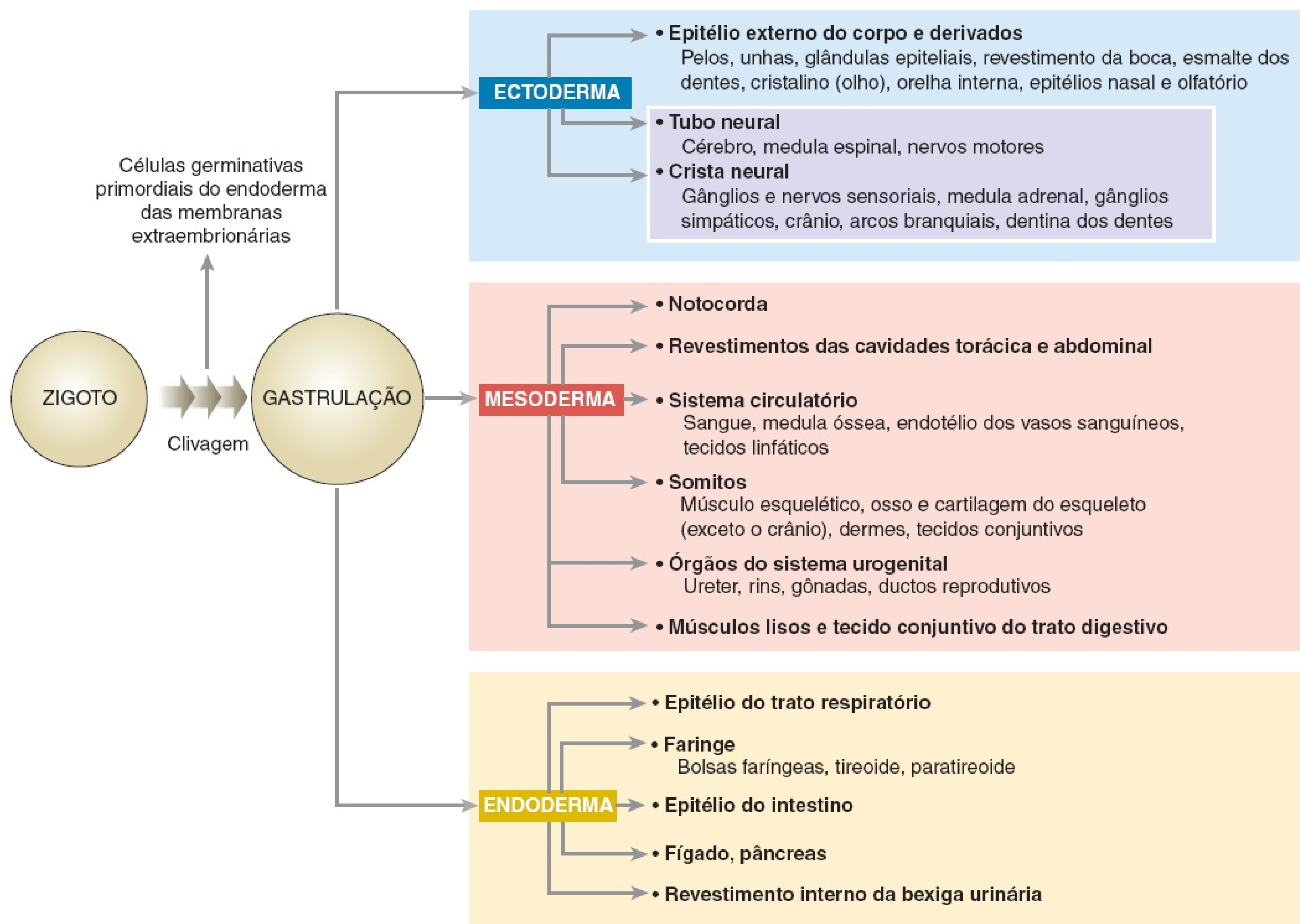


Figura 8.27 Derivados dos folhetos germinativos primários em mamíferos.

Os derivados do ectoderma | O sistema nervoso e o crescimento neural

O cérebro, a medula espinal e praticamente todas as estruturas epiteliais externas do corpo se desenvolvem do ectoderma primitivo. Eles estão entre os primeiros órgãos a surgir. Logo acima da notocorda, o ectoderma se espessa para formar uma **placa neural**. As bordas dessa placa elevam-se, dobram e juntam-se no topo para criar um **tubo neural** longo e oco. O tubo neural dá origem à maior parte do sistema nervoso: ele alarga-se anteriormente e se diferencia em cérebro e nervos cranianos; posteriormente, ele forma a medula espinal e os nervos motores medulares. Grande parte do restante do sistema nervoso periférico é derivado das **células da crista neural**, que se solta do tubo neural antes de ele fechar (Figura 8.28). Alguns dos muitos diversos tipos e estruturas de células que se originam com a crista neural estão relacionados nas Figuras 8.27 e 8.28. O tecido da crista neural é único dos vertebrados e foi provavelmente de importância primordial na evolução da cabeça e das mandíbulas dos vertebrados.

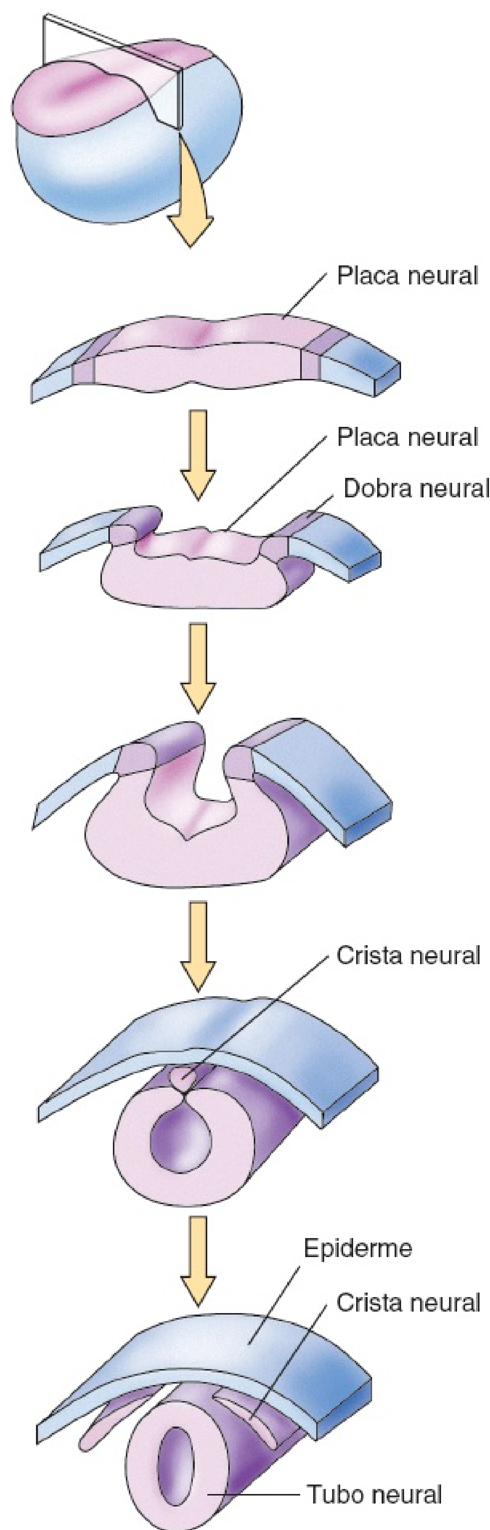


Figura 8.28 Desenvolvimento do tubo neural e das células da crista neural a partir do ectoderma da placa neural.

Como se formam os bilhões de axônios nervosos no corpo? O que dirige seu crescimento? Os biólogos sempre estiveram intrigados com essas questões, que parecem não ter soluções fáceis. Como um único axônio nervoso pode ter mais de 1 m de comprimento (p. ex., os nervos motores nos humanos vão da medula espinal até os dedos dos pés com cerca de 1 m de comprimento), parecia impossível que uma única célula pudesse ir tão longe. A resposta teve que aguardar o desenvolvimento de uma das mais poderosas ferramentas disponíveis para os biólogos: a técnica da cultura de células.

Em 1907, o embriologista Ross G. Harrison descobriu que poderia cultivar neuroblastos vivos (células nervosas embrionárias) por semanas, fora do corpo, colocando-as em uma gota de linfa de rã suspensa na parte inferior de uma lamínula. Observando o crescimento dos nervos durante dias, ele percebeu que cada axônio era resultado do crescimento de uma única célula. À medida que o axônio se estendia para fora, os materiais para seu crescimento fluíam do centro do axônio até a extremidade em crescimento (cone de crescimento), onde eram incorporados no novo protoplasma (Figura 8.29).

A segunda questão – o que dirige o crescimento nervoso – levou mais tempo para se desvelar. A hipótese principal na

década de 1940 propunha o crescimento nervoso como um processo aleatório e difuso: o sistema nervoso desenvolveu-se como uma rede equipotencial, ou tábula rasa, modelada pelo uso em um sistema funcional. Agora sabemos que as fibras nervosas encontram seu caminho para muitos destinos seletivamente seguindo estímulos externos. As pesquisas com sistemas nervosos de invertebrados indicaram que cada um dos bilhões de axônios celulares nervosos adquire uma identidade distinta que de alguma forma os direciona por um caminho específico até o seu destino. Harrison observou que um axônio neural em crescimento terminava em um cone de crescimento, do qual se estendiam numerosos pseudópodes filamentosos pequeninos (filopódios) (Figura 8.29). Santiago Ramón y Cajal deduziu a natureza dinâmica desse cone de crescimento em 1890, embora tenha estudado apenas tecidos fixados, não células vivas. A pesquisa tem demonstrado que o cone de crescimento é guiado por um conjunto de moléculas-guia secretadas ao longo do caminho e também pelo alvo do axônio. Esse sistema de guia químico, que exige padrões específicos de expressão gênica, é apenas um exemplo da surpreendente flexibilidade que caracteriza todo o processo de diferenciação.

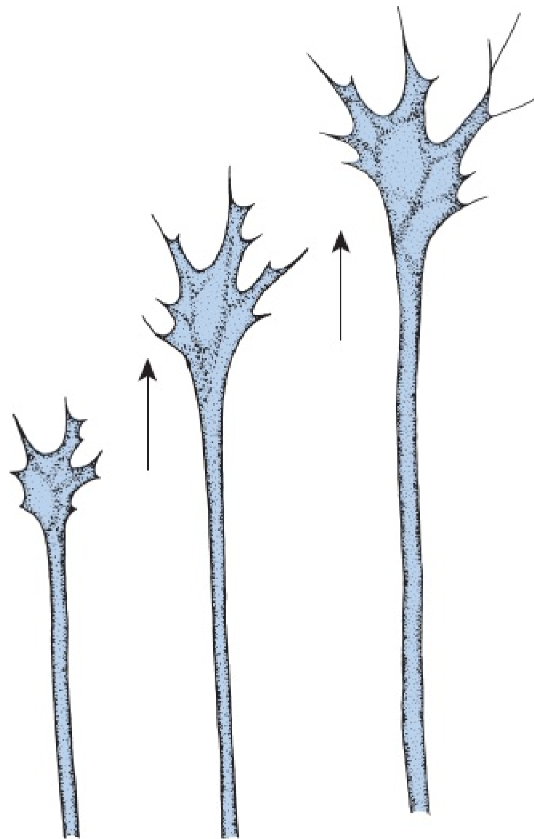


Figura 8.29 Cone de crescimento na extremidade em desenvolvimento de um axônio neural. Os materiais para o crescimento fluem do axônio até o cone de crescimento, do qual numerosos filopódios filamentosos se estendem. Eles servem como um sistema-guia líder para o desenvolvimento do axônio. A direção do crescimento é mostrada pelas setas.

A técnica de cultura de tecidos desenvolvida por Ross G. Harrisson é agora utilizada extensivamente pelos cientistas em todos os campos da pesquisa biomédica ativa, e não apenas por biólogos do desenvolvimento. O grande impacto da técnica foi percebido apenas nos últimos anos. Harrison foi duas vezes indicado para o Prêmio Nobel (1917 e 1933), mas nunca recebeu o prêmio porque, ironicamente, o método de cultura de tecidos era considerado "de uso bastante limitado".

Os derivados do endoderma | O tubo digestivo e a sobrevivência dos arcos branquiais

Nos embriões da rã, o intestino primitivo aparece durante a gastrulação com a formação do arquêntero. Dessa simples cavidade endodérmica, desenvolve-se o revestimento do trato digestivo, o revestimento da faringe e dos pulmões, a maior parte do fígado e do pâncreas, as glândulas da tireoide e paratireoide, e o timo (Figura 8.27).

Em outros vertebrados, o **canal alimentar** se desenvolve do intestino primitivo e desdobra-se do saco vitelino por crescimento e dobramento da parede corporal (Figura 8.30). As extremidades do tubo abrem-se para o exterior e são revestidas com ectoderma, enquanto o resto do tubo é revestido com endoderma. Os **pulmões**, **fígado** e **pâncreas** surgem do intestino anterior.

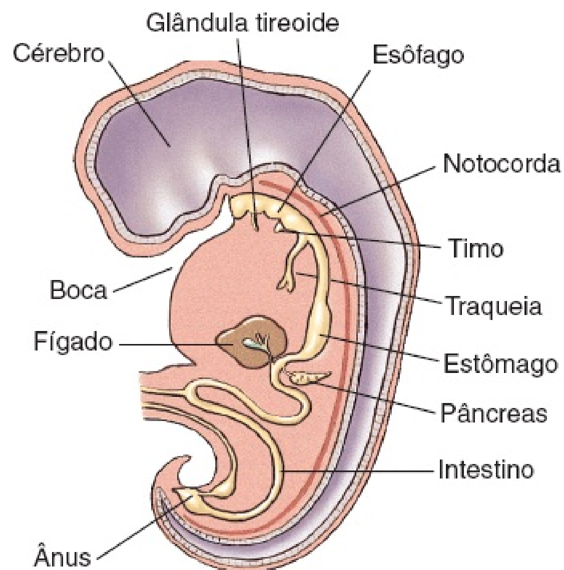


Figura 8.30 Derivados do canal alimentar de um embrião humano.

Entre os mais intrigantes derivados do trato digestivo estão as bolsas faríngeas, que surgem nos primeiros estágios embrionários de todos os vertebrados (Figura 8.22). Durante o desenvolvimento, as bolsas faríngeas revestidas de endoderma interagem com o ectoderma circundante para formar arcos branquiais. Nos peixes, os arcos branquiais se desenvolvem em guelras e estruturas de sustentação e servem como órgãos respiratórios. Quando os primeiros vertebrados se mudaram para a terra, as guelras eram inadequadas para a respiração aérea, e a função respiratória foi executada por pulmões que tiveram evolução independente.

Por que então os arcos branquiais persistem nos embriões dos vertebrados terrestres? Embora eles não sirvam à função respiratória nos embriões e nem nos adultos de vertebrados terrestres, são necessários como pontos de partida para diversas outras estruturas. Por exemplo, o primeiro arco e sua bolsa revestida endodermicamente (o espaço entre arcos adjacentes) formam os maxilares superior e inferior e a orelha interna dos vertebrados. A segunda, terceira e quarta bolsas branquiais contribuem para as amígdalas, glândulas paratireoides e timo. Podemos compreender então por que os arcos branquiais e outras estruturas semelhantes às dos peixes aparecem no início do desenvolvimento dos embriões dos mamíferos. Sua função original foi abandonada, mas as estruturas foram mantidas para novos usos. O grande conservadorismo do desenvolvimento embrionário inicial tem convenientemente nos provido com uma visão de longo alcance sobre as origens das novas adaptações.

Os derivados do mesoderma | A sustentação, o movimento e o coração que bate

O mesoderma forma a maior parte dos tecidos esquelético e muscular, o sistema circulatório e órgãos urinários e reprodutores (ver Figura 8.27). Como os vertebrados aumentaram em tamanho e complexidade, as estruturas derivadas do mesoderma de suporte, movimento e transportetornaram-se uma proporção ainda maior do corpo.

A maioria dos **músculos** origina-se do mesoderma, ao longo de cada lado do tubo neural (Figura 8.31). O mesoderma divide-se em uma série linear de somitos em forma de blocos (38 nos humanos), que por divisão, fusão e migração torna-se o esqueleto axial, a derme da pele dorsal e os músculos das costas, da parede corporal e membros.

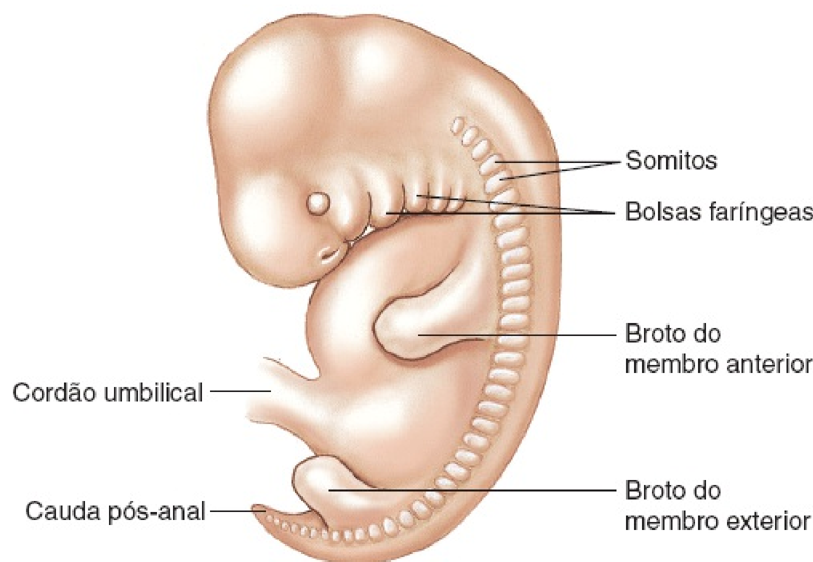


Figura 8.31 Embrião humano mostrando os somitos, que se diferenciam em músculos esqueléticos e esqueleto axial.

O mesoderma dá origem ao primeiro órgão funcional: o coração embrionário. Guiado pelo endoderma subjacente, dois grupos de células mesodérmicas pré-cardíacas movem-se de forma ameboide para posições de cada lado do intestino em desenvolvimento. Esses grupos de células se diferenciam em um par de tubos de parede dupla, que posteriormente se fundem para formar um único tubo delgado (Figura 8.21, anteriormente).

À medida que as células se agrupam, as primeiras contrações são evidentes. Em um embrião de galinha, um animal favorito para estudos de embriologia experimental, o coração primitivo começa a bater no segundo dia do período de incubação de 21 dias; ele começa a pulsar antes que se tenha formado qualquer vaso sanguíneo verdadeiro, e antes que haja sangue para bombear. À medida que o ventrículo primordial se desenvolve, as contrações celulares espontâneas tornam-se coordenadas em um batimento frágil, mas rítmico. Então, desenvolvem-se novas câmaras cardíacas, cada uma com pulsações mais rápidas que a predecessora.

Finalmente, uma região especializada do músculo cardíaco, denominada **nó sinoatrial (SA),** desenvolve-se e assume o comando de todo o batimento cardíaco (o papel do nó SA na excitação do coração está descrito no Capítulo 31). O nó SA torna-se o **marca-passo** primário do coração. Quando o coração atinge um batimento forte e eficiente, abrem-se canais vasculares dentro do embrião e através do vitelo. Dentro dos vasos, suspensas no plasma, encontram-se as primeiras células sanguíneas primitivas.

O desenvolvimento inicial do coração e da circulação é crucial para a continuidade do desenvolvimento embrionário, pois sem a circulação o embrião não poderia obter substâncias para o seu crescimento. O alimento é absorvido do vitelo e transportado para o corpo do embrião, o oxigênio é levado a todos os tecidos e o dióxido de carbono e outros resíduos são eliminados. Um embrião é totalmente dependente desse sistema de manutenção extraembrionário, e a circulação é o elo vital entre eles.

Resumo

A biologia do desenvolvimento inclui o surgimento da ordem e da complexidade durante o desenvolvimento de um novo indivíduo, a partir de um ovo fertilizado, e o controle desse processo. O conceito inicial de pré-formação do desenvolvimento foi substituído, durante o século 18, pela teoria da epigênese; esta sustenta que o desenvolvimento consiste no aparecimento progressivo de novas estruturas, que surgem como produtos do desenvolvimento precedente. A fertilização de um óvulo por um espermatozoide restaura um número diploide de cromossomos, e ativa o desenvolvimento do ovo. Tanto espermatozoide quanto óvulo evoluíram mecanismos para favorecer uma fertilização eficiente. O espermatozoide é um núcleo haploide altamente condensado provido de um flagelo locomotor. Muitos óvulos liberam substâncias químicas que atraem espermatozoides, e muitos apresentam receptores na superfície que reconhecem e ligam-se apenas a espermatozoides de sua própria espécie, e todos desenvolveram mecanismos para impedir a polispermia. Em muitos casos, o espermatozoide penetra no oócito antes que ele complete a meiose.

Durante a clivagem, o embrião divide-se rapidamente, em geral de forma sincrônica, produzindo uma blástula multicelular. A clivagem é fortemente influenciada pela quantidade e distribuição de vitelo no zigoto. Os ovos com pouco vitelo, como os de muitos invertebrados marinhos, dividem-se completamente (holoblásticos) e, em geral, apresentam desenvolvimento indireto, com um estágio larval interposto entre embrião e adulto. Os ovos com vitelo abundante, como aqueles das aves, outros répteis e muitos artrópodes, dividem-se apenas parcialmente (meroblásticos), e aves e outros répteis não apresentam estágio larval.

Na gastrulação, as células da superfície do embrião movem-se para dentro, formando os folhetos germinativos (endoderma, ectoderma, mesoderma) e o plano corpóreo do embrião. Como na clivagem, a gastrulação é muito influenciada pela quantidade de vitelo.

A despeito dos diferentes destinos das células embrionárias durante o desenvolvimento, cada célula contém um genoma completo e, assim, a mesma informação nuclear. O início do desenvolvimento, por meio da clivagem, é governado pelos determinantes citoplasmáticos derivados do genoma materno e situados no córtex do ovo. Com a aproximação da gastrulação, o controle gradualmente passa da mãe para o embrião, quando os genes nucleares do próprio embrião iniciam a transcrição do mRNA.

A diferenciação harmoniosa dos tecidos prossegue em três estágios gerais: padrão de formação, determinação da posição no corpo e a indução adequada dos membros e órgãos para cada posição. Cada estágio é guiado por morfógenos. Padrão de formação refere-se à determinação dos eixos do corpo: anteroposterior, dorsoventral e direito-esquerdo. Nos anfíbios, o eixo anteroposterior é estabelecido por morfógenos, como chordin do organizador de Spemann, no crescente cinzento do zigoto. Na *Drosophila*, o eixo anteroposterior é determinado por morfógenos, como bicoid e nanos, que são transcritos a partir do mRNA materno depositado na parte anterior do zigoto. Os gradientes de morfógenos também especificam outros eixos, como o eixo dorsoventral. Nas moscas e outros animais segmentados, tais morfógenos ativam genes que dividem o corpo em cabeça, tórax e abdome, e em segmentos corretamente orientados. As estruturas apropriadas para cada segmento são então induzidas por genes homeóticos, que incluem sequência de bases específicas do DNA, denominada homeobox. Mutações em genes homeóticos podem resultar no desenvolvimento de estruturas inadequadas no segmento: patas na cabeça, por exemplo.

Com base em várias características do desenvolvimento, os animais metazoários bilaterais estão divididos em dois grandes grupos. Os protostômios têm especificação citoplasmática, resultando na clivagem espiral em mosaico para os protostômios lofotrocozoários e clivagem superficial associada a especificação sincicial para muitos protostômios ecdisozoários. A boca forma-se no blastóporo embrionário, ou próximo dele. Os deuterostômios usam especificação condicional, que resulta na clivagem reguladora; a boca forma-se secundariamente, e não a partir do blastóporo.

O eixo anteroposterior de um embrião é determinado por genes homeóticos e outros que contêm homeobox, agrupados em um ou mais conjuntos de cromossomos particulares. Esses genes, denominados genes *Hox*, ocorrem não apenas em *Drosophila* e anfíbios, mas aparentemente em todos os animais. Cada gene *Hox* é ativo em uma região particular do corpo, dependendo de sua posição dentro do agrupamento. Os eixos dorsoventral e direito-esquerdo são determinados de modo similar por morfógenos que são produzidos apenas em regiões apropriadas do embrião. Similarmente, os morfógenos guiam o desenvolvimento dos membros ao longo de três eixos do corpo. Os morfógenos que foram encontrados são notavelmente semelhantes em animais tão distintos como *Drosophila* e anfíbios. Essa compreensão deu origem ao campo da biologia evolutiva do desenvolvimento, que é baseada na ideia de que a evolução de uma enorme variedade de animais é o resultado da alteração na posição e na regulação de velocidade de, relativamente, poucos genes que controlam o desenvolvimento.

Após a gástrula, o estágio do desenvolvimento de vertebrados representa uma conservação notável da morfologia, quando vertebrados com maxilas, de peixes até humanos, exibem características comuns a todos. Enquanto prossegue o desenvolvimento, são formadas as características específicas da espécie.

Amniotas são vertebrados terrestres que desenvolveram membranas extraembrionárias durante sua vida embrionária. As quatro membranas são âmnio, alantoide, córion e saco vitelino, cada uma servindo para uma função específica de sustentação da vida do embrião, que se desenvolve independentemente dentro de um ovo (como em aves e na maioria dos répteis) ou do útero materno (mamíferos).

Os embriões de mamíferos são nutridos através da placenta, uma estrutura fetomaternal complexa que se desenvolve na

parede uterina. Durante a gravidez, a placenta torna-se um órgão nutritivo, endócrino e regulador independente para o embrião.

Os folhetos germinativos formados durante a gastrulação diferenciam-se em tecidos e órgãos. O ectoderma origina a pele e o sistema nervoso; o endoderma origina o canal alimentar, faringe, pulmões e certas glândulas; e o mesoderma forma os sistemas muscular, esquelético, circulatório, reprodutor e excretor.

Questões de revisão

1. O que significa epigênese? Como o conceito de epigênese de Kaspar Friedrich Wolff difere das noções iniciais de pré-formação?
2. Como o óvulo (oócito) prepara-se durante a oogênese para a fertilização? Por que essa preparação é essencial para o desenvolvimento?
3. Descreva os eventos que se seguem ao contato de um espermatozoide com um óvulo. O que é polispermia e como ela é evitada?
4. O que significa o termo “ativação” em embriologia?
5. Como a quantidade de vitelo afeta a clivagem? Compare a clivagem de uma estrela-do-mar com a de uma ave.
6. Qual é a diferença entre clivagem radial e espiral?
7. Que outras características do desenvolvimento são associadas, frequentemente, com clivagem espiral ou radial?
8. O que é desenvolvimento indireto?
9. Utilizando embriões de estrela-do-mar, como exemplo, descreva a gastrulação. Explique como a massa inerte de vitelo afeta a gastrulação nos embriões de sapo e de ave.
10. Qual é a diferença entre a origem esquizocélica e a enterocélica de um celoma?
11. Descreva duas abordagens experimentais distintas que fornecem evidência para a equivalência nuclear em embriões animais.
12. O que significa “indução” em embriologia? Descreva o famoso experimento do organizador de Spemann e Mangold e explique seu significado.
13. O que são genes homeóticos e o que é o “homeobox” contido em tais genes? Qual é a função do homeobox? O que são genes *Hox*? Qual é o significado de sua ocorrência aparentemente universal nos animais?
14. Qual é a evidência embriológica de que os vertebrados formam um grupo monofilético?
15. Quais são as quatro membranas extraembrionárias dos ovos amnióticos de uma ave ou outro réptil, e qual é a função de cada membrana?
16. Qual é o destino das quatro membranas extraembrionárias nos embriões de mamíferos placentários?
17. Explique de que maneira o “cone de crescimento”, observado por Ross Harrison nas extremidades das fibras nervosas em crescimento, influencia a direção do crescimento do neurônio.
18. Cite dois sistemas de órgãos derivados de cada um dos três folhetos germinativos.
19. Quais as características do desenvolvimento usadas para diagnosticar grupos protostômios e deuterostômios (clados)?

    Para aprofundar seu raciocínio. A TNCS torna possível a clonagem terapêutica. Quais são os benefícios dessa técnica para a ciência médica?

Referências selecionadas

Carroll, S. B. 2008. Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. Cell **134:**25-36. *São explicados oito princípios da evolução morfológica.*

Carroll, S. B., J. K. Grenier, and S. D. Weatherbee. 2005. From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design, ed. 2. Malden, Massachusetts, Blackwell Publishing. *Os planos corpóreos dos animais desenvolvem-se por meio de uma hierarquia de interações do gene. Conforme essas interações são compreendidas, os biólogos buscam semelhanças no “kit de ferramentas” genético em uma ampla variedade de táxons.*

Carroll, S. B., B. Prud’homme, and N. Gompel. 2008. Regulating evolution. Sci. Am. 298:60-67. May. *Uma explicação geral de como a regulação do gene gera uma variedade de formas do corpo animal.*

Cibelli, J. B., R. P. Lanza, and M. D. West. 2002. The first human cloned embryo. Sci. Am. **286:**44-51 (Jan.). *Descreve a*

primeira clonagem de embriões humanos – mas somente para o estágio de 6 células. Muitos cientistas permanecem céticos.

Degnan, B. M., S. P. Leys, and C. Larroux. 2005. Sponge development and antiquity of animal pattern formation. Integr. Comp. Biol. **45:**335-341. *Depois da formação da blástula em um embrião demoesponja, a migração das células produz uma gástrula de duas camadas que desenvolve uma terceira camada antes de se tornar uma larva livre-nadante. Se esse padrão é comum, ele sugere que ambos os estágios de blástula e gástrula estavam presentes nos metazoários ancestrais.*

Gilbert, S. F. 2006. Developmental biology, ed. 8. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um texto excelente que combina aspectos descritivos e mecânicos; boa seleção de exemplos de muitos grupos de animais.*

Goodman, C. S., and M. J. Bastiani. 1984. How embryonic nerve cells recognize one another. Sci. Am. **251:**58-66 (Dec.). *A pesquisa com larvas de insetos mostra que neurônios em desenvolvimento seguem os caminhos que têm etiquetas moleculares específicas.*

Leys, S. P., and D. Eerkes-Medrano. 2005. Gastrulation in calcareous sponges: in search of Haeckel's gastraea. Integr. Comp. Biol. **45:**342-351. *O ingresso de células durante a embriogênese produz duas camadas germinativas (interpretada como gastrulação) no Sycon, uma esponja de calcário. O padrão ancestral da gastrulação pode ocorrer por meio do ingresso, em vez de por meio de invaginação, que ocorre muito depois, durante a metamorfose larval.*

Nüsslein-Volhard, C. 1996. Gradients that organize embryo development. Sci. Am. **275:**54-61 (Aug.). *Um relato do autor cuja pesquisa foi vencedora do Prêmio Nobel.*

Rosenberg, K. R., and W. R. Trevathan. 2001. The evolution of human birth. Sci. Am. **285:**72-77 (Nov.). *Avalia os motivos pelos quais os seres humanos são os únicos primatas que buscam ajuda durante o parto.*

PARTE 3

CAPÍTULO 9

Padrão da Arquitetura de um Animal



Pólipos de cnidários têm simetria radial e um grau de organização célula-tecido (*Dendronephthya* sp.).

Novos projetos para a vida

Os zoólogos reconhecem atualmente 34 filos de animais multicelulares, cada filo caracterizado por um plano corpóreo distinto e propriedades biológicas que o diferenciam de todos os outros filos. Todos esses são sobreviventes de talvez 100 filos que surgiram há 600 milhões de anos durante a explosão do Cambriano, o evento evolutivo mais importante da história geológica da vida. Virtualmente todos os principais planos corpóreos que vemos hoje, junto com muitos planos novos que conhecemos apenas do registro fóssil, evoluíram num espaço de uns poucos milhões de anos. Vivendo em um mundo com espécies esparsas e livres de competição, essas novas formas de vida diversificaram-se, produzindo novos temas na arquitetura animal. As explosões de diversificação posteriores, que se seguiram a grandes eventos de extinção, produziram principalmente variações sobre os temas estabelecidos.

Temas estabelecidos, na forma de planos corpóreos distintos, são passados de uma população ancestral aos seus descendentes; moluscos são, em geral, dotados de uma concha rígida, enquanto os membros anteriores das aves formam asas. Esses atributos ancestrais limitam o escopo morfológico dos descendentes a despeito de seu estilo de vida. Embora os corpos dos pinguins estejam modificados para uma vida aquática, suas asas e penas são claramente vestígios de um aparato ancestral de voo. A despeito da evolução estrutural e funcional, as formas novas são frequentemente limitadas pela arquitetura de seus

ancestrais.

O satírico inglês Samuel Butler proclamou que o corpo humano seria meramente "um par de pinças colocadas sobre um fole e uma panela de cozer e a coisa toda fixada sobre pernas de pau". Aqueles menos cínicos que Butler consideram o corpo um triunfo de uma arquitetura viva intrincada. Menos óbvio, talvez, é que a arquitetura dos humanos e da maioria dos outros animais se conforma com um mesmo plano bem definido. A uniformidade básica da organização biológica deriva de uma ancestralidade comum dos animais e de sua construção celular. A despeito das vastas diferenças da complexidade estrutural dos organismos, variando desde formas unicelulares até os humanos, todos compartilham um projeto material intrínseco e um plano funcional fundamental. Nessa introdução aos capítulos sobre a diversidade (Capítulos 11 a 28), consideramos os planos corpóreos mais básicos que subjazem à aparente diversidade das formas animais e examinamos alguns dos temas arquitetônicos comuns que todos os animais compartilham.

A ORGANIZAÇÃO HIERÁRQUICA DA COMPLEXIDADE ANIMAL

Entre os diferentes grupos unicelulares e metazoários, reconhecemos cinco graus principais de organização (Quadro 9.1). Cada grau é mais complexo que o precedente e se alça sobre ele em um modo hierárquico.

Os grupos unicelulares são os organismos eucarióticos mais simples e representam o grau *protoplasmático* de organização. São, no entanto, organismos completos, que realizam todas as funções vitais observadas nos animais mais complexos. Eles demonstram uma organização e divisão de trabalho notáveis dentro de seu confinamento celular, apresentando estruturas esqueléticas, aparelhos locomotores, fibrilas e estruturas sensoriais simples distintas. A diversidade observada entre os organismos unicelulares é atingida por meio da variação dos padrões arquitetônicos das estruturas subcelulares, das organelas e da célula como um todo (Capítulo 11).

Os animais multicelulares evoluíram uma complexidade estrutural maior combinando células em unidades maiores. Uma célula animal é uma parte especializada do organismo todo e, diferentemente de um organismo unicelular, não é capaz de uma existência independente. As células de organismos multicelulares são especializadas para realizar as várias tarefas feitas pelos elementos subcelulares em formas unicelulares. Os metazoários mais simples mostram um grau *celular* de organização, no qual as células demonstram divisão de trabalho, mas não estão fortemente associadas para execução de uma função coletiva específica (Quadro 9.1).

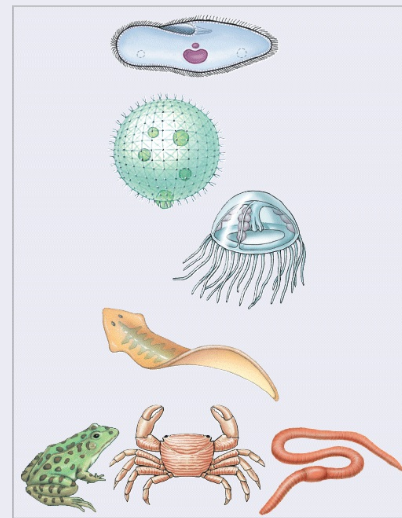
No grau *celular-tecidual* mais complexo de organização, as células estão agrupadas e realizam suas funções comuns como uma unidade altamente coordenada, denominada **tecido** (ver adiante). Os animais nesse grau celular-tecidual de organização ou acima são denominados **eumetazoários**. Em animais de grau de organização *tecidual-organogênico*, os tecidos estão associados em unidades funcionais maiores chamadas **órgãos**. Geralmente, um tipo de tecido executa a função principal de um órgão, como o tecido muscular o faz no coração; outros tecidos – epiteliais, conjuntivos e nervosos – têm papel auxiliar. As células funcionais principais de um órgão são denominadas **parênquima** (Gr. *para*, ao lado de, + *enchyma*, infusão). Os tecidos auxiliares compõem o **estroma** (Gr. forro) do órgão. Por exemplo, no pâncreas dos vertebrados (ver Capítulo 32), as células secretoras compõem o parênquima; cápsula e tecidos conjuntivos representam o estroma.

Quadro 9.1 **Graus de organização na complexidade dos organismos.**

1. *Grau protoplasmático de organização* – caracteriza organismos unicelulares. Todas as funções vitais estão confinadas aos limites de uma única célula, a unidade fundamental da vida. Dentro da célula, o protoplasma é diferenciado em organelas capazes de executar funções especializadas.

2. *Grau celular de organização* – agregado de células que são diferenciadas funcionalmente. A divisão de trabalho é evidente, de tal modo que algumas células estão envolvidas com, por exemplo, reprodução, e outras com nutrição. Alguns flagelados, tais como *Volvox*, que têm células somáticas e reprodutivas distintas, estão classificados no nível celular de organização. Muitos autores também consideram as esponjas nesse nível.
3. *Grau celular-tecidual de organização* – agregado de células semelhantes organizadas em padrões definidos ou

camadas para executar uma função comum, formando um **tecido**. Esponjas são consideradas por alguns autores como pertencentes a esse grau, embora as águas-vivas e seus parentes (cnidários) demonstrem mais claramente o plano tecidual. Ambos os grupos estão ainda essencialmente no grau celular de organização, porque a maioria das células está disjunta e não organizada em tecidos. Um excelente exemplo de tecido em cnidários é sua rede nervosa, na qual as células nervosas e seus processos formam uma estrutura definida de tecido, com função de coordenação.



4. *Grau tecidual-organogênico de organização* – a agregação de tecidos em órgãos é o passo seguinte na complexidade. Os órgãos são geralmente compostos por mais de um tipo de tecido e têm função mais especializada que tecidos. Esse é o nível de organização dos turbelários (Platelmintos), nos quais ocorrem órgãos bem definidos, tais como ocelos, probóscides e órgãos reprodutivos. Nos turbelários, os órgãos reprodutivos transcendem o grau tecidual-organogênico, estando organizados em um sistema reprodutivo.
5. *Grau organogênico-sistêmico de organização* – órgãos trabalham conjuntamente para a execução de uma função, produzindo o nível de organização mais elevado – os sistemas de órgãos. Os sistemas estão associados às funções corpóreas básicas, tais como circulação, respiração e digestão. Os animais mais simples que apresentam esse tipo de organização são os vermes nemertinos, que têm um sistema digestivo completo distinto do sistema circulatório. A maioria dos filos animais apresenta esse tipo de organização.

A maioria dos animais tem um nível adicional de complexidade, no qual órgãos diferentes operam conjuntamente como **sistemas de órgãos**. Onze diferentes tipos de sistemas de órgãos são descritos nos metazoários: esquelético, muscular, tegumentar, digestivo, respiratório, circulatório, excretor, nervoso, endócrino, imune e reprodutivo. A grande diversidade evolutiva desses sistemas de órgãos está coberta nos Capítulos de 14 a 28, e suas estruturas relacionadas com as suas respectivas funções nos Capítulos de 29 a 35.

PLANOS CORPÓREOS ANIMAIS

Como descrito no prólogo deste capítulo, o plano corpóreo ancestral restringe a forma de seus descendentes. Os planos corpóreos dos animais diferem no grau de organização, na simetria do corpo, no número de folhetos germinativos embrionários e no número de cavidades do corpo. Geralmente, a simetria do corpo pode ser determinada a partir do aspecto externo de um animal, mas determinar outras características do plano corpóreo requer, tipicamente, dissecção, e às vezes microscopia.

Simetria animal

A simetria refere-se às proporções equilibradas ou correspondência em tamanho e forma das partes de lados opostos de um plano mediano.

A **simetria esférica** significa que qualquer plano que passa através do centro do organismo divide seu corpo em metades equivalentes ou especulares (Figura 9.1, *acima à esquerda*). Esse tipo de simetria ocorre entre algumas formas unicelulares e é raro entre os animais. As formas esféricas são mais adequadas para flutuar e rolar.

A **simetria radial** (Figura 9.1, *acima à direita*) aplica-se às formas que podem ser divididas em metades semelhantes por mais de dois planos que passam através do eixo longitudinal do organismo. Esses organismos são formas tubulares, vasiformes ou em tigela, formas encontradas em algumas esponjas e em hidras, águas-vivas, ouriços-do-mar e grupos relacionados, nos quais, em uma extremidade do eixo longitudinal, geralmente está a boca (a superfície **oral**). Nas formas sésseis, como as hidras e as anêmonas-do-mar, o disco basal de fixação é a superfície **aboral**. Uma forma variante da simetria radial é a **simetria birradial**, na qual, por causa de alguma parte que é única ou emparelhada em vez de radial, somente dois planos que passam através do eixo longitudinal produzem metades especulares. Os ctenóforos (filo Ctenophora, Capítulo 13), que são globulares mas têm um par de tentáculos, são um exemplo. Normalmente, os animais radiais e birradiais são sésseis, flutuam livremente ou são nadadores débeis. Os animais radiais, sem extremidade anterior ou posterior, podem interagir com seu meio em todas as direções – uma vantagem para formas sésseis ou de flutuação livre, cujas estruturas alimentares estão

organizadas para capturar a presa que se aproxima de qualquer direção.

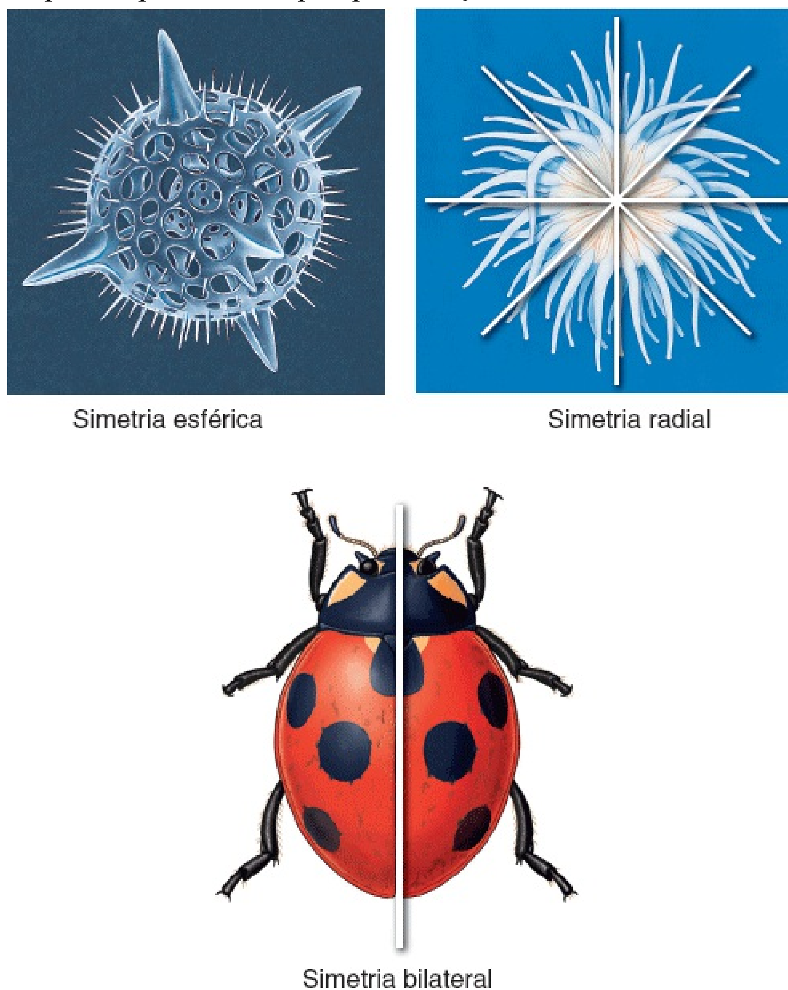


Figura 9.1 Simetria animal. Os animais ilustrados exibem simetrias esférica, radial e bilateral.

Os dois filos primariamente radiais nas formas adultas, Cnidaria e Ctenophora, têm sido chamados de **Radiata**, embora análises filogenéticas sugiram que esse grupo não seja monofilético (Capítulo 13). Os equinodermos (as estrelas-do-mar e seus parentes) são animais primariamente bilaterais (larvas bilaterais) que se tornam secundariamente radiais quando adultos.

A **simetria bilateral** aplica-se aos animais que podem ser divididos em duas porções especulares ao longo de um plano sagital – as metades direita e esquerda (Figura 9.1, *embaixo*). O aparecimento da simetria bilateral na evolução animal foi uma grande inovação, porque os animais bilaterais são muito mais bem adaptados para um movimento direcional (para a frente) do que os radialmente simétricos. Os animais bilaterais formam um grupo monofilético de filos chamado **Bilateria**.

A simetria bilateral está fortemente associada à **cefalização**, a diferenciação de uma cabeça. A concentração de tecido nervoso e órgãos sensoriais na cabeça fornece vantagens óbvias a um animal que se move em seu ambiente com a cabeça dirigida para frente – isso produz um posicionamento eficiente dos órgãos para sentir o ambiente e responder a essa percepção. Normalmente, a boca do animal está localizada também na cabeça, já que uma grande parte da atividade de um animal relaciona-se à busca de alimento. A cefalização está sempre acompanhada por uma diferenciação ao longo do eixo anteroposterior, apesar de a evolução desse eixo ter precedido a cefalização.

Alguns termos convenientes utilizados para localizar regiões de animais bilateralmente simétricos (Figura 9.2) são: **anterior**, usado para designar a extremidade da cabeça; **posterior**, para designar a extremidade oposta, ou da cauda; **dorsal**, para o lado das costas ou o lado superior; e **ventral**, para a frente ou o lado do ventre. O termo **medial** refere-se à linha média do corpo, e o **lateral**, aos lados. As partes **distais** estão afastadas do meio do corpo; as partes **proximais** estão mais próximas. Um **plano frontal** (às vezes chamado plano coronal) divide um corpo bilateral nas metades dorsal e ventral, traspassando o eixo anteroposterior e o eixo laterolateral (direito-esquerdo) em ângulos retos ao **plano sagital**, que é o plano que divide um animal nas porções direita e esquerda. O plano sagital que divide o corpo exatamente ao meio é por vezes denominado **plano mediossagital**. Um **plano transversal** (também chamado de corte ou seção transversal) corta o organismo através dos eixos dorsoventral e direito-esquerdo em ângulos retos aos planos sagital e frontal, separando as porções anterior e posterior

(Figura 9.2). Nos vertebrados, o termo **peitoral** refere-se à região do tórax, ou à área associada ao par anterior de apêndices, e **pélvico** refere-se à região do quadril, ou à área associada ao par posterior de apêndices.

As cavidades do corpo e os folhetos germinativos

Uma cavidade corpórea é um espaço interno. O exemplo mais óbvio é a cavidade do intestino ou trato digestivo, mas a maioria dos animais apresenta uma cavidade adicional e menos óbvia. Quando essa segunda cavidade é preenchida por líquido, ela pode amortecer e proteger o intestino de forças exercidas sobre o corpo. Em alguns animais, tais como as minhocas, essa segunda cavidade também forma parte de um esqueleto hidrostático utilizado na locomoção (ver Capítulo 17 e 29).

As esponjas, que estão no grau celular de organização, não apresentam cavidades corpóreas, nem mesmo uma cavidade de intestino. Mas, se as esponjas compartilham a mesma sequência do desenvolvimento de outros metazoários, por que elas não apresentam uma cavidade de intestino? Onde, na sequência do desenvolvimento, se forma o intestino? Esponjas, como todos os metazoários, desenvolvem-se a partir de um zigoto até um estágio de blástula. Uma blástula esférica típica é composta por uma camada de células que circundam uma cavidade preenchida por líquido (ver Figura 8.11). Essa cavidade, a **blastocele**, não apresenta aberturas externas, portanto não poderia servir como um intestino. Nas esponjas, após a formação da blástula, as células reorganizam-se para formar um animal adulto no qual as células tornam-se embebidas em uma matriz extracelular e em volta de uma câmara, chamada espongiocele, através da qual passam a água e os nutrientes (Ver Figura 9.5, *vias superiores*, e Figura 12.5 e 12.10.)

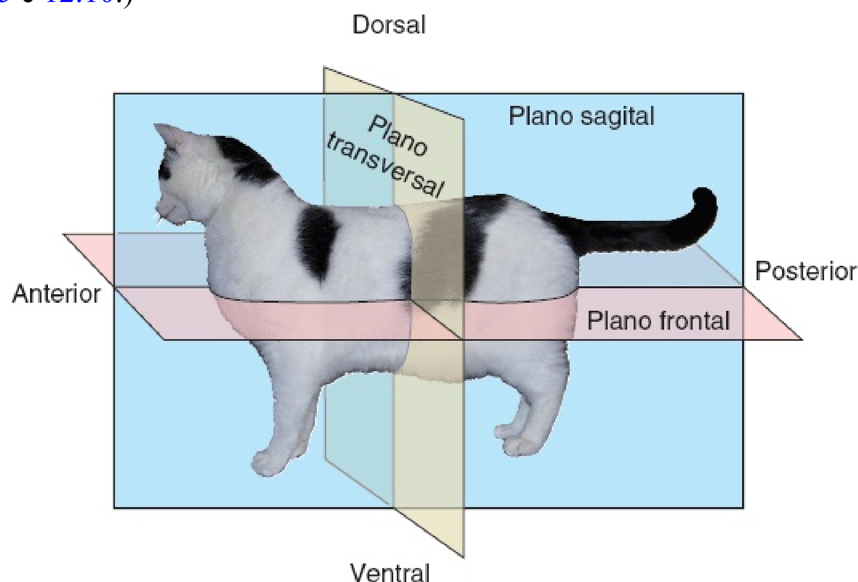


Figura 9.2 Os planos de simetria ilustrados em um animal bilateralmente simétrico.

Nos animais diferentes das esponjas, o desenvolvimento prossegue de uma blástula para um estágio de **gástrula**, à medida que um lado da blástula dobra-se para dentro, formando uma depressão (Figura 9.3). Essa depressão origina a cavidade do intestino, também chamada **gastrocele** ou **arquêntero**. A abertura externa à depressão é o **blastóporo**; tipicamente, o blastóporo origina a boca ou o ânus do adulto. O revestimento do intestino é o **endoderma**, e a camada externa de células que envolve a blastocele, o **ectoderma** (Figura 9.3). O embrião apresenta, nesse momento, duas cavidades: a cavidade do intestino e a blastocele. Os animais como as anêmonas-do-mar e as águas-vivas desenvolvem-se a partir desses dois folhetos germinativos e são chamados **diblásticos** (Figura 9.5, *via superior*). Tipicamente, esses animais apresentam simetria radial quando adultos. A blastocele preenchida por líquido persiste nos diblásticos, mas em outros animais é preenchida por um terceiro folheto germinativo, o **mesoderma**. Os animais que apresentam ectoderma, mesoderma e endoderma são chamados **triblásticos** e são, em sua maioria, bilateralmente simétricos.

Métodos de formação do mesoderma

As células que formam o mesoderma são derivadas do endoderma, mas há duas maneiras pelas quais uma camada tecidual intermediária de mesoderma pode ser formada. Nos protostômios, o mesoderma forma-se à medida que as células endodérmicas próximas ao blastóporo migram para dentro da blastocele (Figura 9.3A). Após esse evento, três planos corpóreos distintos – acelomado, pseudocelomado e celomado – são possíveis (Figura 9.3A).

No plano **acelomado**, as células mesodérmicas preenchem completamente a blastocele, e a cavidade do intestino

permanece como a única cavidade do corpo (Figura 9.3A). A região entre a epiderme ectodérmica e o intestino endodérmico é preenchida por massa esponjosa de células "preenchedoras de espaço", o **parênquima** (Figura 9.4). O parênquima é derivado de tecido conjuntivo embrionário e é importante na assimilação e transporte de nutrientes e na eliminação de resíduos metabólicos.

No plano **pseudocelomado**, as células mesodérmicas forram a periferia da blastocele, resultando em duas cavidades corpóreas: uma blastocele persistente e a cavidade do intestino (Figura 9.3A e 9.4). A blastocele é agora chamada **pseudoceloma**; esse nome significa "falso celoma", porque o mesoderma circunda apenas parcialmente a cavidade, em vez de completamente, como é o caso do **celoma verdadeiro**.

O plano corpóreo celomado, no qual um celoma verdadeiro é formado, desenvolve-se por meio de um plano **esquizocélico** ou **enterocélico**. No plano esquizocélico, células mesodérmicas preenchem a blastocele, formando uma faixa sólida de tecido em redor da cavidade do intestino. Em seguida, por meio de morte celular programada, um espaço abre-se *dentro* da faixa mesodérmica (Figura 9.3A). Esse novo espaço é o celoma. O embrião tem duas cavidades: a do intestino e do celoma.

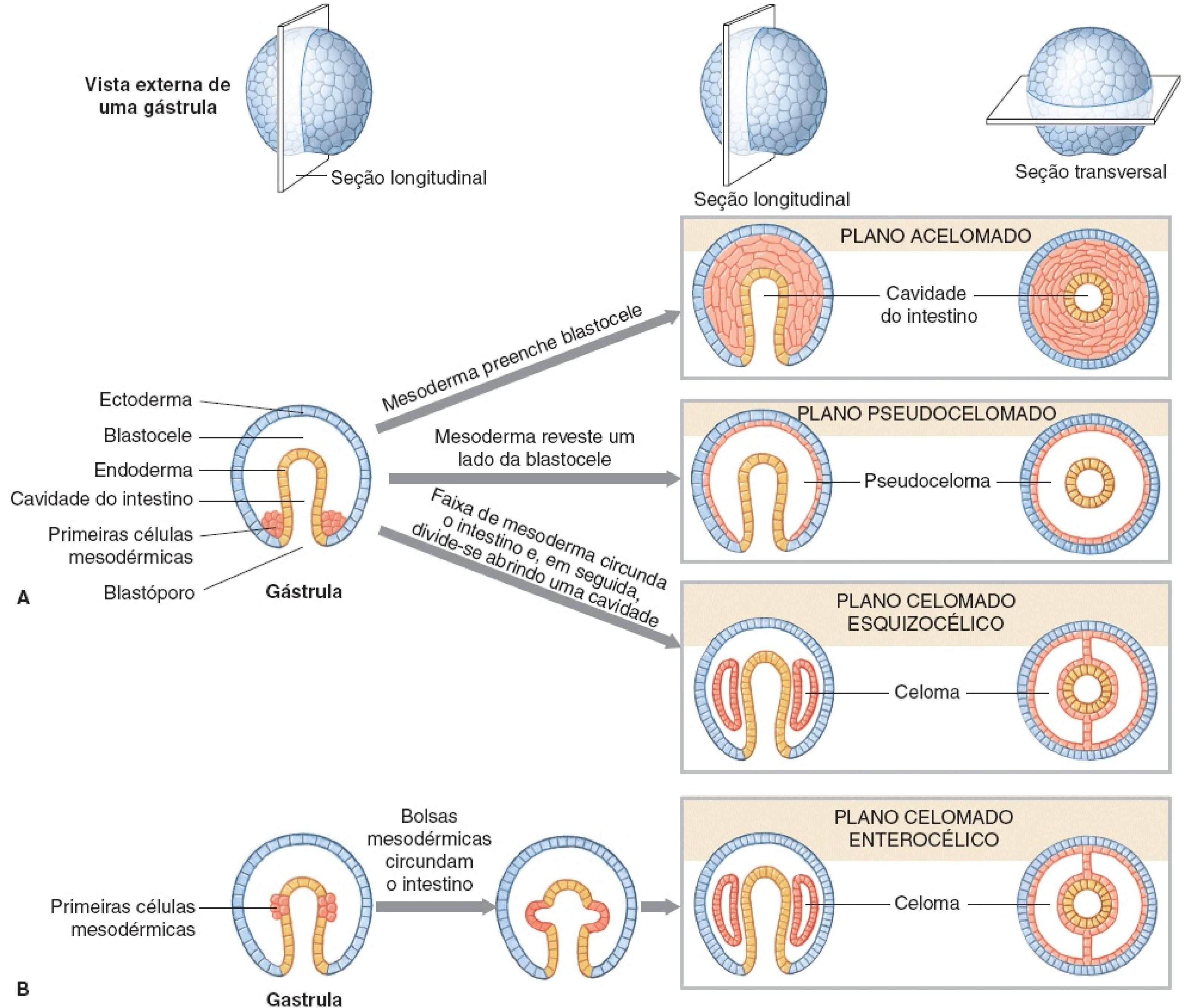


Figura 9.3 O mesoderma está presente em diferentes regiões da gástrula durante a formação dos planos corpóreos acelomado, pseudocelomado e esquizocélico (**A**). O mesoderma e o celoma formam-se simultaneamente no plano enterocélico (**B**).

Nos deuterostômios, o mesoderma forma-se pelo plano enterocélico, no qual as células da porção central do revestimento do intestino crescem e projetam-se como bolsas, expandindo-se para dentro da blastocele (Figura 9.3B). As paredes da bolsa em expansão formam um anel mesodérmico. À medida que as bolsas movem-se em direção à periferia, elas envolvem um espaço. Esse espaço dá origem à cavidade celomática ou celoma. Finalmente, as bolsas destacam-se do revestimento do intestino, criando um celoma completamente delimitado por mesoderma em todos os lados. O embrião apresenta duas cavidades: a do intestino e do celoma.

Um celoma formado por **enterocelia** é funcionalmente equivalente àquele formado por **esquizocelia**, e ambos estão representados como tal no plano corpóreo **eucelomado** ou simplesmente **celomado** (Figura 9.4). Ambos os tipos de cavidade celomática são delimitados por mesoderma e revestidos por um **peritônio**, uma membrana delgada, celular e derivada do mesoderma (Figura 9.4). Os **mesentérios** mesodérmicos mantêm suspensos órgãos no celoma (Figura 9.4). O pseudoceloma não apresenta peritônio.

As origens do desenvolvimento dos planos corpóreos nos triblásticos

Os animais triblásticos seguem um dos vários padrões principais de desenvolvimento para formar a blástula a partir de um zigoto (Figura 9.5). Os meios mais comuns são as clivagens espiral ou radial (ver Figura 8.18, no Capítulo 8).

A clivagem radial é tipicamente acompanhada de outras três características: o blastóporo origina o ânus, uma nova abertura forma a boca, o celoma forma-se por enterocelia e a clivagem é reguladora (ver Figura 8.18). Os animais com essas características são denominados deuterostômios (Figura 9.5, *embaixo*); esse grupo inclui os ouriços-do-mar e os cordados.

A clivagem espiral produz um embrião cujos padrões de desenvolvimento contrastam com aqueles descritos para os deuterostômios: o blastóporo origina a boca e a clivagem é em mosaico (ver Figura 8.18). O corpo pode tornar-se acelomado, pseudocelomado ou celomado, dependendo do táxon (Figura 9.5, *no centro*). Se um celoma está presente, ele é formado por esquizocelia. Os animais deste último grupo são denominados protostômios lofotrocozoários, que incluem moluscos, vermes segmentados e outros táxons (Figura 9.5).

Os protostômios lofotrocozoários distinguem-se dos ecdisozoários (não representados na Figura 9.5), para os quais uma série de padrões de clivagem é conhecida. Esses padrões incluem clivagem espiral, um padrão de clivagem superficial na qual os núcleos proliferam no interior de um citoplasma comum, sendo posteriormente separados por divisões citoplasmáticas múltiplas (ver Figura 8.9), e um outro padrão que, inicialmente, assemelha-se à clivagem radial. Os ecdisozoários podem ser celomados ou pseudocelomados. Os insetos, caranguejos e nematódeos estão entre os ecdisozoários.

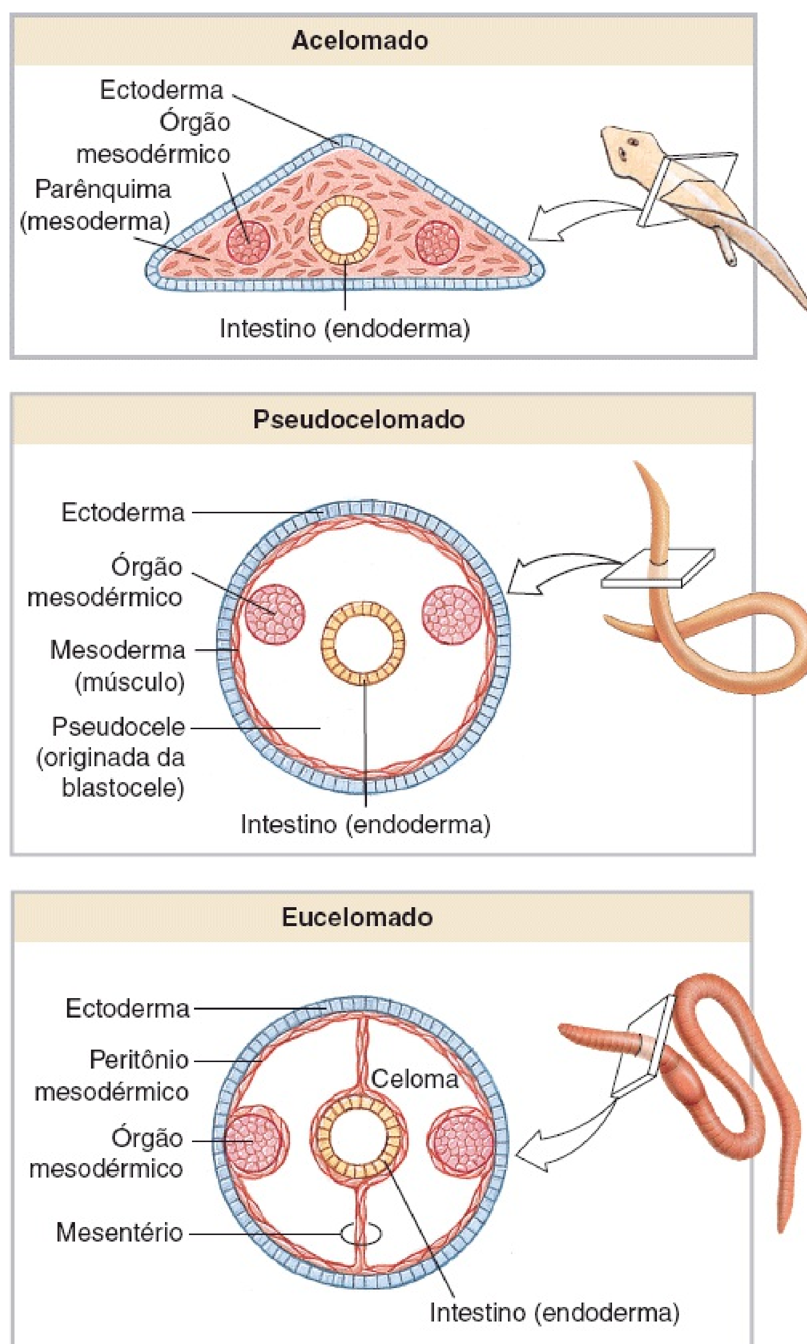


Figura 9.4 Planos corpóreos acelomado, pseudocelomado e eucelomado mostrados em seções transversais de animais representativos. Note as posições relativas do parênquima, peritônio e órgãos do corpo.

Um intestino completo e a segmentação

Alguns animais diblásticos e triblásticos apresentam uma cavidade do intestino de fundo cego ou incompleto, no qual o alimento deve entrar e sair pela mesma abertura, mas a maioria das formas apresenta um intestino completo (Figura 9.5). Um intestino completo possibilita um fluxo de direção única para o alimento, desde a boca até o ânus. Um corpo assim arquitetado é, essencialmente, um intestino dentro do tubo corpóreo. O modelo de tubo dentro de tubo parece ser muito adaptativo, visto que os membros dos filos animais mais comuns, tanto de invertebrados como de vertebrados, apresentam esse plano.

A **segmentação**, também denominada metameria, é outra característica muito comum nos metazoários. A segmentação é uma repetição seriada de segmentos corpóreos semelhantes ao longo do eixo longitudinal de um corpo. Cada segmento é denominado **metâmero** ou **somito**. Nas formas como as minhocas e outros anelídeos (Figura 9.6), nas quais a metameria é mais claramente representada, a organização em segmentos inclui estruturas externas e internas de vários sistemas. Há repetição de músculos, vasos sanguíneos, nervos e cerdas de locomoção (ver Figuras 17.16 a 17.22, Capítulo 17). Alguns outros órgãos, como os sexuais, podem estar repetidos em apenas alguns segmentos (ver Figura 17.19). As mudanças evolutivas acabaram por ocultar grande parte da segmentação em muitos animais, incluindo os humanos, embora isso seja observado com frequência durante o desenvolvimento.

A segmentação permite maior mobilidade do corpo e complexidade estrutural e funcional. Seu potencial é amplamente manifestado no filo Arthropoda, o maior grupo de animais na Terra. Além dos filos Annelida e Arthropoda, a segmentação ocorre em Chordata (Figura 9.6), embora uma segmentação superficial do ectoderma e da parede do corpo possa aparecer em diversos grupos de animais. A importância e o potencial da segmentação são discutidos nos Capítulos 17 e 18.

OS COMPONENTES DOS CORPOS ANIMAIS

Os corpos animais consistem em componentes celulares, derivados dos três folhetos germinativos embrionários – ectoderma, mesoderma e endoderma – bem como de componentes extracelulares.

Os componentes extracelulares

Os metazoários contêm dois importantes componentes não celulares: fluidos corpóreos e elementos estruturais extracelulares. Em todos os eumetazoários, os fluidos corpóreos são subdivididos em dois "compartimentos" de fluidos: aqueles que ocupam o **espaço intracelular**, dentro das células do corpo, e aqueles que ocupam o **espaço extracelular**, fora das células. Nos animais com sistemas vasculares fechados (como vermes segmentados e vertebrados), os fluidos extracelulares são ainda subdivididos em **plasma sanguíneo** (a porção fluida do sangue) e fluido **intersticial** (ver Figura 31.1). O fluido intersticial, também denominado fluido do tecido, ocupa os espaços circundantes das células (**espaço intercelular**). Entretanto, muitos invertebrados têm sistemas sanguíneos abertos, sem uma separação verdadeira entre o plasma sanguíneo e o fluido intersticial. Exploraremos essas relações mais adiante, no Capítulo 31.

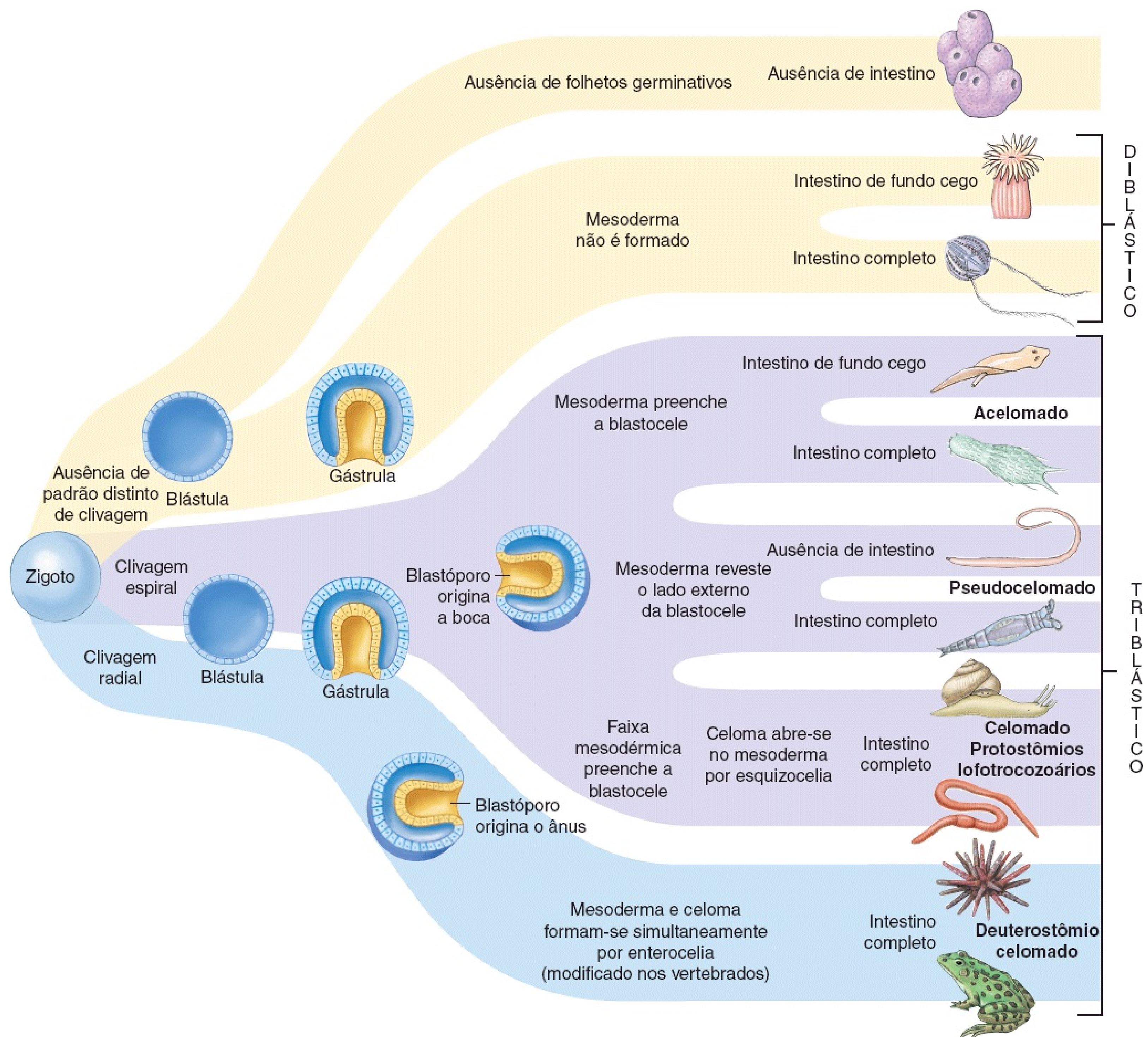
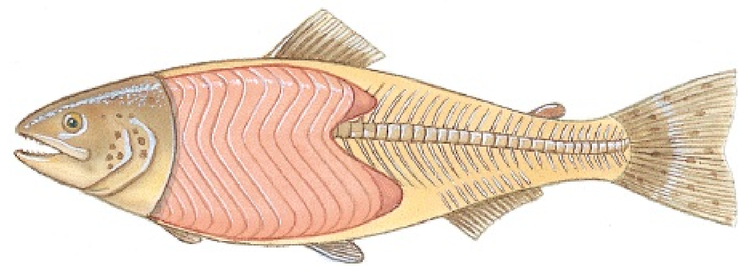


Figura 9.5 Sequências de desenvolvimento diferentes produzem animais diblásticos *versus* triblásticos. Dos dois caminhos principais presentes nos animais triblásticos, um origina animais acelomados e pseudocelomados, bem como protostômios lofotrocozoários, os quais formam celoma por esquizocelia. Os protostômios ecdisozoários não estão representados nesta figura. O segundo padrão triblástico principal origina os deuterostômios, os quais formam celoma por enterocelia. Nos deuterostômios cordados, a formação do celoma ocorre por enterocelia nos táxons invertebrados, mas por esquizocelia nos vertebrados.





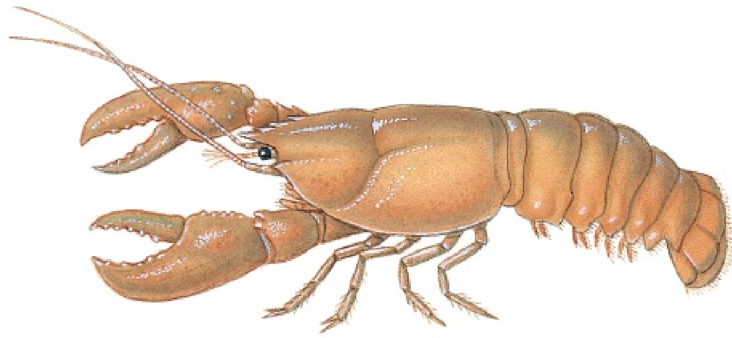


Figura 9.6 Filos segmentados. A segmentação (também denominada metameria), ou repetição de unidades estruturais, traz uma especialização mais variada porque os segmentos, especialmente em artrópodes, tornaram-se modificados para diferentes funções.

Elementos estruturais extracelulares são o material de sustentação do organismo, incluindo o tecido conjuntivo (especialmente bem desenvolvido em vertebrados, mas presente em todos os metazoários), cartilagem (moluscos e cordados), osso (vertebrados) e cutícula (artrópodes, nematódeos, anelídeos e outros). Esses elementos proveem estabilidade mecânica e proteção (ver Capítulo 29). Em alguns casos, também agem como um depósito de materiais para trocas entre as células e o fluido intersticial, e servem como um meio para as reações extracelulares. Descreveremos a diversidade dos elementos estruturais extracelulares característicos dos diferentes grupos de animais nos Capítulos de 12 a 28.

Componentes celulares | Os tecidos

Um **tecido** é um grupo de células semelhantes (junto com seus produtos celulares associados) especializado para o desempenho de uma função comum. O estudo dos tecidos é chamado **histologia** (Gr. *histos*, tecido, + *logos*, estudo) ou microanatomia. Todas as células dos animais metazoários formam tecidos. Algumas vezes, as células de um tecido podem ser de vários tipos e alguns tecidos têm grande quantidade de material extracelular.

Durante o desenvolvimento embrionário, os folhetos germinativos tornam-se diferenciados em quatro tipos de tecidos: epitelial, conjuntivo, muscular e nervoso (Figura 9.7). Esta é uma lista surpreendentemente pequena de apenas quatro tipos de tecidos básicos que podem satisfazer as diversas exigências da vida animal.

Tecido epitelial

Um **epitélio** é uma lâmina de células que cobre uma superfície, seja esta externa ou interna. Fora do corpo, o epitélio forma uma cobertura protetora. Dentro, o epitélio forra todos os órgãos da cavidade do corpo, assim como ductos ou passagens através dos quais vários materiais e secreções deslocam-se. Portanto, íons e moléculas tendem a atravessar as células epiteliais à medida que se deslocam entre todas as outras células do corpo. Consequentemente, uma grande variedade de moléculas de transporte ocorre nas membranas das células epiteliais (ver Capítulo 3). As células epiteliais estão também modificadas em glândulas que produzem muco lubrificante ou produtos especializados, tais como hormônios ou enzimas.

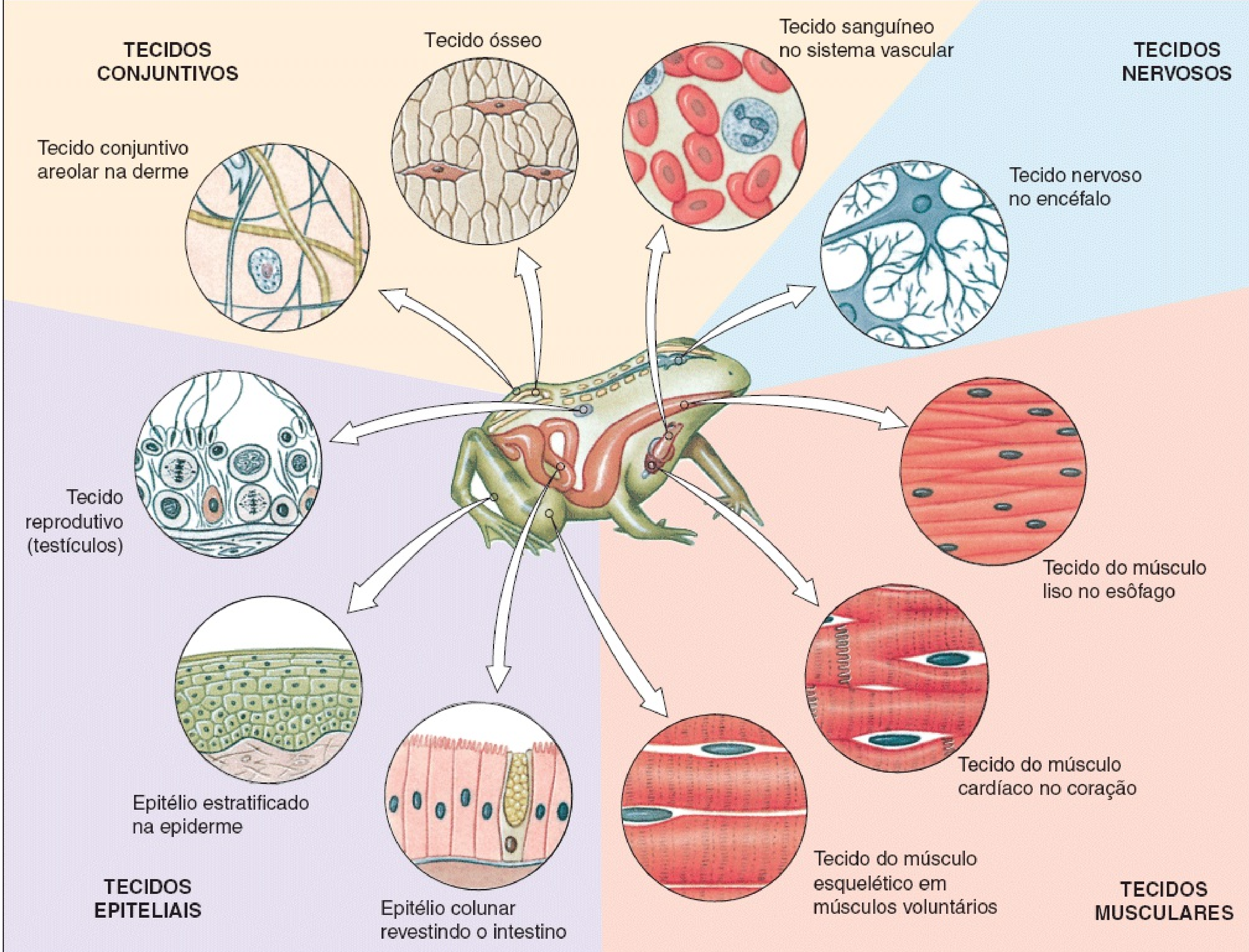
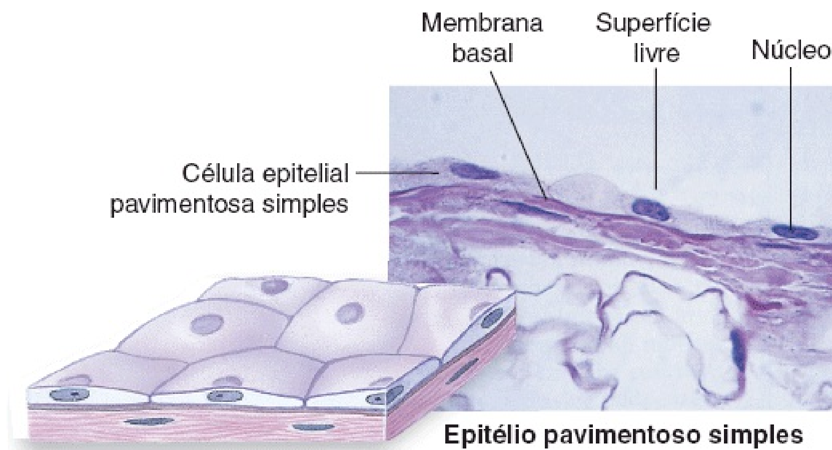
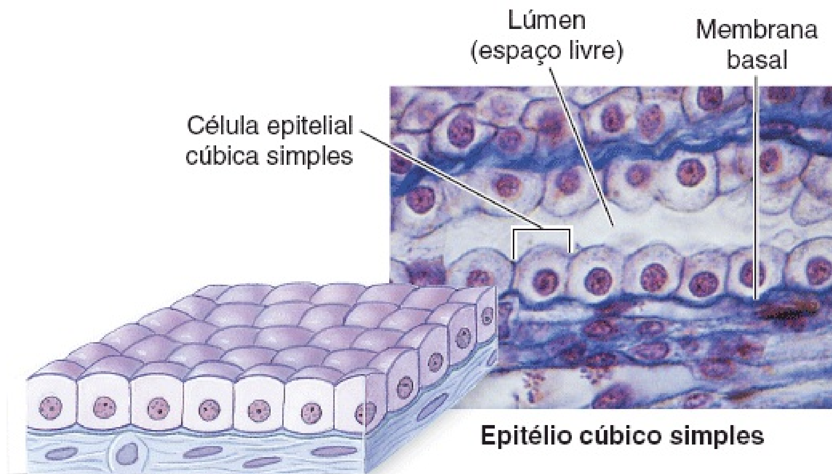


Figura 9.7 Tipos de tecidos em um vertebrado, mostrando exemplos de onde esses tecidos estão localizados em uma rã.

Os epitélios são classificados com base na forma da célula e no número de camadas celulares. Os epitélios simples (uma única camada de células; Figura 9.8) ocorrem em todos os metazoários, enquanto os epitélios estratificados (várias camadas de células; Figuras 9.9 e 9.10) são mormente restritos aos vertebrados.





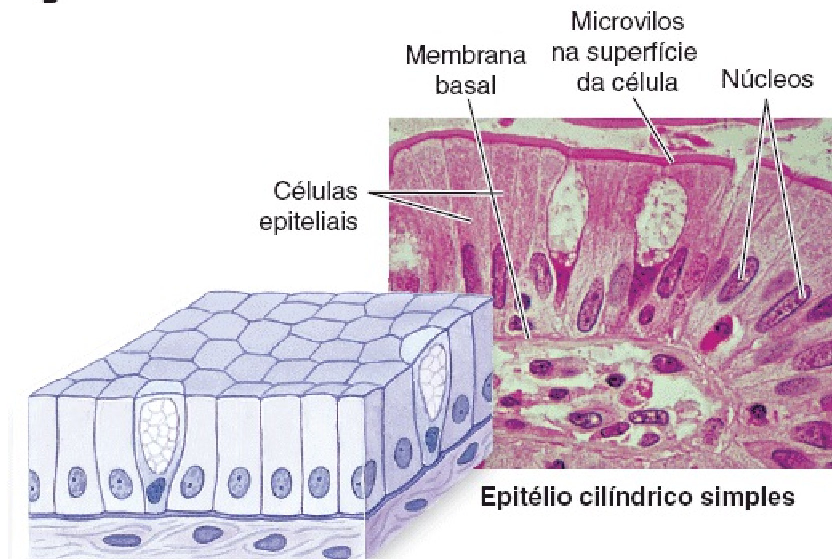


Figura 9.8 Tipos de epitélio simples.

O **epitélio pavimentoso** simples é composto por células achatadas que formam um revestimento contínuo dos capilares sanguíneos, dos pulmões e de outras superfícies onde ele permite a difusão de gases e transporte de outras moléculas para dentro e para fora das cavidades (Figura 9.8A). O **epitélio cúbico simples** é composto de células pequenas em forma de cubos. O epitélio cúbico geralmente reveste dutos pequenos e túbulos, como os do rim e glândulas salivares, e pode ter atividade secretora ou função absorvente (Figura 9.8B). O **epitélio cilíndrico simples** lembra o epitélio cúbico, mas as células são mais altas e geralmente têm núcleos alongados (Figura 9.8C). Esse tipo de epitélio ocorre em superfícies altamente absorventes, como as do trato intestinal da maioria dos animais. As células frequentemente apresentam diminutas projeções digitiformes, denominadas microvilos, as quais aumentam a superfície de absorção. Em alguns órgãos, como o trato

reprodutivo feminino, as células podem ser ciliadas.

O **epitélio pavimentoso estratificado** consiste em duas ou várias camadas de células adaptadas para a resistência moderada à abrasão mecânica e deformação. A camada basal de células sofre divisões mitóticas contínuas, produzindo células que são empurradas em direção à superfície, onde são trocadas e repostas por novas células que surgem abaixo. Esse tipo de epitélio reveste a cavidade oral, esôfago e canal anal de muitos vertebrados, e a vagina dos mamíferos (Figura 9.9). O tegumento dos vertebrados é composto por um epitélio pavimentoso estratificado cujas camadas celulares superficiais contêm alta concentração da proteína queratina. Essas células queratinizadas são mortas, semelhantes a escamas e não apresentam núcleo. Elas protegem as camadas vivas subjacentes, sendo impermeáveis nos répteis, aves e mamíferos (ver Figura 29.1, no Capítulo 29).

O **epitélio de transição** é um tipo de epitélio estratificado especializado em acomodar grandes distensões. Esse tipo de epitélio é encontrado no trato urinário e na bexiga de vertebrados. Em seu estado relaxado, ele parece apresentar quatro a cinco camadas celulares de espessura, mas, quando distendido, aparenta ter apenas duas a três camadas de células extremamente achatadas (Figura 9.10).

Todos os tipos de epitélios estão apoiados sobre uma membrana basal subjacente, a qual é uma região condensada da substância fundamental do tecido conjuntivo, secretada pelas células de ambos os tecidos epitelial e conjuntivo. Os vasos sanguíneos nunca penetram em tecidos epiteliais, os quais dependem da difusão do oxigênio e nutrientes de tecidos subjacentes.*

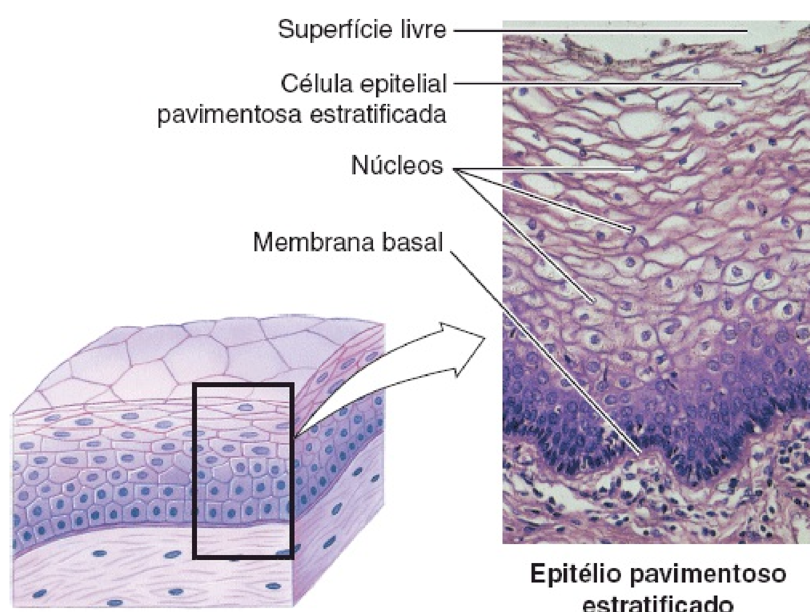


Figura 9.9 Epitélio pavimentoso estratificado.

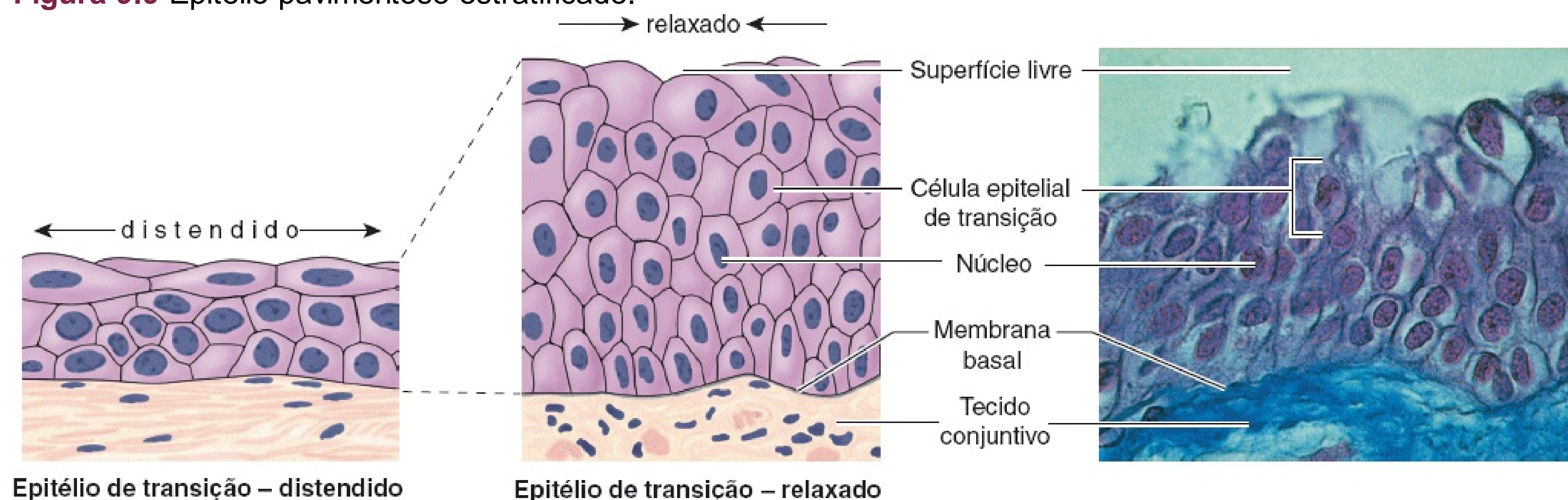


Figura 9.10 Epitélio de transição – um tipo de epitélio estratificado que possibilita grandes distensões.

Tecido conjuntivo

Os tecidos conjuntivos são um grupo diversificado de tecidos que servem a várias funções relacionadas com a ligação e a sustentação. Eles estão tão difundidos no corpo que a remoção dos outros tecidos ainda deixaria claramente aparente a forma

completa do corpo. O tecido conjuntivo é composto de relativamente poucas células, uma grande maioria de fibras extracelulares e uma **substância fundamental**, na qual as fibras estão suspensas (coletivamente chamadas **matriz**). Reconhecemos vários tipos diferentes de tecido conjuntivo. Dois tipos de **tecidos conjuntivos** propriamente ditos ocorrem em vertebrados: **tecidos conjuntivos frouxo** e **denso**.

O tecido conjuntivo frouxo, também chamado tecido conjuntivo areolar, é o "material empacotador" do corpo que ancora vasos sanguíneos, nervos e órgãos corpóreos. Ele contém fibroblastos, que sintetizam as fibras e a substância fundamental do tecido conjuntivo, e macrófagos vágeis, que fagocitam patógenos ou células danificadas. Os diferentes tipos de fibras incluem fibras colágenas (espessas e roxas na Figura 9.11A) e fibras elásticas finas (escuras e ramificadas na Figura 9.11A) formadas pela proteína elastina.

O tecido conjuntivo denso forma tendões, ligamentos e fáscias, as últimas arranjadas em lâminas ou bandas de tecido ao redor do músculo esquelético. As fibras colágenas de um tendão (Figura 9.11B) são extremamente longas e justapostas, com pouca substância fundamental. Várias das fibras do tecido conjuntivo são compostas de **colágeno** (Gr. *kólla*, cola, + *genos*, origem), uma proteína de grande força tensiva. O colágeno é a proteína mais abundante no Reino Animal, encontrada em corpos animais onde quer que sejam requeridas flexibilidade e resistência para estirar. O tecido conjuntivo de invertebrados, como de vertebrados, consiste em células, fibras e substância fundamental, exibindo ampla diversidade estrutural, sua histologia variando de altamente celular a acelular.

Outros tipos de tecido conjuntivo especializado incluem **sangue**, **linfa** (coletivamente considerados como tecido vascular), tecido **adiposo** (gordura), **cartilagem** e **osso**. O tecido vascular é composto de células distintas em uma substância fundamental fluida, o plasma. Em condições normais, o tecido vascular não contém fibras. A composição do sangue é discutida no Capítulo 31.

A **cartilagem** é uma forma de tecido conjuntivo semirrígida composta de uma matriz firme contendo células (condrócitos) localizadas em bolsas, denominadas lacunas, e colágeno e/ou fibras elásticas (dependendo do tipo de cartilagem). A cartilagem hialina (Figura 9.11C) é o tipo mais comum. Devido à ausência de suprimento sanguíneo na cartilagem, todos os nutrientes e materiais de eliminação devem se difundir através da substância fundamental de tecidos circundantes. Devido à ausência de irrigação sanguínea, a cartilagem cicatriza lentamente depois de ser danificada.

O **osso** é o mais forte dos tecidos conjuntivos de um vertebrado, e é composto por matriz calcificada que contém sais organizados ao redor de fibras colágenas (Figura 9.11D). As bolsas pequenas (lacunas) dentro da matriz contêm células ósseas, denominadas osteócitos. Os osteócitos comunicam-se entre si por meio de uma tênue rede de canais denominados canalículos. Os vasos sanguíneos, vastos no osso, estão localizados em canais maiores, incluindo canais centrais. O osso passa por remodelações contínuas, durante a vida do animal, e pode reparar-se mesmo quando extensivamente danificado. A estrutura da cartilagem e do osso é discutida na seção sobre esqueletos no Capítulo 29.

Tecido muscular

O músculo é o tecido mais abundante no corpo da maioria dos animais. Ele se origina do mesoderma (com algumas poucas exceções), e sua unidade é a célula ou **fibra muscular**, que é especializada para contração. Quando observado em microscopia óptica, o **músculo estriado** parece transversalmente listrado (estriado), com faixas claras e escuras alternadas (Figura 9.12). Nos vertebrados, reconhecemos dois tipos de músculo estriado: o **esquelético** e o **cardíaco**. O músculo esquelético é encontrado em invertebrados e vertebrados. É composto de fibras cilíndricas extremamente longas, as quais são células multinucleadas que podem alcançar de uma extremidade à outra do músculo. Vistas através da microscopia óptica, as células parecem apresentar uma série de faixas, chamadas estrias, transversais a elas. O músculo esquelético é chamado músculo voluntário (nos vertebrados) porque se contrai quando estimulado por nervos sob controle consciente do sistema nervoso central (Figura 9.12A). Nos vertebrados, o músculo esquelético pode ser controlado por atividade nervosa inibitória e estimulatória. O músculo cardíaco é encontrado apenas no coração dos vertebrados. As células são muito menores que aquelas do músculo esquelético e apresentam apenas um núcleo por célula (uninucleadas). O tecido muscular cardíaco é uma rede ramificada de fibras com células individuais interconectadas por complexos de junções celulares chamadas discos intercalares. O músculo cardíaco é considerado um músculo involuntário porque não responde aos nervos sob controle consciente do sistema nervoso central. Na verdade, o batimento cardíaco é controlado por células marca-passo

especializadas, localizadas no próprio coração. No entanto, nervos autônomos originados no cérebro podem alterar a atividade do marca-passo (Figura 9.12B). Nos invertebrados, há um terceiro tipo de músculo estriado, chamado **músculo estriado oblíquo**.

Núcleo
Fibra de colágeno
Fibra elástica
A Tecido conjuntivo frouxo

Núcleo
Fibras
B Tecido conjuntivo denso

Condrócito
Lacuna
Matriz
C Cartilagem

Canal central
Osteócitos nas lacunas
Matriz mineralizada
D Osso

Figura 9.11 Tipos de tecido conjuntivo.

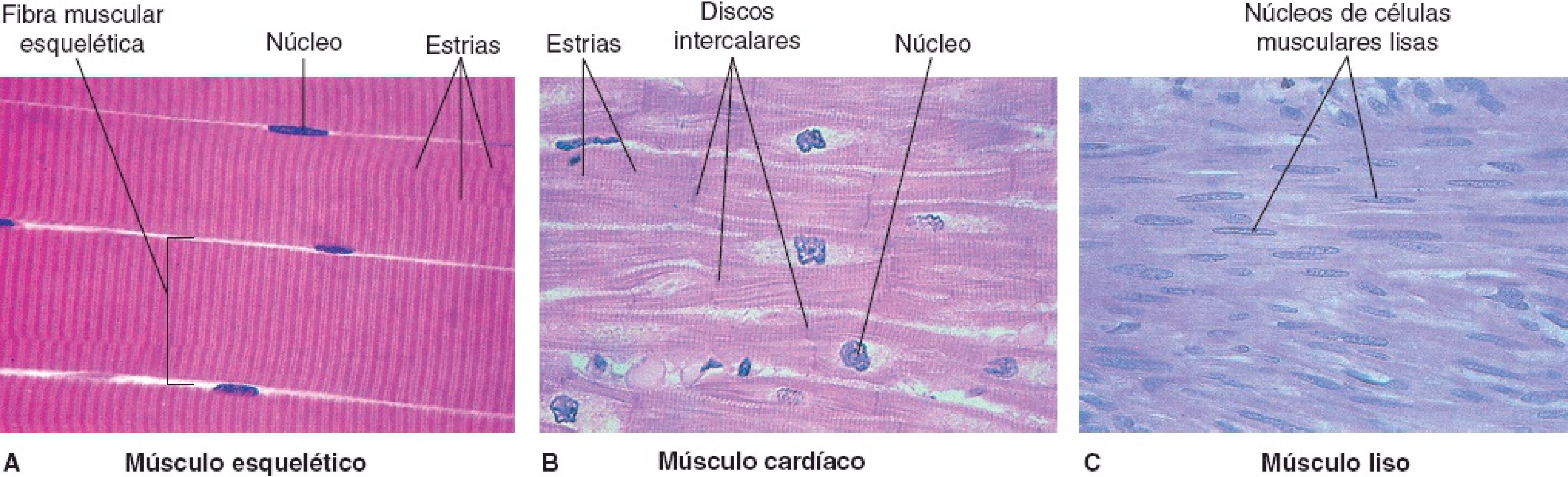


Figura 9.12 Tipos de tecido muscular.

O **músculo liso** (ou visceral), o qual não conta com as faixas alternadas características do tipo estriado, é encontrado tanto em invertebrados quanto em vertebrados, embora diferenças ultraestruturais marcantes entre ambos os grupos tenham sido identificadas (Figura 9.12C). As células musculares lisas são longas e afiladas, cada uma contendo um único núcleo central. O músculo liso é o tipo mais comum de músculo dos invertebrados, nos quais atua na musculatura da parede corpórea e reveste ductos e esfíncteres. Em vertebrados, o músculo liso circunda os vasos sanguíneos e órgãos internos, como o intestino e o útero. É chamado de músculo involuntário nos vertebrados, pois sua contração geralmente não é controlada

conscientemente.

O citoplasma não especializado dos músculos é chamado **sarcoplasma**, e os elementos contráteis dentro da fibra são **miofibrilas**. O movimento muscular é tratado no Capítulo 29.

Tecido nervoso

O tecido nervoso é especializado para a recepção de estímulos e a condução de impulsos de uma região para outra. Os dois tipos básicos de células no tecido nervoso são os **neurônios** (Gr. nervo), a unidade funcional básica do sistema nervoso, e a **neuróglia** (Gr. nervo, + *glía*, cola), uma variedade de células não nervosas que isolam as membranas neurais e servem a várias funções de sustentação. A Figura 9.13 mostra a anatomia funcional de uma célula nervosa típica. A partir do corpo nucleado da célula, ou **soma**, estende-se um ou mais **dendritos** (Gr. *dendron*, árvore), os quais recebem os sinais elétricos dos receptores ou de outras células nervosas, e um **axônio** único que leva o sinal para fora do corpo celular a outras células nervosas ou a um órgão efetor. O axônio é frequentemente chamado **fibra nervosa**. A bainha isolante, ou bainha de **mielina**, aumenta a velocidade pela qual os sinais elétricos são transmitidos ao longo de um axônio. Os neurônios estão separados de outros neurônios ou de órgãos efetores por junções especializadas denominadas sinapses. O papel funcional do tecido nervoso é tratado no Capítulo 33.

COMPLEXIDADE E TAMANHO DO CORPO

Os graus mais complexos de organização em metazoários permitem e, em alguma extensão, até promovem a evolução de tamanhos corpóreos grandes (Figura 9.14). Os tamanhos maiores conferem várias consequências físicas e ecológicas importantes ao organismo. À medida que os animais crescem, a superfície corpórea aumenta muito mais lentamente que o volume do corpo, porque a área de superfície aumenta com o quadrado do comprimento do corpo ($comprimento^2$), enquanto o volume (e, portanto, a massa) aumenta com o cubo do comprimento do corpo ($comprimento^3$). Em outras palavras, um animal grande tem menos área de superfície relativa ao seu volume que um animal pequeno de mesma forma. A área de superfície de um animal grande pode ser inadequada para prover trocas gasosas suficientes para respiração e nutrientes para as células que estejam localizadas mais profundamente dentro de seu corpo. Existem duas soluções possíveis para esse problema. Uma solução é dobrar ou invaginar a superfície do corpo para aumentar a área superficial ou, como explorado por turbelários, achatar o corpo em fita ou disco, de tal forma que nenhum espaço interno esteja distante da superfície (ver Capítulo 14). Essa solução permite ao corpo tornar-se maior sem incremento da complexidade interna. No entanto, a maioria dos animais maiores adotou uma segunda solução: desenvolveram sistemas de transporte internos para nutrientes, gases e dejetos entre as células e o ambiente externo.

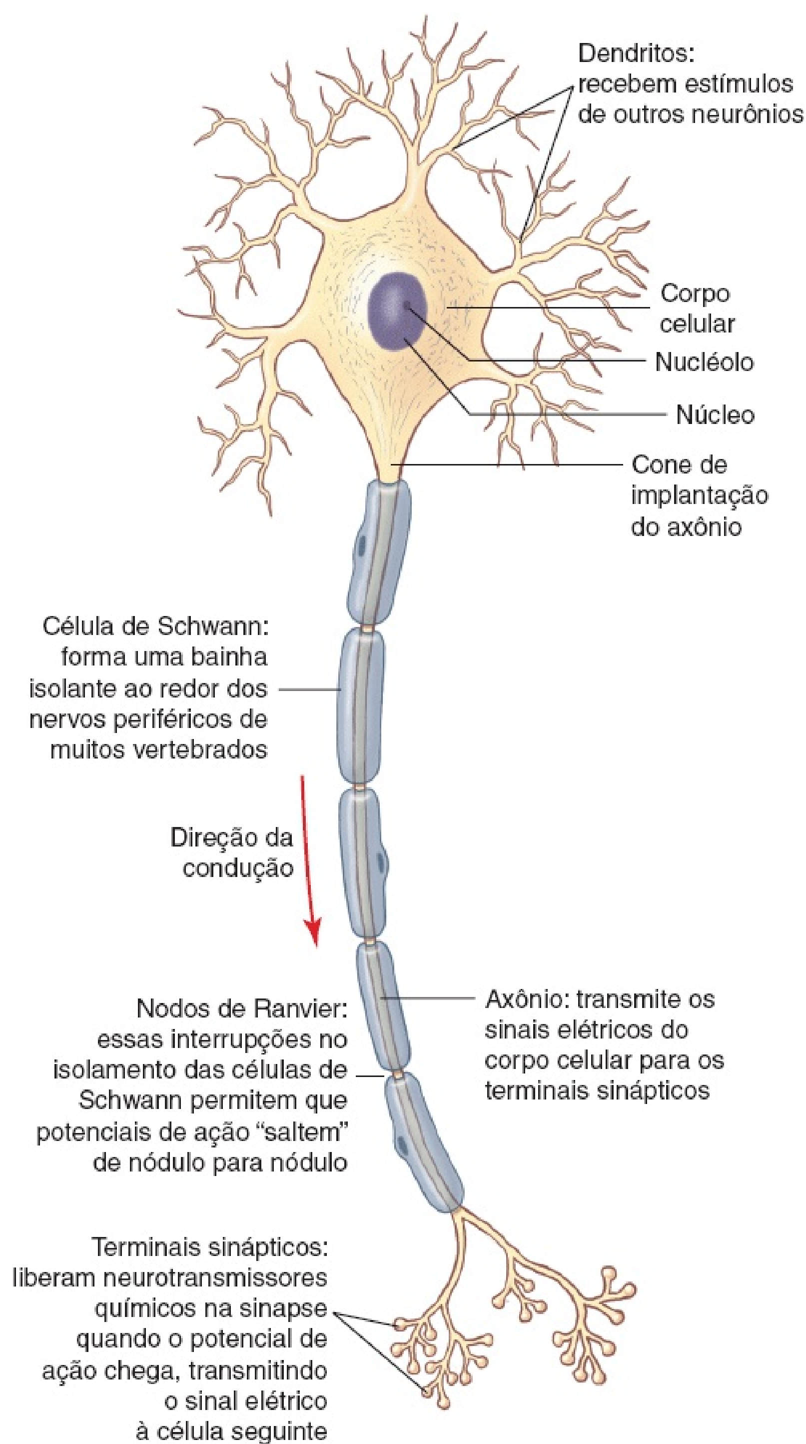


Figura 9.13 Anatomia funcional de um neurônio.

O tamanho maior protege o animal contra flutuações ambientais; ele provê maior proteção contra a predação e fortalece as táticas ofensivas; e permite um uso mais eficiente da energia metabólica. Um mamífero grande utiliza mais oxigênio que um mamífero pequeno, mas o custo de manter sua temperatura corpórea é menor por grama de peso para um mamífero grande que para um pequeno, porque, em um mamífero de porte maior, menos energia térmica é perdida a partir da superfície corpórea em relação à produção de calor. Os animais grandes também podem deslocar-se a um custo energético menor que o dos animais pequenos. Por exemplo, um mamífero grande utiliza mais oxigênio correndo que um pequeno, mas o custo de energia de mover 1 g de seu corpo sobre uma dada distância é muito menor para um mamífero grande que para um pequeno (Figura 9.15). Por todas essas razões, oportunidades ecológicas para animais maiores são muito diferentes daquelas que existem para os menores. Em capítulos subsequentes, descreveremos as extensas diversificações adaptativas observadas em táxons de animais de grande porte.

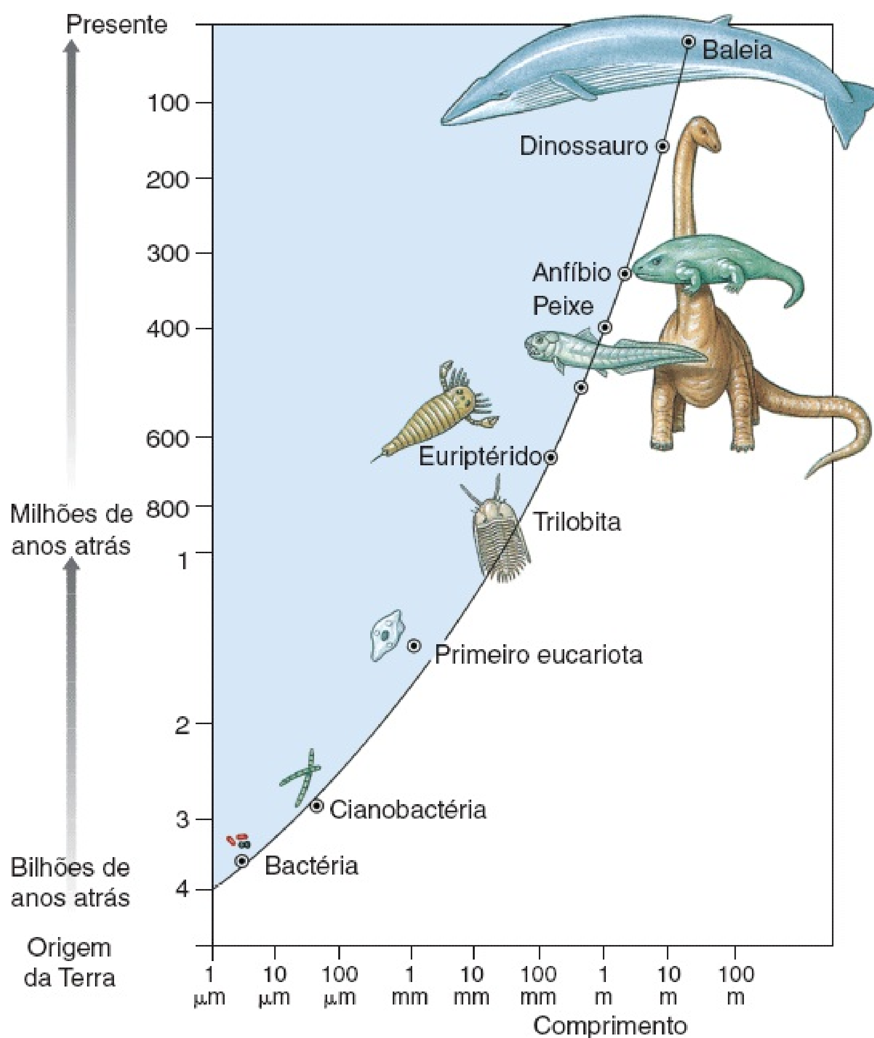


Figura 9.14 Gráfico mostrando aumento nos tamanhos máximos dos organismos ao longo da história da vida sobre a Terra. Repare que ambas as escalas são logarítmicas.

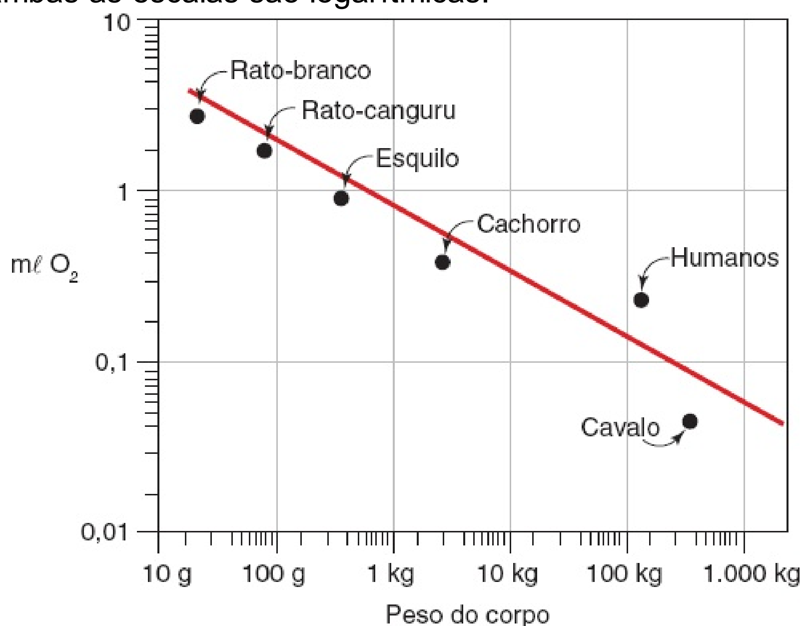


Figura 9.15 Custo líquido de correr para mamíferos de vários tamanhos. Cada ponto representa o custo (medido na taxa de oxigênio consumido) de movimentar de 1 g de corpo por 1 km. O custo diminui com o aumento do tamanho do corpo.

Resumo

A partir dos organismos relativamente simples que marcam o início da vida na Terra, a evolução animal produziu formas mais complexamente organizadas. Enquanto um organismo unicelular executa todas as funções vitais no confinamento de uma única célula, um animal multicelular é uma organização de unidades subordinadas unidas em um sistema hierárquico.

Todo organismo tem um plano corpóreo herdado que pode ser descrito em termos de simetria do corpo, número de folhetos germinativos embrionários, grau de organização e número de cavidades corpóreas. A maioria dos animais exibe simetria bilateral, embora as simetrias esférica e radial ocorram em alguns grupos. A maioria dos animais é triblástica e desenvolve-se a partir de três folhetos germinativos embrionários, mas cnidários e algumas outras formas são diblásticas. As esponjas não apresentam folhetos germinativos e mostram um grau celular de organização. A maioria dos animais apresenta o grau tissular de organização.

Com exceção das esponjas, todos os animais têm uma cavidade de intestino. A maioria dos animais tem uma segunda cavidade que circunda a cavidade do intestino. Essa segunda cavidade pode ser um pseudoceloma ou um celoma. Há dois padrões táxon-específicos de formação do celoma: esquizocélico e enterocélico.

Os animais triblásticos estão divididos em deuterostômios e protostômios de acordo com sua sequência particular de desenvolvimento. Os protostômios são ainda mais divididos nas formas lofotrocozoárias e ecdisozoárias, cujas diferenças no desenvolvimento incluem padrões alternativos de clivagem na blástula.

O corpo de um animal consiste em células funcionalmente especializadas; fluidos corpóreos, divididos em compartimentos de fluidos intracelular e extracelular; e elementos estruturais extracelulares, os quais são fibras ou elementos disformes, que servem a várias funções estruturais no espaço extracelular. As células dos animais desenvolvem-se em vários tecidos; os tipos básicos são epitelial, conjuntivo, muscular e nervoso. Os tecidos são organizados em unidades funcionais maiores denominadas órgãos, e esses órgãos estão associados para formar sistemas.

Algo correlacionado com um aumento da complexidade anatômica é o aumento no tamanho do corpo, que oferece certas vantagens, como predação mais efetiva, custo de energia para locomoção reduzido e melhor homeostase.

Questões de revisão

1. Nomeie os cinco graus de organização na complexidade dos organismos e explique como cada grau sucessivo é mais complexo que aquele que o precede.
2. Você pode sugerir por que, durante a história evolutiva dos animais, houve uma tendência para o aumento do tamanho máximo do corpo? Você pensa que seria inevitável que a complexidade aumentasse junto com o tamanho de corpo? Por quê?
3. Qual é o significado dos termos parênquima e estroma na forma como eles se relacionam aos órgãos do corpo?
4. Fluidos corpóreos de animais eumetazoários estão separados em "compartimentos". Nomeie esses compartimentos e explique como essa compartimentalização pode diferir em animais com sistemas circulatórios abertos e fechados.
5. Quais são os quatro tipos principais de tecidos nos metazoários?
6. Como você distinguiria entre epitélio simples e estratificado? Que característica do epitélio estratificado poderia explicar por que ele, em lugar de um epitélio simples, reveste a cavidade oral, esôfago e vagina?
7. Quais são os três elementos presentes em todos os tecidos conjuntivos? Dê alguns exemplos dos tipos diferentes de tecidos conjuntivos.
8. Quais são os três tipos de tecido muscular encontrados nos animais? Explique como cada um é especializado para uma função particular.
9. Descreva as principais características estruturais e funcionais de um neurônio.
10. Correlacione o grupo animal com seu plano corpóreo:

___ Unicelular	a. Nematódeo
___ Agregado de células	b. Vertebrado
___ Saco de fundo cego, acelomado	c. Protozoário
___ Tubo dentro de tubo, pseudocelomado	d. Turbelário
	e. Esponja
___ Tubo dentro de tubo, eucelomado	f. Artrópode
	g. Nemertino

11. Diferencie as simetrias: esférica, radial, birradial e bilateral.

12. Use os seguintes termos para identificar as regiões em seu corpo e no corpo de uma rã: anterior, posterior, dorsal, ventral, lateral, distal, proximal.
13. Como os planos frontal, sagital e transversal dividiriam seu corpo?
14. O que significa segmentação? Mencione três filos que exibem segmentação.

Para aprofundar seu raciocínio. Calcule a área de superfície e volume de dois organismos esféricos, um deles com um raio de 1 mm e o outro com um raio de 10 mm. Agora determine a razão entre área de superfície/volume para cada organismo. Que problemas poderiam ocorrer para cada organismo por causa de seu tamanho? Como poderiam ser resolvidos?

Referências selecionadas

Arthur, W. 1997. The origin of animal body plans. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Explora os processos de nível genético, de desenvolvimento e da população envolvidos na evolução dos 35 ou então planos corpóreos que tenham surgido no passado geológico.*

Baguna, J., and M. Ruitort. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of acoelomorph flatworms. Bioessays **26**:1046–1057. *Analisa a hipótese da transição entre os planos corpóreos radial e bilateral e sua evidência.*

Cole, A. G., and B. K. Hall. 2004. The nature and significance of invertebrate cartilages revisited: distribution and histology of cartilage and cartilage-like tissues within the Metazoa. Zoology **107**:261-273. *Uma obra belamente ilustrada e uma discussão bem escrita sobre esses tecidos.*

Junqueira, L. C., and J. Carneiro. 2005. Basic histology, ed. 11. New York, McGraw-Hill. *Um livro didático abrangente sobre a histologia animal.*

Martindale, M. Q., J. R. Finnerty, and J. Q. Henry. 2002. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan. Molecular Phylogenetics and Evolution **24**:358-365. *Avalia as camadas germinativas e a simetria nos cnidários e ctenóforos para reconstruir a origem dos animais bilateralmente simétricos.*

McGowan, C. 1999. A practical guide to vertebrate mechanics. New York, Cambridge University Press. *Usando muitos exemplos de seu capítulo anterior, Diatomáceas a dinossauros, o autor descreve os princípios da biomecânica subjacentes à anatomia funcional. Inclui experimentos práticos e exercícios em laboratório.*

Royuela, M., B. Fraile, M. I. Arenas, and R. Paniagua. 2000. Characterization of several invertebrate muscle cell types: a comparison with vertebrate muscles. Microsc. Res. Tech. 41:107-115. *Examina a ultraestrutura da musculatura lisa, estriada e estriada oblíqua a fim de determinar critérios de classificação mais claros.*

Willmer, P. 2003. Convergence and homoplasy in the evolution of organismal form. Pp. 33-49 in Müller, G. B., and S. A. Newman (eds.), Origination of organismal form. Cambridge, MA, MIT Press. *Discute as origens evolutivas dos planos corpóreos dos animais à luz da evidência filogenética molecular.*

[*] N.T.: Há exceções, como alguns Oligochaeta (Annelida), que apresentam capilares intraepiteliais.

CAPÍTULO 10

Taxonomia e Filogenia dos Animais



Conchas de moluscos da coleção de Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829).

Ordem na diversidade

A evolução produziu uma grande diversidade de espécies no reino animal. Os zoólogos já descreveram mais de 1,5 milhão de espécies de animais, e milhares de espécies novas são descritas todos os anos. Alguns zoólogos estimam que as espécies descritas até o momento constituam menos de 20% de todos os animais existentes, e menos de 1% de todos os que já existiram.

Apesar da magnitude, a diversidade animal tem seus limites. Muitas formas possíveis na nossa imaginação não existem na natureza, como os mitológicos minotauros e cavalos alados. A diversidade animal não é aleatória, mas sim, apresenta uma ordem definida. As características típicas de seres humanos e bovinos não ocorrem simultaneamente em um único organismo como ocorrem nos minotauros mitológicos; tampouco as asas características de aves e os corpos de cavalos ocorrem juntos naturalmente como no mitológico Pégaso. Os seres humanos, bovinos, aves e cavalos são grupos distintos de animais, porém compartilham algumas características importantes, incluindo vértebras e homeotermia, que os separam de formas ainda mais diferentes como insetos e vermes platelmintos.

Todas as culturas humanas classificam animais comuns de acordo com padrões na diversidade animal. Essas classificações têm muitos propósitos. Algumas sociedades classificam os animais de acordo com sua utilidade ou perigo que representam aos empreendimentos humanos; outras podem agrupar os animais de acordo com seus papéis na mitologia. Os

biólogos organizam a diversidade animal em uma hierarquia aninhada de grupos dentro de grupos, de acordo com as relações evolutivas reveladas por padrões ordenados pelo compartilhamento de características homólogas. Esse ordenamento é chamado de "sistema natural", pois reflete as relações que existem entre os animais na natureza, fora do contexto da atividade humana. Um zoólogo sistemata tem três grandes objetivos: descobrir novas espécies de animais, reconstruir suas relações evolutivas e comunicar essas relações ao construir um sistema taxonômico informativo.

A teoria de descendência comum de Darwin (Capítulos 1 e 6) é o princípio subjacente que guia nossa busca pela ordem na diversidade da vida animal. A nossa ciência da **taxonomia** ("lei de ordenação") produz um sistema formal para nomear e agrupar espécies e comunicar essa ordem. Os animais que têm uma ancestralidade comum muito recente compartilham muitas características e são agrupados mais proximamente em nosso sistema taxonômico.

A taxonomia é parte da ciência mais ampla da sistemática, ou biologia comparada, na qual os estudos sobre a variação entre populações de animais são utilizados para revelar suas relações evolutivas. No entanto, o estudo da taxonomia é anterior ao da biologia evolutiva, e muitas práticas taxonômicas são remanescentes da visão de mundo pré-evolucionista. O ajustamento do nosso sistema taxonômico para acomodar a evolução produziu muitos problemas e controvérsias. A taxonomia atingiu um ponto incomumente ativo e controverso em seu desenvolvimento, no qual vários sistemas taxonômicos alternativos competem pelo uso. Para explicarmos essa controvérsia, precisamos inicialmente revisar a história da taxonomia animal.

LINNAEUS E A TAXONOMIA

O filósofo e biólogo grego Aristóteles (384 a 332 a.C.) foi o primeiro a classificar organismos de acordo com suas similaridades estruturais. Apenas dois milênios depois surgiu o primeiro sistema taxonômico unificado com o trabalho de Carolus Linnaeus (Figura 10.1).

Linnaeus foi um botânico sueco da Universidade de Uppsala. Ele tinha um grande talento para coletar e classificar organismos, especialmente flores. Linnaeus produziu um extensivo sistema de classificação tanto para animais como para plantas. Esse sistema, publicado em seu maior trabalho, *Systema Naturae*, utilizou a morfologia (estudo comparativo das formas orgânicas) para organizar os espécimes em coleções. Ele dividiu o reino animal em espécies e deu a cada uma um nome diferente. Ele agrupou as espécies em gêneros, gêneros em ordens e ordens em "classes" (usamos as aspas ou letras maiúsculas para distinguir "classe", como um ordenamento taxonômico formal, de seu significado mais amplo – um grupo de organismos que compartilham uma propriedade essencial comum). Como seu conhecimento sobre animais era limitado, suas categorias mais baixas, como gêneros, eram bastante amplas e incluíam animais que são distantemente aparentados. Grande parte de sua classificação está agora drasticamente alterada, mas o princípio básico de seu esquema ainda é utilizado.



Figura 10.1 Carolus Linnaeus (1707-1778). Esse retrato foi tirado quando Linnaeus tinha 68 anos, 3 anos antes de sua morte.

O esquema de Linnaeus, distribuindo os organismos em uma série ascendente de grupos cada vez mais inclusivos, é um **sistema hierárquico** de classificação. Grandes grupos de organismos, chamados de **táxons**, recebem uma de várias **categorias taxonômicas** para indicar o grau geral de relacionamento. A hierarquia das categorias taxonômicas foi expandida

consideravelmente desde o tempo de Linnaeus (Quadro 10.1). Ela inclui atualmente sete categorias obrigatórias para o reino animal, em uma série descendente: Reino, Filo, Classe, Ordem, Família, Gênero e Espécie. Todos os organismos devem ser colocados em pelo menos sete táxons, um em cada uma das categorias obrigatórias. Os taxonomistas têm a opção de subdividir ainda mais essas sete categorias para definir mais do que sete táxons (superfamília, subfamília, subordem, superordem etc.) para qualquer grupo específico de organismos. Ao todo, mais de 30 categorias taxonômicas são reconhecidas. Para os grupos grandes e complexos, como peixes e insetos, essas categorias adicionais são necessárias para expressar graus de divergência evolutiva diferentes. Sempre há alguma arbitrariedade quando o taxonomista escolhe um grupo de espécie para ser formalmente reconhecido como um táxon. Por exemplo, deve a família taxonômica Hominidae ser restrita ao gênero *Homo* (humanos), e todos os gêneros fósseis mais próximos de *Homo* do que de *Pan* (bonobos e chimpanzés), ou deve ela abranger o agrupamento mais inclusivo dos gêneros *Homo*, *Pan*, *Gorilla* e *Pongo* (orangotangos), além dos fósseis mais próximos a esses gêneros do que dos gibões? Nas últimas décadas, os antropólogos mudaram Hominidae do uso antigo mencionado anteriormente para o último (ver adiante). A arbitrariedade confusa de classificar os táxons compromete a utilidade de classificações para lembrar-nos quais táxons são mais inclusivos que outros? Podemos nós criar uma taxonomia sem classificação que codifique as posições da espécie em uma árvore evolutiva de descendentes comuns? Enquanto escrevemos, os taxonomistas estão tentando responder a essas perguntas. Nesse ínterim, ambas as taxonomias classificatória e sem classificação permanecem sendo utilizadas. As taxonomias sem classificação normalmente usam endentações para especificar os níveis de inclusividade de cada táxon como ilustrado pelo ordenamento taxonômico sem classificação de animais de simetria bilateral mostrado na última seção deste capítulo.

Quadro 10.1 **Exemplos de categorias taxonômicas às quais pertencem animais representativos.**

Categoria linnaeuniana	Ser humano	Gorila	Rã-leopardo-do-sul	Esperança
Reino	Animalia	Animalia	Animalia	Animalia
Filo	Chordata	Chordata	Chordata	Arthropoda
Subfilo	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata	Uniramia
Classe	Mammalia	Mammalia	Amphibia	Insecta
Subclasse	Eutheria	Eutheria	–	Pterygota
Ordem	Primates	Primates	Anura	Orthoptera
Subordem	Anthropoidea	Anthropoidea	–	Ensifera
Família	Hominidae	Hominidae	Ranidae	Tettigoniidae
Subfamília	–	–	Raninae	Phaneropterinae
Gênero	*Homo*	*Gorilla*	*Lithobates*	*Scudderia*

Espécie	*Homo sapiens*	*Gorilla gorilla*	*Lithobates sphenocephala*	*Scudderia furcata*
Subespécie	–	–	–	*Scudderia furcata furcata*

A hierarquia taxonômica de quatro espécies (ser humano, gorila, rã-leopardo-do-sul e esperança). Os táxons superiores são geralmente mais inclusivos que táxons inferiores; no entanto, táxons em dois níveis diferentes podem ser equivalentes em conteúdo. As espécies proximamente aparentadas são unificadas em um ponto mais inferior na hierarquia do que espécies distantemente aparentadas. Por exemplo, os seres humanos e os gorilas são unidos no nível de família (Hominidae) e acima; eles são unidos com a rã-leopardo no nível de subfilo (Vertebrata); e com a esperança no nível de reino (Animalia).

Sistematização versus classificação

A introdução da teoria evolutiva na taxonomia animal mudou o papel do taxonomista, de classificador, para o de **sistematizador**. A classificação denota a construção de classes, agrupamentos de organismos que possuem uma característica comum, denominada essência, utilizada para definir a classe. Os organismos que apresentam a característica essencial são membros da classe por definição, e aqueles que não a apresentam são excluídos. Como as espécies em evolução estão sempre sujeitas a mudanças, a natureza estática das classes as torna uma fundamentação fraca para a taxonomia dos sistemas vivos. A atividade de um taxonomista, cujos grupos de espécies representam a unidade de descendência evolutiva comum, é a sistematização, não a classificação. As espécies colocadas em um grupo taxonômico incluem o ancestral comum mais recente e todos seus descendentes, portanto perfazem um ramo da árvore filogenética da vida. As espécies em um grupo assim formado constituem um sistema de descendência comum, não uma classe definida pela apresentação de uma característica essencial. Ainda é comum, embora tecnicamente errado, que os sistematas chamem os sistemas taxonômicos de classificações.

Como as características organísmicas são herdadas de espécie ancestral para espécie descendente, a variação de caracteres é utilizada para diagnosticar os sistemas de descendência comum. No entanto, não é necessário que um caráter essencial seja mantido através do sistema para seu reconhecimento como um táxon. O papel das características morfológicas e outras na sistematização é, portanto, fundamentalmente diferente do papel dos mesmos caracteres na classificação. Na classificação, o taxonomista pergunta se uma espécie sendo classificada contém as características que definem alguma classe taxonômica em particular; na sistematização, o taxonomista pergunta se as características da espécie confirmam ou rejeitam a hipótese de que descende do ancestral comum mais recente de um táxon em particular. Por exemplo, os vertebrados tetrápodes descendem de um ancestral comum que tinha quatro membros, uma condição retida na maioria, mas não em todos os seus descendentes. Apesar de não terem membros, as cecílias (Capítulo 25) e serpentes (Capítulo 26) são tetrápodes, pois fazem parte desse sistema de descendência comum; outros caracteres moleculares e morfológicos os agrupam, respectivamente, com os anfíbios e lagartos vivos.

Apesar de a estrutura hierárquica da classificação linnaeuniana ser mantida na taxonomia atual, os táxons são grupos de espécies aparentadas por descendência evolutiva com modificações, como diagnosticado pelo compartilhamento de caracteres homólogos. À medida que nos movemos para cima na hierarquia taxonômica de uma espécie até grupos mais inclusivos, cada táxon representa os descendentes de um ancestral mais antigo, ou um ramo maior na árvore da vida.

Nomenclatura binomial das espécies

O sistema de Linnaeus para nomear espécies é chamado de **nomenclatura binomial**. Cada espécie tem um nome latinizado, composto de duas palavras (daí, binomial), grafado em itálico (ou sublinhado, no caso de ser escrito a mão ou datilografado). A primeira palavra é o nome do **gênero**, com a primeira letra maiúscula; a segunda palavra representa o **epíteto da espécie**, que identifica a espécie dentro do gênero, e é grafado em letras minúsculas (ver Quadro 10.1). O grande valor comunicativo dos nomes de espécies em latim é que são utilizados consistentemente por cientistas de todos os países e línguas; são muito mais precisos que nomes populares, que variam cultural e geograficamente.

O nome do gênero é sempre um substantivo, e o epíteto da espécie é em geral um adjetivo que deve concordar em gênero (masculino, feminino e neutro) com o substantivo genérico. Por exemplo: o nome científico do sabiá-comum-norte-americano

é *Turdus migratorius* (L. *turdus*, tordo; *migratorius*, de hábito migratório). O epíteto da espécie nunca deve aparecer sozinho; o nome binomial completo deve ser usado para se referir a uma espécie. Os nomes dos gêneros devem se referir apenas a um grupo de organismos; o mesmo nome não pode ser dado a dois gêneros distintos de animais. O mesmo epíteto de espécie pode ser utilizado, contudo, em diferentes gêneros para denominar espécies diferentes. Por exemplo, o nome científico da subideira-de-peito-branco (ave Sittidae) é *Sitta carolinensis*. O epíteto "*carolinensis*" é utilizado em outros gêneros para as espécies *Poecile carolinensis* (ave da América do Norte) e *Anolis carolinensis* (lagarto da América do Norte) e significa "da Carolina". Todas essas categorias de espécie são designadas utilizando substantivos unitermos, escritos com a primeira letra maiúscula.

Por vezes, uma espécie é dividida em subespécies, utilizando uma nomenclatura trinomial (ver o exemplo da esperança, no Quadro 10.1, e da salamandra, Figura 10.2); tais espécies são denominadas **politípicas.** Os nomes genéricos, específicos e subespecíficos são grafados em itálico (sublinhados, se escritos à mão ou datilografados). Uma espécie politípica contém uma subespécie cujo nome subespecífico repete o epíteto de espécie e uma ou mais subespécies cujo nome subespecífico difere. Portanto, para distinguir as variedades geográficas de *Ensatina eschscholtzii*, uma subespécie é denominada *Ensatina eschscholtzii eschscholtzii*, e nomes subespecíficos diferentes são utilizados para cada uma das outras seis subespécies (Figura 10.2). Tanto o nome do gênero quanto o epíteto podem ser abreviados, como mostrado na Figura 10.2. O reconhecimento formal para subespécies caiu em popularidade entre os taxonomistas porque subespécies são, em geral, baseadas em diferenças pequenas em aparência que, não necessariamente, diagnosticam unidades evolutivas distintas. Quando estudos mais aprofundados revelam que as subespécies assim nomeadas são unidades de linhagens evolutivas distintas, as subespécies são em geral reconhecidas como espécies; e, realmente, muitos autores argumentam que as subespécies de *Ensatina eschscholtzii* são espécies diferentes de fato. As designações de subespécie devem, portanto, ser vistas como afirmativas provisórias, indicando que os *status* de espécies das populações devem ser investigados mais profundamente.

ESPÉCIES

Ao discutir o livro de Darwin, *A Origem das Espécies*, em 1859, Thomas Henry Huxley perguntou: "Em primeiro lugar, o que é uma espécie? A pergunta é simples, porém a resposta correta é difícil de encontrar, mesmo se apelarmos para aqueles que deveriam saber tudo sobre isso." Utilizamos o termo espécie até o momento como se tivesse um significado simples e não ambíguo. Na realidade, o comentário de Huxley é tão válido hoje como o era em 1859. Os nossos conceitos de espécies tornaram-se mais sofisticados, mas a diversidade de conceitos diferentes e discordância quanto ao seu uso são tão evidentes atualmente como o eram no tempo de Darwin.

Apesar de ampla discordância quanto à natureza das espécies, os biólogos utilizam certos critérios para identificar as espécies. Primeiramente, a **descendência comum** é um aspecto central para todos os conceitos modernos de espécie. Os membros de uma espécie devem ter sua ancestralidade em uma população ancestral em comum, porém não necessariamente no mesmo par de pais. As espécies são, portanto, entidades históricas. Um segundo critério é que as espécies precisam ser o **menor agrupamento distinto** de organismos que compartilham padrões de ancestralidade e descendência; de outra maneira ficaria muito difícil separar espécies de táxons mais altos cujos membros também compartilham descendência comum. Os caracteres morfológicos são tradicionalmente importantes para identificar tais grupos, porém caracteres cromossômicos e moleculares são, hoje em dia, utilizados para esse propósito. Um terceiro critério importante é o de **comunidade reprodutiva**. Os membros de uma espécie devem formar uma comunidade reprodutiva que exclui membros de outras espécies. No caso de populações com reprodução sexuada, o cruzamento é crítico para manter uma comunidade reprodutiva. Em se tratando de organismos com reprodução estritamente assexuada, a comunidade reprodutiva perfaz a ocupação de um *habitat* ecológico em particular para que uma população reprodutiva responda como uma unidade às forças evolutivas como seleção natural e deriva genética (Capítulo 6).

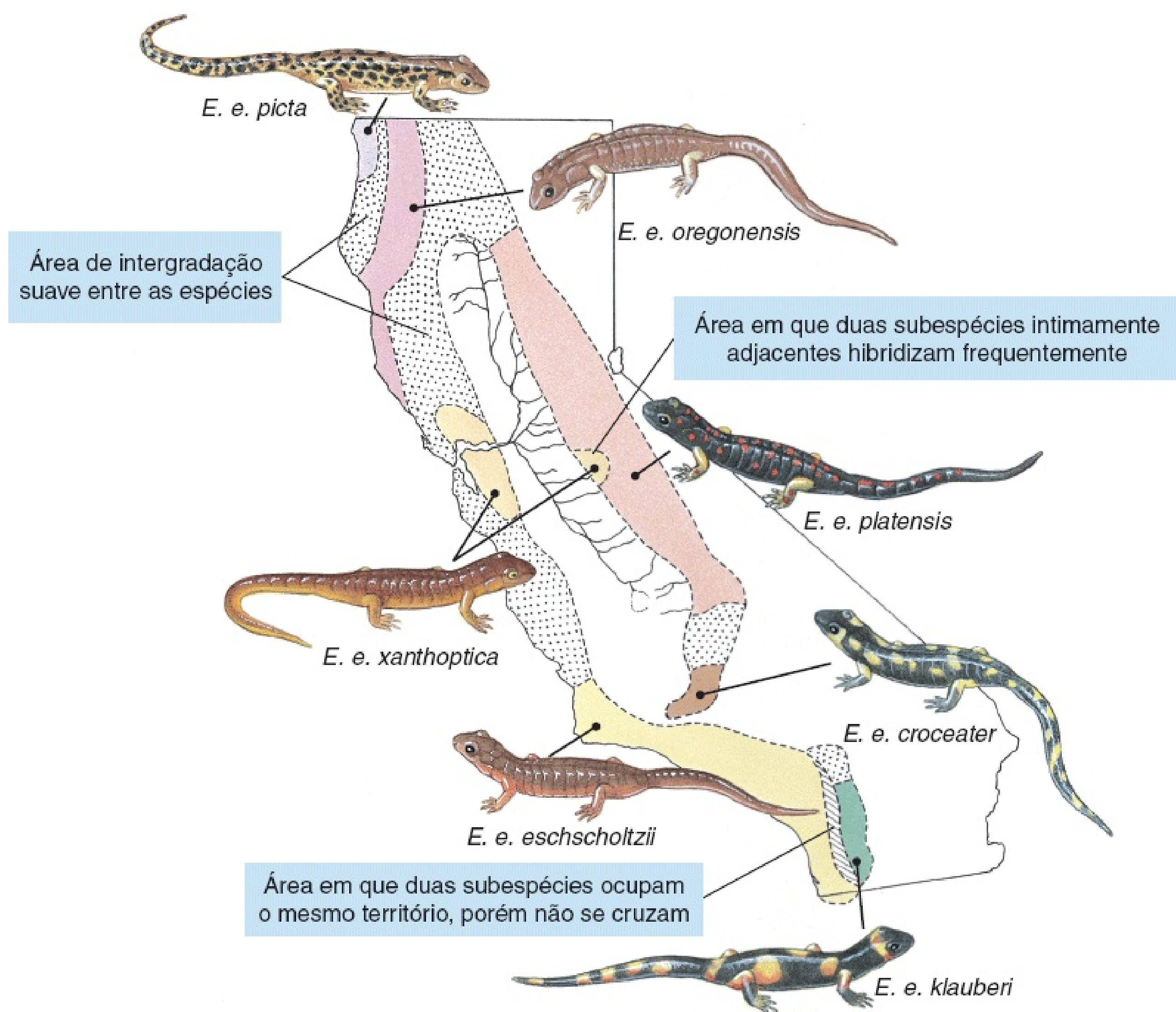


Figura 10.2 Variação geográfica de padrões de cores no gênero de salamandras *Ensatina*. O *status* de espécie dessas populações confundiu os taxonomistas por gerações e continua a confundir. A taxonomia atual reconhece apenas uma espécie (*Ensatina eschscholtzii*) dividida em subespécies como mostrado. A hibridação é evidente entre as populações mais próximas, porém estudos da variação em proteínas e DNA mostram grande quantidade de divergência genética entre as populações. Adicionalmente, as populações das subespécies *E. e. eschscholtzii* e *E. e. klauberi* podem se sobrepor geograficamente, sem cruzamento reprodutivo.

Qualquer espécie apresenta uma distribuição espacial, sua **distribuição geográfica**, e uma distribuição temporal, seu **período evolutivo**. As espécies diferem bastante umas das outras em ambas as dimensões. As espécies com extensões geográficas muito grandes ou distribuições mundiais são chamadas de **cosmopolitas**, enquanto aquelas com distribuições geográficas muito restritas são chamadas **endêmicas**. Se uma espécie fosse restrita a um único ponto no espaço e tempo, teríamos pouca dificuldade em reconhecê-la, e praticamente todos os conceitos de espécie nos levariam à mesma conclusão. Temos poucas dificuldades para distinguir as espécies de animais que encontramos vivendo em nossos parques ou bosques. No entanto, quando comparamos uma população local a populações semelhantes, mas não idênticas, localizada a centenas de quilômetros de distância, pode ser difícil determinar se essas populações representam uma única espécie ou múltiplas espécies (Figura 10.2).

Ao longo do período evolutivo de uma espécie, sua distribuição geográfica pode mudar várias vezes. Uma distribuição geográfica pode ser contínua ou disjunta; esta última apresenta descontinuidades internas onde a espécie não se apresenta. Suponha que encontremos duas populações locais idênticas que vivam a 480 km uma da outra, sem nenhuma população relacionada entre elas. Estaríamos observando uma única espécie com distribuição disjunta ou duas espécies distintas, porém intimamente relacionadas? Suponha agora que essas duas populações se separaram historicamente há 50.000 anos. Seria esse tempo suficiente para que elas tenham evoluído em comunidades reprodutivas isoladas, ou ainda podemos pensar nas duas como parte de uma mesma comunidade reprodutiva? É muito difícil encontrar respostas claras e objetivas para tais questões.

As diferenças entre os conceitos de espécie pertencem à solução desses problemas.

Conceitos tipológicos de espécie

Antes de Darwin, uma espécie era considerada uma entidade distinta e imutável. As espécies eram definidas a partir de características essenciais fixas (geralmente morfológicas) consideradas como padrões criados pela divina providência ou arquétipo. Essa prática constitui o **conceito tipológico (ou morfológico) de espécie**. Os cientistas reconheciam espécies formalmente pela designação de um **espécime-tipo** que era etiquetado e depositado em um museu para representar a forma ou morfologia ideal para a espécie. Quando os cientistas obtinham espécimes adicionais e queriam associá-los a uma espécie, os espécimes-tipo eram consultados. Os novos espécimes eram designados a uma espécie anteriormente descrita se apresentassem as características essenciais do espécime-tipo. As pequenas diferenças do espécime-tipo eram consideradas imperfeições acidentais. As grandes diferenças dos espécimes-tipo existentes levavam um cientista a descrever uma nova espécie com seu próprio espécime-tipo. Dessa maneira, o mundo vivo era classificado em espécies.

Os evolucionistas descartaram o conceito tipológico de espécie, mas algumas de suas tradições continuam. Os cientistas ainda descrevem espécies ao depositar espécimes-tipo em museus, e o espécime-tipo carrega formalmente o nome da espécie. A morfologia dos organismos ainda é igualmente importante no reconhecimento de espécies; porém as espécies em si não são mais vistas como classes de organismos definidos pela apresentação de uma característica essencial. A base da visão de mundo evolutivo é que as espécies são entidades históricas, cujas propriedades sempre estão sujeitas a mudanças. As variações que observamos entre organismos dentro de uma espécie não são uma manifestação imperfeita de um "tipo" eterno; o tipo em si é somente uma abstração retirada da real e importante variação presente dentro da espécie. Um tipo é, na melhor das hipóteses, uma forma média que muda conforme a variação organísmica é organizada ao longo do tempo pela seleção natural. Um espécime-tipo serve apenas como um guia para as características morfológicas gerais que se espera encontrar em uma espécie particular observada atualmente.

A primeira pessoa a descrever um espécime-tipo e publicar o nome de uma espécie nova é chamada de autoridade. O nome da pessoa e a data de publicação são, em geral, escritos após o nome da espécie. Dessa maneira, *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758, nos diz que Linnaeus foi a primeira pessoa a publicar o nome da espécie desse gambá. Por vezes, o gênero de uma espécie é revisado após sua descrição inicial. Nesse caso, o nome da autoridade é apresentado em parênteses. O lagarto-monitor-do-nilo é denominado *Varanus niloticus* (Linnaeus, 1766), pois a espécie foi originalmente nomeada por Linnaeus como *Lacerta nilotica* e, subsequentemente, colocada em um gênero diferente.

Conceito biológico de espécie

O conceito de espécie mais influente, inspirado pela teoria evolutiva darwiniana, é o **conceito biológico de espécie** formulado por Theodosius Dobzhansky e Ernst Mayr. Esse conceito foi cunhado durante a síntese evolutiva feita nos anos 1930 e 1940 a partir de ideias anteriores, e foi redefinido e retrabalhado muitas vezes desde então. Em 1982, Mayr definiu o conceito biológico de espécie da seguinte maneira: "*Uma espécie é uma comunidade reprodutiva de populações (isoladas reprodutivamente de outras) que ocupa um nicho específico na natureza*." Note que uma espécie é definida aqui de acordo com propriedades reprodutivas de uma população, e não de acordo com a posse de alguma característica organísmica específica. Uma espécie é uma **população intercruzante** que apresenta descendência comum e compartilha características variáveis. Os estudos de variação populacional com características de morfologia, estrutura cromossômica e genética molecular são bastante úteis para avaliar as fronteiras geográficas de populações intercruzantes na natureza. O critério do "nicho" (ver Capítulo 38) reconhece que membros de uma comunidade reprodutiva devem também ter propriedades ecológicas semelhantes.

Como uma comunidade reprodutiva deve manter uma coesão genética, espera-se que a variação organísmica seja relativamente baixa e contínua dentro de espécies, e descontínua entre espécies. Apesar de a espécie biológica ser baseada em propriedades reprodutivas da população em vez de morfologia, a morfologia pode nos ajudar a diagnosticar as espécies biológicas. Algumas vezes, o *status* de espécie pode ser avaliado diretamente conduzindo-se experimentos de cruzamento. No entanto, reprodução controlada é possível apenas em uma minoria dos casos. Portanto, nossas decisões quanto à identificação das espécies normalmente são feitas observando a variação de caracteres. A variação de caracteres moleculares é muito útil

para identificar fronteiras geográficas de comunidades reprodutivas. Os estudos moleculares revelaram a ocorrência de **espécies crípticas (ou espécie-irmã)** (Capítulo 6), que são muito similares morfologicamente para serem diagnosticadas como espécies diferentes apenas utilizando caracteres morfológicos.

A crítica ao conceito biológico de espécie revelou uma série de problemas percebidos. Primeiramente, o conceito não tem uma dimensão temporal explícita. Ele fornece um método para avaliar o *status* de espécie para populações contemporâneas, porém ajuda muito pouco a traçar a duração temporal da linhagem de uma espécie ao longo de sua história passada. Os proponentes do conceito biológico de espécie discordam constantemente sobre o grau de isolamento reprodutivo necessário para considerarmos duas populações como espécies separadas, revelando um pouco de ambiguidade no conceito. Por exemplo, será que a ocorrência de um pouco de hibridização entre populações em uma área geográfica limitada pode determinar que as populações são uma única espécie, apesar das diferenças evolutivas entre elas? Um outro problema é que, como o conceito biológico de espécie enfatiza o intercruzamento como o critério da comunidade reprodutiva, ele nega a existência de espécies que se reproduzem apenas de maneira assexuada. No entanto, é prática comum em sistemática descrever espécies para todos os grupos de organismos, sejam eles sexuados ou assexuados.

Conceitos evolutivo e de coesão de espécie

A dimensão do tempo ocasiona problemas evolutivos óbvios para o conceito biológico de espécie. Como relacionamos espécimes fósseis com as espécies biológicas reconhecidas hoje? Se rastrearmos uma linhagem ao longo do tempo, quão longe devemos ir até cruzarmos uma barreira de espécie? Se seguirmos uma genealogia contínua de populações ao longo do tempo, até o ponto onde duas espécies convergem no ancestral em comum, precisaríamos cruzar pelo menos uma barreira de espécie em algum ponto. Seria bem difícil, no entanto, decidir onde demarcar a separação entre as duas espécies.

Para solucionar esse problema, o **conceito de espécie evolutiva** foi proposto pelo especialista em paleontologia de mamíferos George Gaylord Simpson (Figura 10.3) para adicionar a dimensão de tempo evolutivo ao conceito biológico de espécie. Esse conceito persiste numa forma modificada até hoje. Uma definição atual do conceito de espécie evolutiva é *uma linhagem única de populações ancestrais e descendentes que mantém sua identidade separada de outras linhagens semelhantes e tem suas próprias tendências evolutivas e destino histórico.* Note que o critério de descendência comum é mantido na necessidade de a linhagem ter sua identidade histórica distinta. A coesão reprodutiva é o método pelo qual uma espécie mantém sua identidade separada de outras linhagens de maneira a manter seu destino evolutivo independente. Os mesmos tipos de características diagnósticas discutidas para o conceito biológico de espécie são relevantes para identificar espécies evolutivas, apesar de que, na maioria dos casos, apenas características morfológicas estão disponíveis a partir de fósseis. De maneira distinta do conceito biológico de espécie, o conceito evolutivo de espécie aplica-se tanto a formas com reprodução sexuada como com reprodução assexuada. Enquanto a continuidade de características diagnósticas é mantida pela linhagem em evolução, ela é reconhecida como a mesma espécie. Mudanças bruscas em características diagnósticas marcam as fronteiras de espécies distintas no tempo evolutivo.

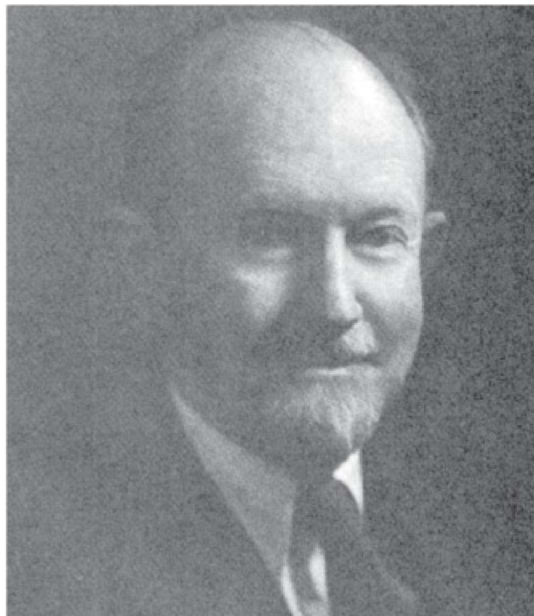


Figura 10.3 George Gaylord Simpson (1902-1984) formulou os princípios da taxonomia evolutiva.

A habilidade de populações geográficas de evoluir coletivamente como uma única entidade geneticamente coesiva ao longo do tempo evolutivo é crítica para o conceito de espécie evolutiva. O geneticista de populações Alan Templeton atualizou esse conceito em 1989 para tornar explícita a expectativa de que as populações de uma espécie evoluem como uma unidade geneticamente coesiva por meio da seleção natural e da deriva genética. Templeton definiu seu **conceito de espécie coesa** da seguinte maneira: *a população mais inclusiva de indivíduos que apresenta o potencial para coesão fenotípica através de mecanismos intrínsecos de coesão.* Os mecanismos de coesão incluem fluxo gênico através da distribuição geográfica da espécie, perda compartilhada de alelos através de deriva genética e modificações genéticas compartilhadas causadas pela seleção natural. Uma outra maneira de definir o critério de coesão é que qualquer indivíduo em uma espécie é um possível ancestral comum da espécie inteira em algum momento futuro. Por exemplo, um novo alelo que surge por mutação em uma única pessoa poderia espalhar-se pela população humana ao longo de muitas gerações, até ser compartilhado por todos os membros da espécie em um momento futuro. As novas mutações que surgem em outra espécie, mesmo nos nossos parentes mais próximos do gênero *Pan*, não podem entrar no *pool* gênico humano.

Conceito filogenético de espécie

O ornitólogo Joel Cracraft definiu o último conceito apresentado: **conceito filogenético de espécie**. O conceito filogenético de espécie foi definido como *um agrupamento irredutível (basal) de organismos diagnosticamente distintos de outros grupos semelhantes e no qual existe um padrão parental de ancestralidade e descendência.* Esse conceito enfatiza mais fortemente o critério da descendência comum. Tanto grupos sexuados como assexuados estão incluídos.

Uma espécie filogenética é uma única linhagem de população sem ramificação detectável. A diferença principal na prática entre o conceito evolutivo/de coesão e o conceito filogenético de espécies é que o último enfatiza reconhecer como espécies diferentes os menores agrupamentos de organismos que sofreram mudança evolutiva independente. Os conceitos de espécie evolutiva e de coesão colocam maior ênfase na possibilidade de populações historicamente separadas terem o potencial biológico para se fundirem em uma única linhagem no futuro. Os conceitos de espécie evolutiva e de coesão agrupariam em uma única espécie populações geograficamente separadas que demonstram alguma divergência filogenética, porém são julgadas similares em suas “tendências evolutivas”, permitindo dessa maneira trocas gênicas futuras e possível fusão, enquanto o conceito de espécie filogenética as trataria como espécies separadas. Em geral, um número maior de espécies seria descrito utilizando-se o conceito filogenético de espécie do que com qualquer outro conceito e, por essa razão, muitos taxonomistas consideram-no impraticável. Pela aderência estrita à sistemática cladística (ver adiante), o conceito filogenético de espécie é ideal, pois apenas esse conceito garante unidades monofiléticas no nível de espécie.

O conceito filogenético de espécie propositalmente desconsidera os detalhes do processo evolutivo e nos dá um critério que permite descrever espécies, sem necessitar primeiramente conduzir estudos detalhados sobre processos evolutivos. Os proponentes desse conceito não necessariamente desprezam a importância do estudo de processos evolutivos. Eles argumentam, contudo, que o primeiro passo para estudar processos evolutivos é ter uma clara ideia da história da vida. Para cumprir essa tarefa, o padrão de descendência comum deve ser reconstruído da maneira mais detalhada possível, começando pelas menores unidades taxonômicas que têm uma história de descendência comum distinta de outras unidades semelhantes.

Dinamismo dos conceitos de espécie

O herpetologista Kevin de Queiroz argumenta que os vários conceitos de espécies concorrentes têm um princípio comum subjacente apesar de suas diferenças. Em cada caso, uma espécie constitui um segmento de uma linhagem de nível populacional, o que Kevin de Queiroz chama de **conceito de linhagem geral** de espécies. No conceito de espécies biológicas, o segmento é temporariamente curto, sendo a comunidade reprodutiva entre as populações de reprodução sexuada o atributo secundário principal que separa o conceito de espécie biológica dos outros. No conceito de espécies filogenéticas, uma linhagem de população foi diagnosticada como tendo evoluído independentemente já que sua separação evolutiva de uma outra linhagem fornece o atributo secundário que distingue esse conceito de outros. O conceito de linhagem geral de espécies tem se tornado popular entre os sistematas porque enfatiza o objetivo comum de identificar a história filogenética de linhagens de nível populacional em detalhes. Não resolve o problema, no entanto, os taxonomistas que usam conceitos de espécies concorrentes podem ser bastante diferentes no que se refere a quantas espécies julgam importantes de um binomial de Linnaeus

de origem latina (ver o quadro "Conceitos de espécie na prática").

Os taxonomistas concordam que linhas populacionais historicamente distintas, as espécies do conceito de espécie filogenética, são organismos reais por natureza. Tais organismos existem como unidades indivisíveis do processo evolutivo e mudam independentemente de nosso conhecimento deles. Os defensores dos outros conceitos de espécie não negam essas alegações, mais consideram tais linhagens muito numerosas e efêmeras para que cada uma delas mereça reconhecimento com um binomial de origem latina da espécie, principalmente quando as diferenças biológicas entre as linhagens forem julgadas superficiais. Dado o poder dos dados genéticos moleculares para diagnosticar as linhagens de espécies, talvez não seja prático esperar que seja dado um *status* formal de espécie para cada uma. Um sistema taxonômico deve ser prático para nos servir bem, mas, quando cedemos à praticidade, arriscamos transformar nossas espécies reconhecidas em construções arbitrárias que perdem sua integridade como indivíduos naturais.

A atual controvérsia, relativa aos conceitos de espécie, não deve ser considerada frustrante. Quando um campo de investigação científica entra em fase de crescimento dinâmico, conceitos antigos são refinados ou substituídos por conceitos novos e mais progressivos. O debate ativo que ocorre dentro da sistemática demonstra que esse campo adquiriu atividade e importância sem precedentes na biologia. Assim como o tempo de Thomas Henry Huxley foi de enormes avanços na biologia, o tempo presente também o é. Ambos os momentos são marcados por reconsiderações fundamentais sobre o significado de espécie. Os pesquisadores interessados na ramificação de linhagens evolutivas, evolução de barreiras reprodutivas entre populações (Capítulo 6) ou em propriedades ecológicas de espécies podem favorecer diferentes tipos de conceitos. Os conflitos entre os conceitos atuais levam-nos para o futuro. Em muitos casos, diferentes conceitos concordam sobre a localização das fronteiras entre espécies, e as discordâncias identificam casos particularmente interessantes da evolução em ação. Entender as perspectivas conflitantes, em vez de aprender um único conceito, é, portanto, de suma importância para pessoas que se iniciam no estudo da zoologia.

Código de barras do DNA das espécies

O **código de barras do DNA** (*DNA barcoding*) é uma técnica que visa identificar os organismos, utilizando informação de sequências de um gene padrão presente em todos os animais. O gene mitocondrial que codifica a subunidade 1 da citocromo *c* oxidase (*COI*), que contém cerca de 650 pares de bases de nucleotídios, é uma região de "código de barras" padrão para os animais. As sequências de DNA do *COI* geralmente variam entre animais da mesma espécie, porém não muito extensivamente, de maneira que a variação dentro de uma espécie é muito menor que as diferenças entre as espécies. O código de barras é aplicado aos espécimes na natureza retirando uma pequena amostra de DNA do sangue ou de algum tecido dispensável. O método é útil também para espécimes em museus de história natural, zoológicos, aquários e coleções de tecidos congelados. As sequências de DNA dessas fontes são checadas com relação a uma biblioteca de referência pública de identificadores de espécies para associar os espécimes desconhecidos com as espécies conhecidas. O código de barras não resolve as controvérsias quanto ao uso de diferentes conceitos de espécie, mas geralmente permite identificar a origem de um espécime para uma população local, informação valiosa independente do *status* de espécie assinalado pelo taxonomista.

Conceitos de espécie na prática

Estes exemplos hipotéticos ilustram condições que desafiam a avaliação dos taxonomistas da quantidade de espécies representada por um grupo de populações estudado. I. Duas populações geográficas de formas reprodutivas sexuadas fazem contato geográfico através de uma fronteira onde ocorrem híbridos (prole cujos pais são de diferentes populações geográficas) (I.A. os híbridos naturais são férteis; I.B. os híbridos naturais não são férteis). II. Duas populações geograficamente alopátricas de formas reprodutivas sexuadas parecem morfológica e ecologicamente equivalentes (I.A. cruzamentos artificiais produzem híbridos férteis; I.B. cruzamentos artificiais produzem híbridos não férteis). III. Seis populações geneticamente divergentes de formas reprodutivas sexuadas têm relações geográficas e filogenéticas conforme mostrado com híbridos entre as populações B e D. As populações de A–C (grupo 1) são morfologicamente indistinguíveis entre si, mas diferem das populações D–F (grupo 2), que são morfologicamente indistinguíveis entre si (III. A. os grupos 1 e 2 são ecologicamente equivalentes; III.B. os grupos 1 e 2 são ecologicamente distintos). IV. As populações de reprodução sexuada A–E são geneticamente divergentes, mas semelhantes em ecologia e morfologia; a população F derivou da população E por meio de um evento fundador e está reprodutivamente isolada das outras. V. Duas populações alopátricas de animais cuja

reprodução é apenas assexuada são ecológica e morfologicamente distintas entre si. Cada quadro indica o número de espécies diferentes que um taxonomista reconheceria usando os conceitos de espécies no título de cada coluna. Alguns conceitos têm ambiguidades inerentes, dando espaço ao julgamento individual e separando os que tendem a agrupar e os que tendem a enfatizar as diferenças; tais casos são indicados por "1–2" na coluna apropriada com a fonte da ambiguidade indicada na coluna 5. Suponhamos que as populações individuais discutidas sejam geneticamente homogêneas internamente com base nos dados genéticos moleculares, mas tenham sido diagnosticadas como distintas por outros usando esses mesmos dados.

Geografia/filogenia		Espécie biológica	Espécie de coesão e evolutiva	Espécie filogenética	Fonte de ambiguidade
I. (1, 2; zona híbrida)	A. Híbridos férteis	1 - 2	1 - 2	2	O 1 e o 2 irão finalmente se fundir ou permanecerão distintos com uma pequena zona híbrida?
	B. Híbridos inférteis	2	2	2	Nenhum
II. Cruzamento artificial (1, 2)	A. Híbridos férteis	1	1	2	Nenhum
	B. Híbridos inférteis	2	2	2	Nenhum
III. (1: A, B, C; 2: D, E, F; Zona híbrida (fértil); A B C D E F)	A. 1 e 2 são ecologicamente semelhantes	1 - 2	1 - 2	6	O 1 e o 2 finalmente se fundirão ou permanecerão distintos com uma pequena zona híbrida?
	B. 1 e 2 são ecologicamente distintas	1 - 2	2	6	O isolamento ecológico é suficiente para separar o *status* da espécie sem o isolamento reprodutivo?
IV. (A, B, C, D, E; F; A B C D E F)		2	2	6	Nenhum
V. (1, 2)		0	2	2	Nenhum

CARACTERES TAXONÔMICOS E RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA

Um dos grandes objetivos da sistemática é inferir a árvore evolutiva ou **filogenia** que relaciona todas as espécies atuais e extintas. Essa tarefa é realizada identificando características organísmicas, formalmente denominadas **caracteres**, que variam entre as espécies. Um caráter é qualquer característica que o taxonomista usa para estudar a variação dentro das espécies e entre elas. Os taxonomistas encontram caracteres observando padrões de similaridade entre organismos nas características morfológicas, cromossômicas e moleculares (adiante), e, menos frequentemente, ecológicas ou comportamentais. A análise filogenética depende de encontrar entre os organismos características compartilhadas que são herdadas de um ancestral comum. A similaridade de caracteres que resulta de ancestral comum é chamada de **homologia** (Capítulo 6). A similaridade

nem sempre reflete ancestralidade comum. A origem evolutiva independente de características similares produz padrões de similaridade entre organismos que deturpam a descendência comum; essa ocorrência complica o trabalho dos taxonomistas. A similaridade de caracteres que erroneamente representa descendência comum é chamada de similaridade não homóloga ou **homoplasia**. A endotermia das aves e dos mamíferos é uma ilustração da homoplasia; essa condição surgiu separadamente em linhagens ancestrais de aves e mamíferos. A variação em outros caracteres mostra que as aves e os mamíferos não são parentes próximos (Capítulo 26). Para um exemplo de homoplasia molecular, ver a interpretação do caráter 41 (adiante) no quadro interpretativo, Filogenias de sequências de DNA.

Utilização da variação de caracteres para reconstruir a filogenia

Para inferir a filogenia de um táxon usando caracteres que variam entre suas espécies, o primeiro passo é determinar que forma variante de cada caráter estava presente no ancestral comum de todo o táxon de interesse. Esse estado de caráter é denominado **ancestral** para o táxon como um todo. Presumimos, então, que todas as outras formas variantes do caráter surgiram posteriormente no grupo, e essas são denominadas evolutivamente de **estados de caráter derivados**. Determinar a **polaridade** de um caráter quer dizer identificar qual de seus estados contrastantes é ancestral e quais são derivados. Por exemplo, se considerarmos como um caráter a dentição dos vertebrados amniotas (répteis, aves e mamíferos), a presença × ausência de dentes constituem estados de caráter alternativos. Os dentes estão ausentes nas aves modernas, porém presentes na maioria dos outros amniotas. Para avaliar a polaridade desse caráter, devemos determinar que estado de caráter, presença ou ausência de dentes, caracteriza o ancestral em comum mais recente dos amniotas e que estado foi derivado subsequentemente.

O método utilizado para examinar a polaridade de um caráter variável é chamado **comparação por grupo externo**. Consultamos então um grupo adicional de organismos, denominado **grupo externo**, que é filogeneticamente próximo, porém não dentro do táxon estudado. Inferimos que qualquer estado de caráter encontrado, tanto dentro do táxon estudado como no grupo externo, é ancestral para o táxon estudado. Os anfíbios e os diferentes grupos de peixes teleósteos constituem grupos externos apropriados para os amniotas para polarizar a variação na dentição. Os dentes estão geralmente presentes em anfíbios e peixes ósseos; portanto, inferimos que a presença de dentes é ancestral para os amniotas e a ausência é derivada. A observação de muitos dentes nos crocodilos, os parentes vivos mais próximos das aves, fortalece essa inferência. A polaridade desse caráter indica que os dentes foram perdidos na linhagem ancestral de todas as aves modernas. A polaridade dos caracteres é avaliada mais efetivamente quando diversos grupos externos diferentes são utilizados. Todos os estados de caráter encontrados no grupo de estudo que estão ausentes nos grupos externos apropriados são considerados derivados.

As espécies que compartilham estados de caráter derivados formam subgrupos dentro do grupo de estudo denominados **clados** (Gr. *klados*, ramo). Um estado de caráter derivado compartilhado pelos membros de um clado é formalmente denominado **sinapomorfia** (Gr. *synapsis*, agrupando, + *morphe*-, forma) desse clado. Os taxonomistas utilizam sinapomorfias como evidência de homologia para inferir que um grupo de espécies em particular forma um clado. Entre os vertebrados amniotas atuais, a ausência de dentes e a presença de penas são sinapomorfias que identificam as aves como um clado. Um clado corresponde a uma unidade de descendência evolutiva comum, e inclui uma linhagem ancestral e todos os descendentes dessa linhagem. O padrão formado pelos estados derivados de todos os caracteres dentro do táxon de estudo revela uma **hierarquia aninhada** de clados dentro de clados. O objetivo é identificar todos os clados diferentes aninhados dentro do táxon de estudo, o que pode resultar em um relatório completo da estrutura de descendência comum dentre as espécies do táxon.

Os estados de caráter ancestrais para um táxon são denominados **plesiomórficos**, e o compartilhamento de estados ancestrais entre espécies é denominado **simplesiomorfia**. Ao contrário das sinapomorfias, contudo, as simplesiomorfias não proporcionam informação útil quanto ao aninhamento de clados dentro de clados. No exemplo dado, descobrimos que a presença de dentes é uma característica plesiomórfica para os vertebrados amniotas. Se agrupássemos os grupos dos mamíferos e dos répteis, que possuem dentes, com a exclusão das aves modernas, não teríamos um clado válido. As aves também descendem dos ancestrais comuns aos répteis e mamíferos e, portanto, situam-se em qualquer clado que inclua todos os répteis e os mamíferos. Os erros na determinação da polaridade de caracteres podem claramente introduzir erros na inferência filogenética. No entanto, é importante notar que os estados de caráter que são plesiomórficos em um nível taxonômico podem ser sinapomorfias em um nível mais inclusivo. Por exemplo, a presença de mandíbulas portadoras de dentes é uma sinapomorfia de vertebrados gnatostomados (Capítulo 23), um grupo que inclui amniotas mais anfíbios, peixes

teleósteos e peixes cartilaginosos, apesar de dentes terem sido perdidos em outros gnatostomados. O objetivo da análise filogenética pode ser reformulado como o de encontrar o nível taxonômico apropriado no qual qualquer estado de caráter é uma sinapomorfia. O estado de caráter é então utilizado para identificar um clado.

Uma hierarquia aninhada é então apresentada em um diagrama ramificado chamado **cladograma** (Figura 10.4; veja também a Figura 6.16 e tente reconstruir esse cladograma utilizando apenas o compartilhamento de sinapomorfias numeradas entre as espécies de aves). Os taxonomistas em geral fazem uma distinção entre um cladograma e uma **árvore filogenética**. Os ramos de um cladograma são apenas um artifício formal que indica a hierarquia aninhada de clados dentro de clados. O cladograma não é estritamente equivalente a uma árvore filogenética na qual os ramos representam linhagens reais que ocorreram no passado evolutivo. Para obtermos uma árvore filogenética, devemos adicionar ao cladograma importantes interpretações relativas a ancestrais, duração de linhagens evolutivas, ou quantidade de mudança evolutiva que ocorreu entre as linhagens. Um cladograma é geralmente utilizado como uma primeira aproximação da estrutura ramificada da árvore filogenética correspondente.

Fontes de informação filogenética

Encontramos caracteres utilizados para construir cladogramas na morfologia comparada (incluindo embriologia), citologia comparada e bioquímica comparada. A **morfologia comparada** examina as formas variáveis e os tamanhos de estruturas organísmicas, incluindo suas origens no desenvolvimento. Tanto os caracteres macroscópicos como os microscópicos são utilizados, incluindo os detalhes da estrutura celular revelados pela histologia. Como visto nos Capítulos 23 até 28, as estruturas variáveis de ossos do crânio, ossos dos membros e tegumento (escamas, pelos, penas) são particularmente importantes para reconstruir a filogenia dos vertebrados. A morfologia comparada utiliza espécimes obtidos tanto de organismos vivos quanto de restos fossilizados. A **bioquímica comparada** utiliza sequências de aminoácidos em proteínas e as sequências de nucleotídios em ácidos nucleicos (Capítulo 5) para identificar caracteres variáveis para construção de um cladograma (Figura 10.5). O sequenciamento direto de DNA é aplicado rotineiramente aos estudos filogenéticos; no entanto, as comparações entre sequências de proteínas são em geral indiretas, envolvendo métodos imunológicos ou de aloenzimas (ver Figura 6.32), ou inferências a partir de sequências de DNA que codificam enzimas. Estudos recentes mostram que a bioquímica comparada pode ser aplicada a alguns fósseis somada à dos organismos atuais. A **citologia comparada** (também chamada de cariologia) utiliza a variação nos números, formas e tamanhos de cromossomos e suas partes (ver Capítulos 3 e 6) a fim de obter caracteres variáveis para construir cladogramas. A citologia comparada é utilizada quase que exclusivamente em organismos atuais e não nos fossilizados.

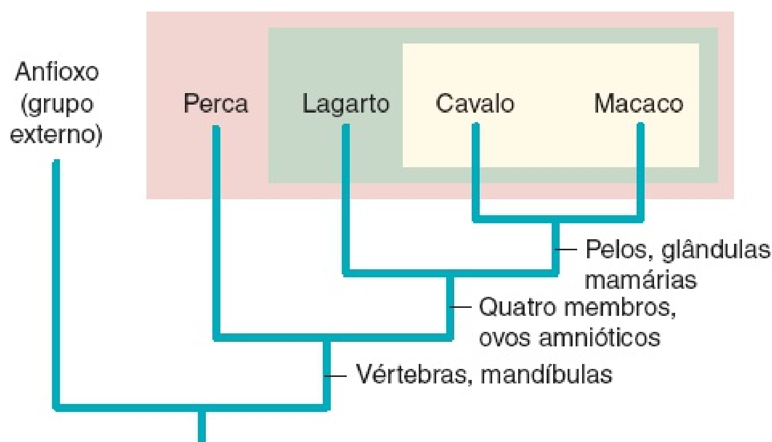


Figura 10.4 A hierarquia aninhada representada por um cladograma de cinco táxons cordados (anfioxo, perca, lagarto, cavalo, macaco). O anfioxo é o grupo externo, e o grupo de estudo é formado pelos quatro vertebrados. Geramos um cladograma simples a partir de quatro caracteres que variam entre os vertebrados: presença *versus* ausência de quatro membros, ovos amnióticos, pelos e glândulas mamárias. Para todos os quatro caracteres, ausência é o estado ancestral nos vertebrados, porque esta é a condição do grupo externo, o anfioxo; para todo caráter, a presença é o estado derivado nos vertebrados. Por compartilhar a presença de quatro membros e ovos amnióticos como sinapomorfias, o lagarto, o cavalo e o macaco formam um clado em relação à perca. Esse clado é subdividido ainda mais em duas sinapomorfias (presença de pelos e glândulas mamárias) que unem o

cavalo e o macaco em relação ao lagarto. Sabemos, por comparações que envolvem animais mais distantemente aparentados, que vértebras e mandíbulas constituem sinapomorfias de vertebrados, e que o anfioxo, por não ter essas características, está fora do clado dos vertebrados.

Figura 10.5 Uma árvore filogenética inicial de amniotas representativos, baseada em substituições de base, inferidas no gene que codifica a proteína respiratória, o citocromo *c*. Os números nos ramos indicam a expectativa mínima de mudanças mutacionais necessárias para explicar as substituições de aminoácido ao longo de diferentes linhagens evolutivas. A publicação dessa árvore por Fitch e Margoliash, em 1967, foi fundamental para convencer os sistematas que sequências moleculares continham informação filogenética. Os trabalhos subsequentes confirmaram algumas hipóteses, inclusive a hipótese de que mamíferos (em azul) e aves (em vermelho) formam clados que não se sobrepõem, porém rejeitam outras; o canguru, por exemplo, deveria estar para fora de um ramo que contém todos os outros mamíferos amostrados.

Para adicionar uma escala de tempo evolutiva necessária para produzir uma árvore filogenética, devemos consultar o registro fóssil. Podemos procurar pela aparição mais antiga em fósseis com características morfológicas derivadas para estimar as idades dos clados definidos por aqueles caracteres. A idade de um fóssil que apresenta os caracteres derivados de um clado em particular é determinada por datação radioativa (Capítulo 6). Um exemplo de árvore filogenética construída que utiliza esses métodos é a Figura 25.1, no Capítulo 25.

Podemos utilizar dados da bioquímica comparada para estimar as idades de diferentes linhagens em uma árvore filogenética. Algumas proteínas e sequências de DNA divergem seguindo taxas aproximadamente lineares ao longo do tempo evolutivo. A idade do ancestral comum mais recente de duas espécies, portanto, é proporcional às diferenças medidas entre suas proteínas e sequências de DNA. Calibramos a evolução de proteínas e as sequências de DNA medindo sua divergência entre as espécies cujos ancestrais comuns mais recentes foram datados utilizando fósseis. Utilizamos então a calibração molecular evolutiva para estimar as idades de outros ramos na árvore filogenética.

TEORIAS TAXONÔMICAS

Uma teoria taxonômica estabelece os princípios que utilizamos para reconhecer e classificar grupos taxonômicos. Existem

duas teorias atualmente utilizadas em taxonomia: (1) a taxonomia evolutiva e (2) a sistemática filogenética (cladística). Ambas são baseadas em princípios evolutivos. Entretanto, essas duas teorias diferem segundo o modo como os princípios evolutivos são utilizados. Essas diferenças têm implicações importantes quanto ao modo como utilizamos a taxonomia para estudar os processos evolutivos. A taxonomia evolutiva renova a sistemática filogenética e retém muitos aspectos da taxonomia de Linnaeus; por este motivo, é chamada, algumas vezes, de "taxonomia evolutiva tradicional". A taxonomia evolutiva foi bem estabelecida na década de 1940; a sistemática filogenética surgiu na década de 1960 como uma substituição para a taxonomia evolutiva, que alguns sistematas consideravam arbitrária e enganosa.

A relação entre um grupo taxonômico e uma árvore filogenética ou cladograma é importante para ambas as teorias. Essa relação pode ter uma das três formas possíveis: **monofilia, parafilia** ou **polifilia** (Figura 10.6). Um táxon é monofilético se inclui o ancestral comum mais recente do grupo e todos os descendentes desse ancestral (Figura 10.6A). Os termos "grupo monofilético" e "clado" são sinônimos. Um táxon é parafilético se inclui o ancestral comum mais recente de todos os membros de um grupo e alguns, mas não todos os descendentes daquele ancestral (Figura 10.6B). Um táxon é polifilético se não inclui o ancestral comum mais recente de todos os membros de um grupo; essa condição requer que o grupo tenha pelo menos duas origens evolutivas separadas, em geral tendo ocorrido aquisição evolutivamente independente de características similares (Figura 10.6C).

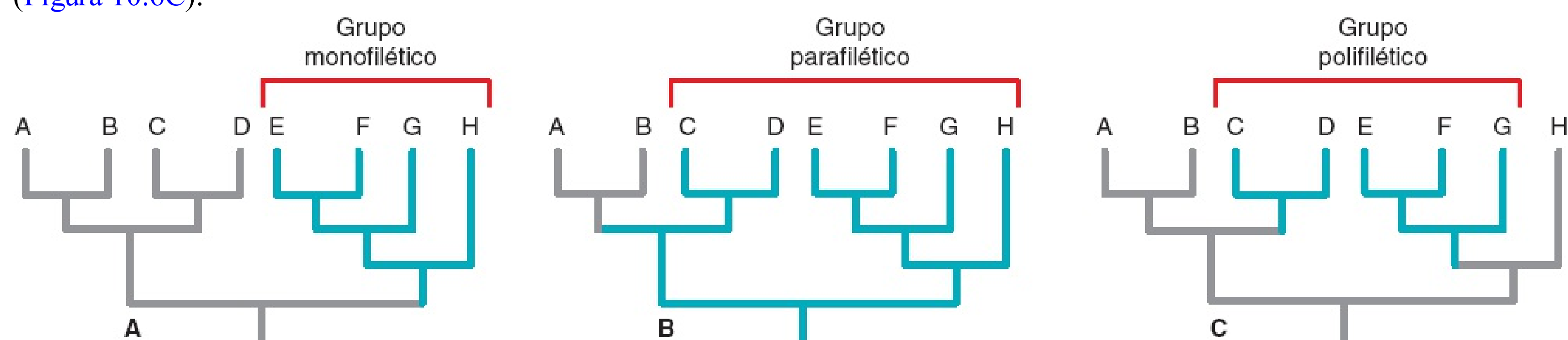


Figura 10.6 Relações entre filogenia e grupos taxonômicos ilustrando uma filogenia hipotética entre oito espécies (de A a H). **A.** *Monofilia* – um grupo monofilético contém o ancestral comum mais recente de todos os membros do grupo e todos os seus descendentes. **B.** *Parafilia* – um grupo parafilético contém, tipicamente, o ancestral comum mais recente de todos os membros de um grupo e alguns dos seus descendentes, mas não todos. **C.** *Polifilia* – um grupo polifilético não contém, tipicamente, o ancestral comum mais recente de todos os membros do grupo; consequentemente, o grupo tem pelo menos duas origens filogenéticas separadas. Os grupos monofiléticos e parafiléticos são convexos, o que significa que se pode traçar um caminho de qualquer membro do grupo a outro membro sem sair do grupo; qualquer grupo que falhe no teste de convexidade é considerado polifilético.

Os grupos monofiléticos e parafiléticos compartilham a propriedade de **convexidade**, que os separa dos grupos polifiléticos. Um grupo é convexo se você consegue traçar um caminho entre qualquer dos membros do grupo em um cladograma ou árvore filogenética sem sair do grupo. Por exemplo, na Figura 10.6 você poderia traçar uma conexão entre qualquer par de pontos nas áreas azuis das partes A ou B sem sair da área azul. Para o grupo polifilético na parte C da Figura 10.6, é impossível traçar um caminho completo conectando as espécies C e E sem sair da área azul. Na Figura 10.6C, se um sistemata adicionar o caminho completo que conecta as espécies C e E até o grupo mostrado, mas continuar a omitir os caminhos que levam às espécies A, B e H, então o novo grupo seria convexo e parafilético, em vez de polifilético. A demonstração de que o grupo não é convexo é o critério formal para considerar o grupo polifilético.

Tanto a taxonomia cladística como a taxonomia evolutiva aceitam grupos monofiléticos e rejeitam grupos polifiléticos. Contudo, elas diferem na aceitação dos grupos parafiléticos, e essa diferença tem importantes implicações evolutivas.

Taxonomia evolutiva

A **taxonomia evolutiva** incorpora dois princípios evolutivos distintos para reconhecer e classificar táxons mais altos: (1) descendência comum e (2) quantidade de modificação evolutiva adaptativa, como mostrada em uma árvore filogenética. Os táxons evolutivos devem apresentar uma única origem evolutiva, e devem mostrar características adaptativas singulares.

George Gaylord Simpson (Figura 10.3) e Ernst Mayr (ver Figura 6.19) foram altamente influentes no desenvolvimento e na formalização dos procedimentos da taxonomia evolutiva. De acordo com Simpson e Mayr, um ramo em particular em uma árvore evolutiva é considerado um táxon superior se representa uma **zona adaptativa** distinta. Simpson descreve uma zona adaptativa como "uma reação característica e relação mútua entre ambiente e organismo, um meio de vida e não um lugar onde se vive". Ao entrar em uma nova zona adaptativa através de uma modificação fundamental em estrutura e comportamento organísmicos, uma população em evolução pode utilizar recursos ambientais de maneira nova.

Um táxon que constitui uma zona adaptativa distinta é denominado um **grado**. Simpson dá o exemplo dos pinguins como uma zona adaptativa distinta entre as aves. A linhagem imediatamente ancestral a todos os pinguins sofreu modificações fundamentais na forma do corpo e asas para mudar da locomoção aérea para locomoção aquática (Figura 10.7). As aves aquáticas que usam seu aparelho de voo para se locomoverem tanto no ar quanto na água são um tanto quanto intermediárias em *habitat*, morfologia e comportamento entre as zonas adaptativas aérea e aquática. De qualquer maneira, as óbvias modificações voltadas para natação nas asas e no corpo dos pinguins representam um novo grado de organização. Os pinguins são então reconhecidos como um táxon distinto dentre as aves, a ordem Sphenisciformes. Quanto mais ampla a zona adaptativa quando completamente ocupada por um grupo de organismos, mais alta a classificação atribuída ao táxon correspondente.

Os táxons evolutivos podem ser monofiléticos ou parafiléticos. O reconhecimento de táxons parafiléticos requer, no entanto, que as taxonomias distorçam padrões de descendência comum. Um bom exemplo é dado com a taxonomia evolutiva dos primatas antropoides (Figura 10.8). Essa taxonomia coloca os seres humanos (gênero *Homo*) e seus ancestrais fósseis imediatos na família Hominidae, e também coloca os chimpanzés (gênero *Pan*), gorilas (gênero *Gorilla*) e orangotangos (gênero *Pongo*) na família Pongidae. No entanto, os gêneros pongídeos *Pan* e *Gorilla* compartilham uma ancestralidade comum mais recente com Hominidae do que com o gênero pongídeo remanescente, *Pongo*. Essa organização torna a família Pongidae parafilética porque não inclui os seres humanos, que também descendem do ancestral comum mais recente de todos os pongídeos (Figura 10.8). De qualquer maneira, os taxonomistas evolutivos reconhecem os gêneros pongídeos como um único grado no nível de família de primatas arborícolas, herbívoros que apresentam capacidade mental limitada; em outras palavras, eles demonstram estar na mesma zona adaptativa no nível de família. Os seres humanos são primatas terrestres, onívoros com habilidades mentais e culturais altamente desenvolvidas, portanto formando uma zona adaptativa distinta no nível taxonômico de família. Infelizmente, se quisermos que nossos táxons constituam zonas adaptativas, devemos comprometer nossa habilidade de representar a descendência comum efetivamente.

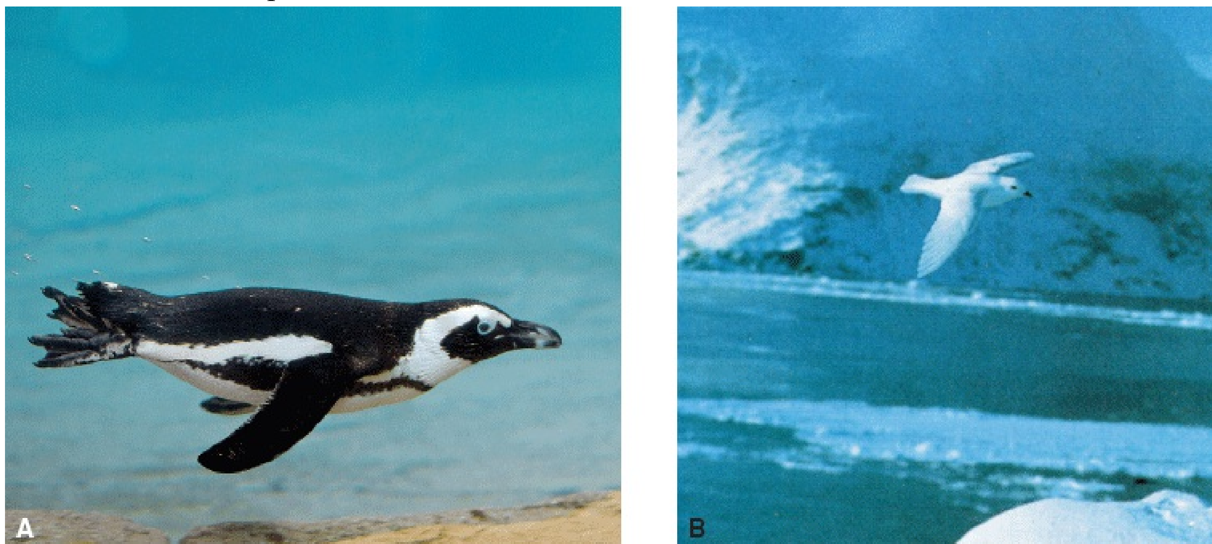


Figura 10.7 A. Pinguim. **B.** Petrel-mergulhador. Os pinguins (ordem Sphenisciformes) foram reconhecidos por George G. Simpson como uma zona adaptativa distinta dentre as aves devido às suas adaptações para o voo submerso. Simpson acreditava que a zona adaptativa ancestral dos pinguins era semelhante àquela ocupada pelos petréis-mergulhadores, que apresentam adaptações combinadas para voos aéreos e aquáticos. As zonas adaptativas de petréis e pinguins são suficientemente distintas para serem reconhecidas taxonomicamente como ordens diferentes.

A taxonomia evolutiva foi desafiada em duas direções opostas. Um dos desafios declara: como árvores filogenéticas são

muito difíceis de obter, é impraticável basear nosso sistema taxonômico em descendência comum e evolução adaptativa. Diz que a nossa taxonomia deveria representar uma característica mais facilmente medida, a similaridade global dos organismos avaliados sem relação com a filogenia. Esse princípio é denominado **taxonomia fenética**. A taxonomia fenética contribuiu com alguns métodos analíticos úteis, mas não causou um forte impacto na taxonomia animal, e o interesse científico na abordagem diminuiu. Apesar das dificuldades envolvidas na reconstrução de filogenias, os zoólogos ainda consideram essa empreitada um objetivo central de seu trabalho sistemático, e não estão dispostos a comprometer esse objetivo apenas por causa de entraves metodológicos.

Sistemática filogenética/cladística

O segundo e mais forte desafio à taxonomia evolutiva é chamado **sistemática filogenética** ou **cladística**. Como o primeiro nome indica, essa abordagem enfatiza o critério de descendência comum, e, como o segundo nome implica, baseia-se no cladograma do grupo que está sendo classificado. Essa abordagem para a taxonomia foi proposta inicialmente em 1950 pelo entomólogo alemão Willi Hennig (Figura 10.9), e por isso é chamada por vezes de "sistemática hennigiana". Todos os táxons reconhecidos pelo sistema cladístico de Hennig devem ser monofiléticos. Vimos, na Figura 10.8, como o reconhecimento dos taxonomistas evolutivos das famílias primatas Hominidae e Pongidae distorce as relações genealógicas para enfatizar a singularidade adaptativa de Hominidae. Como o ancestral comum mais recente da família parafilética Pongidae é também um ancestral da Hominidae, o reconhecimento de Pongidae é incompatível com a taxonomia cladística. Para evitar o parafiletismo, os taxonomistas cladísticos abandonaram o uso da tradicional família Pongidae, classificando chimpanzés, gorilas e orangotangos com seres humanos na família Hominidae. Nós adotamos a classificação cladística neste livro.

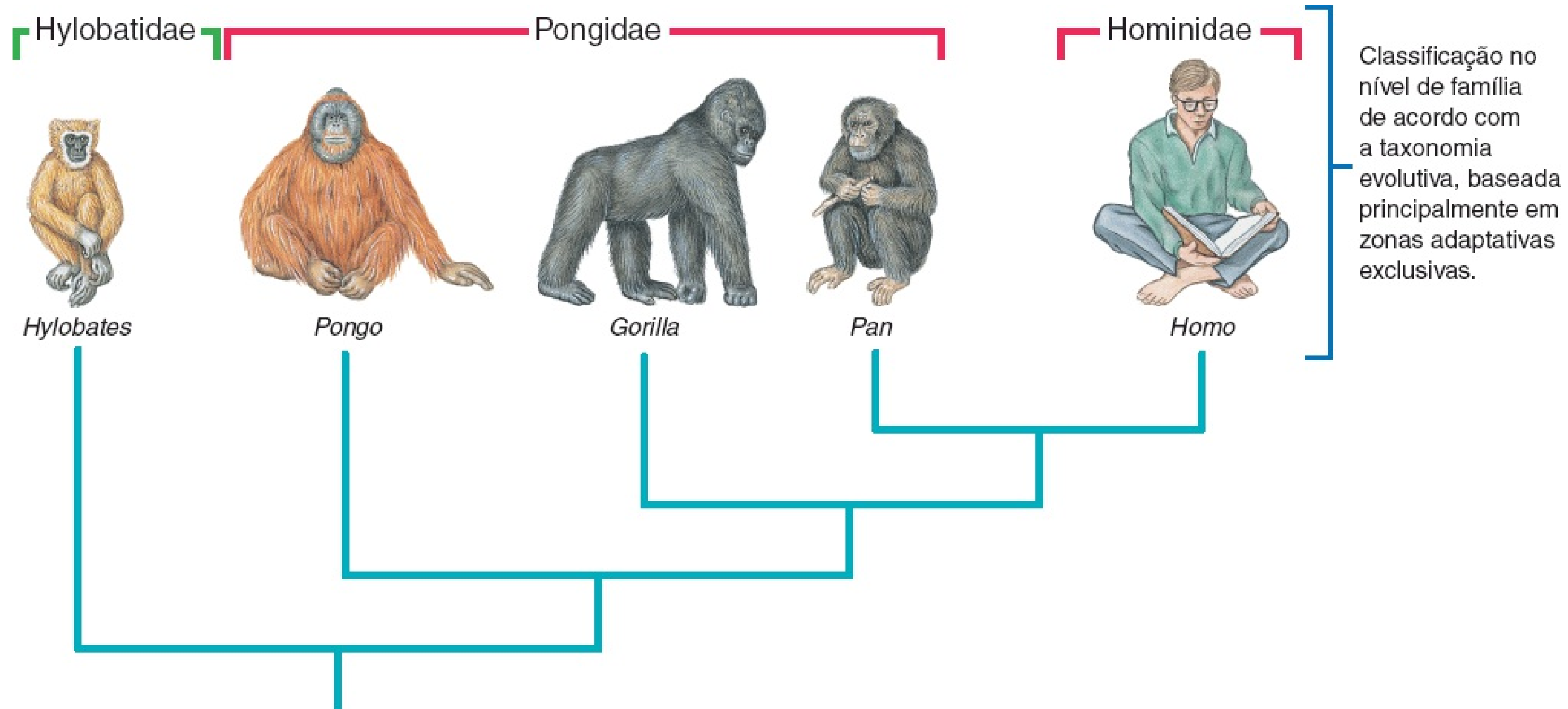


Figura 10.8 Filogenia e classificação no nível de família dos primatas antropoides. A taxonomia evolutiva agrupa os gêneros *Gorilla*, *Pan* e *Pongo* em uma família parafilética chamada Pongidae, pois eles compartilham a mesma zona adaptativa ou grado de organização. Os seres humanos (gênero *Homo*) são filogeneticamente mais próximos de *Gorilla* e *Pan* do que qualquer um dos dois o são de *Pongo*, porém os seres humanos são colocados em uma família separada (Hominidae), pois representam um novo grado de organização. A taxonomia cladística não reconhece a família parafilética Pongidae, consolidando *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* e *Homo* na família Hominidae.



Figura 10.9 Willi Hennig (1913-1976), entomólogo alemão que formulou os princípios da sistemática/cladística filogenética.

A controvérsia sobre a validade de grupos parafiléticos pode parecer simples a princípio, mas suas importantes consequências tornam-se claras quando discutimos evolução. Por exemplo, afirmações de que os anfíbios evoluíram dos peixes ósseos, que as aves evoluíram dos répteis, ou que os seres humanos evoluíram dos símios podem ser feitas por um taxonomista evolutivo, mas não significam nada para um cladista. A implicação nessas afirmações é que um grupo descendente (anfíbios, aves ou seres humanos) evoluiu de parte de um grupo ancestral (peixes ósseos, répteis e símios, respectivamente) ao qual o descendente não pertence mais. Esse uso automaticamente torna o grupo ancestral parafilético, e realmente peixes ósseos, répteis e símios são reconhecidos tradicionalmente como grupos parafiléticos. Como tais grupos parafiléticos são reconhecidos? Eles compartilham características distintas não compartilhadas pelo grupo descendente?

Os grupos parafiléticos são geralmente definidos de maneira negativa. São distintos apenas por não possuírem características encontradas em um grupo específico de descendentes, pois quaisquer atributos que compartilhem da descendência comum são simplesiomorfias presentes também no grupo de descendentes excluídos (a não ser que tenham sido perdidas secundariamente). Por exemplo, os símios são aqueles primatas "superiores" que não são seres humanos. De maneira semelhante, os peixes são aqueles vertebrados que não apresentam as características distintas dos tetrápodes (anfíbios e amniotas). O que significa então dizer que os seres humanos evoluíram dos símios? Para um taxonomista evolutivo, seres humanos e símios representam zonas adaptativas, ou grados de organização distintos; dizer que os seres humanos evoluíram dos símios é declarar que organismos bípedes e de alta capacidade cerebral evoluíram de organismos arborícolas e menor capacidade cerebral. No entanto, para um cladista, a declaração de que os seres humanos evoluíram de símios diz essencialmente que os seres humanos evoluíram de um agrupamento arbitrário de espécies que não apresenta as características distintas dos seres humanos, uma declaração trivial que não contém nenhuma informação útil. Para um cladista, qualquer declaração dizendo que um grupo monofilético em particular descende de um grupo parafilético é nada mais do que declarar que o grupo descendente evoluiu de algo que não é. Os grupos ancestrais extintos sempre são parafiléticos, pois excluem um descendente com o qual eles compartilham o ancestral comum mais recente. Apesar de muitos desses grupos serem reconhecidos pelos taxonomistas evolutivos, nenhum deles é reconhecido pelos cladistas.

Os zoólogos constroem grupos parafiléticos, pois estão interessados em um grupo terminal e monofilético (como os seres humanos), e querem elaborar questões sobre sua ancestralidade. Em geral, é conveniente agrupar espécies cujas características são consideradas aproximadamente equidistantes do grupo de interesse e ignorar as características específicas dessas espécies. É significativo notar, a esse respeito, que os seres humanos nunca foram colocados em um grupo parafilético, enquanto a maior parte dos outros organismos o foi. Os símios, répteis, peixes e invertebrados são todos termos que tradicionalmente designam grupos parafiléticos formados pelos "ramos laterais", encontrados quando a ascendência humana é rastreada através da árvore da vida. Uma tal taxonomia pode dar a impressão errônea de que toda a evolução é uma marcha

progressiva em direção da humanidade ou, dentro de outros grupos, em direção a um ideal que seres humanos consideram mais "avançado". Esse tipo de pensamento é uma relíquia das visões pré-darwinistas que preconizavam uma escala linear da natureza com as criaturas "primitivas" embaixo e os seres humanos no topo, logo abaixo dos anjos. A teoria de Darwin dos estados de descendência comum, contudo, afirma que evolução é um processo de ramificação não linear, sem nenhuma escala de aperfeiçoamento progressivo ao longo de um único ramo. Quase todo ramo individual contém sua própria combinação de características ancestrais e derivadas. Na cladística, essa perspectiva é enfatizada ao reconhecer os táxons apenas pelas suas propriedades singulares e não agrupando organismos somente porque eles carecem de propriedades únicas encontradas nos grupos aparentados.

Felizmente, existe um método adequado para expressar a descendência comum de grupos sem construir táxons parafiléticos. Isso é feito encontrando o denominado **grupo-irmão** do táxon de interesse. Dois táxons monofiléticos distintos são grupos-irmãos se compartilham descendência comum um com o outro mais recentemente do que qualquer um deles com algum outro táxon. O grupo-irmão dos seres humanos parece ser o gênero *Pan* (bonobos e chimpanzés), de tal maneira que os gorilas formam o grupo-irmão de bonobos, chimpanzés e seres humanos combinados. Os orangotangos são o grupo-irmão de um clado composto por seres humanos, bonobos, chimpanzés e gorilas; os gibões formam o grupo-irmão do clado que inclui orangotangos, bonobos, chimpanzés, gorilas e seres humanos (Figura 10.8).

Estado atual da taxonomia animal

A taxonomia formal dos animais que ora utilizamos foi estabelecida segundo os princípios da sistemática evolutiva e foi revisada recentemente em parte utilizando os princípios da cladística. A introdução dos princípios cladísticos inicialmente substituiu os grupos parafiléticos pelos subgrupos monofiléticos e deixou a taxonomia remanescente sem muitas mudanças. Uma profunda revisão da taxonomia seguindo princípios cladísticos, no entanto, causaria profundas mudanças, uma das quais quase certamente seria o abandono das categorias linnaeunianas. Um novo sistema taxonômico chamado *PhyloCode* está sendo desenvolvido como alternativa à taxonomia linnaeuniana; esse sistema substitui as categorias linnaeunianas com os códigos que denotam a hierarquia aninhada de grupos monofiléticos representada por um cladograma. Na nossa cobertura da taxonomia animal, tentamos utilizar os táxons que são monofiléticos e, portanto, consistentes com os critérios tanto da taxonomia evolutiva quanto da cladística. Continuamos, no entanto, utilizando categorias linnaeunianas. Para os táxons familiares que são claramente grados parafiléticos, chamamos atenção para esse fato e sugerimos esquemas taxonômicos alternativos que contêm apenas táxons monofiléticos.

Ao discutirmos padrões de descendência, evitamos declarações do tipo "mamíferos evoluíram dos répteis", que implicam parafiletismo. Utilizamos, no lugar destes, relações de grupo-irmão apropriadas. Evitamos chamar grupos de organismos atuais de primitivos, avançados, especializados ou generalistas, pois todos os grupos de animais contêm combinações de características primitivas, avançadas, especializadas e generalistas; esses termos são mais bem utilizados para descrever características, e não grupos inteiros. De maneira semelhante, evitamos chamar uma espécie ou grupo de espécies atuais de "basal", pois nenhuma espécie ou grupo de espécies é mais basal do que o seu táxon-irmão. O termo basal é melhor utilizado para descrever pontos de ramificação ou "nós" em uma árvore filogenética; o nó mais basal de uma árvore filogenética é aquele que está mais próximo da raiz da árvore.

Filogenias de sequências de DNA

A maioria das reconstruções filogenéticas atualmente em curso é oriunda da coleta de sequências de DNA genômico para a espécie de interesse e da análise dos dados que usam abordagens estatísticas, principalmente os métodos bayesianos e da máxima verossimilhança. Tais análises requerem algoritmos computacionais sofisticados e não podem ser feitos à mão. Entretanto, a inferência estatística de filogenias foi desenvolvida para separar padrões de homologia da homoplasia nos dados e para usar o anterior para traçar descendentes comuns das espécies sendo estudadas. Para explicar a filogenética estatística, primeiramente examinamos os princípios filogenéticos básicos de análise de caracteres que fundamentam a filogenética estatística.

Um exemplo simples ilustra a análise cladística de dados de sequências de DNA para examinar as relações filogenéticas entre as espécies. O grupo de estudo nesse exemplo contém três espécies de camaleões, dois da ilha de Madagascar (*Brookesia theili* e *B. brygooi*) e uma da Guiné Equatorial (*Chamaeleo feae*). O grupo externo é um lagarto do gênero *Uromastyx*, que é um parente distante dos camaleões. Será que os dados moleculares desse exemplo confirmam ou rejeitam a

hipótese taxonômica prévia de que os dois camaleões de Madagascar são mais proximamente aparentados entre si do que com a espécie da Guiné Equatorial?

A informação molecular desse exemplo vem de um pedaço da sequência de DNA mitocondrial (57 bases) de cada espécie. Cada sequência codifica os aminoácidos 221-239 de uma proteína chamada "subunidade 2 da NADH desidrogenase" na espécie da qual foi obtida. Essas sequências de bases de DNA estão alinhadas e numeradas da seguinte maneira:

```
                   10        20        30        40        50
                    |         |         |         |         |
Uromastyx  AAACCTTAAAAGACACCACAACCATATGAACAACAACACCAACAATCAGCACACTAC
B. theili  AAACACTACAAAATATAACAACTGCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC
B. brygooi AAACACTACAAGACATAACAACAGCATGAACTACTTCAACAACAGCAAATATTACAC
C. feae    AAACCCTACGAGACGCAACAACAATATGATCCACTTCCCCCACAACAAACACAATTT
```

Cada coluna das sequências alinhadas constitui um caráter que pode ter um dos quatro estados: A, C, G ou T (um quinto estado possível, a ausência de uma base, não foi observado nesse exemplo). Apenas os caracteres que variam entre as três espécies de camaleão contêm, potencialmente, informação sobre qual par de espécies é mais proximamente aparentada. Vinte e três dos 57 pares de bases alinhados mostram variação *entre os camaleões*, como mostrado aqui em negrito:

```
                   10        20        30        40        50
                    |         |         |         |         |
Uromastyx  AAACCTTAAAAGACACCACAACCATATGAACAACAACACCAACAATCAGCACACTAC
B. theili  AAACACTACAAAATATAACAACTGCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC
B. brygooi AAACACTACAAGACATAACAACAGCATGAACTACTTCAACAACAGCAAATATTACAC
C. feae    AAACCCTACGAGACGCAACAACAATATGATCCACTTCCCCCACAACAAACACAATTT
```

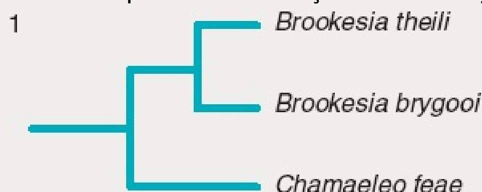
Para ser útil na construção de um cladograma, um caráter deve demonstrar o compartilhamento de estados derivados (= sinapomorfia). Quais desses 23 caracteres demonstram sinapomorfias para os camaleões? Para cada um dos 23 caracteres variáveis, devemos perguntar se um dos estados observados em camaleões é compartilhado com o grupo externo, *Uromastyx*. No caso positivo, esse estado é definido como ancestral para camaleões e o estado alternativo como derivado. Os estados de caráter derivados podem ser identificados para 21 dos 23 caracteres variáveis; os caracteres variáveis estão em azul:

```
                   10        20        30        40        50
                    |         |         |         |         |
Uromastyx  AAACCTTAAAAGACACCACAACCATATGAACAACAACACCAACAATCAGCACACTAC
B. theili  AAACACTACAAAATATAACAACTGCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC
B. brygooi AAACACTACAAGACATAACAACAGCATGAACTACTTCAACAACAGCAAATATTACAC
C. feae    AAACCCTACGAGACGCAACAACAATATGATCCACTTCCCCCACAACAAACACAATTT
```

Note que a polaridade é ambígua para dois caracteres variáveis (nas posições 23 e 54) cujos estados alternativos em camaleões não são observados no grupo externo. Dos caracteres que demonstram estados de caráter derivados, 10 deles indicam sinapomorfias dentre os camaleões. Esses caracteres estão marcados aqui com os números 1, 2 ou 3 abaixo da coluna apropriada.

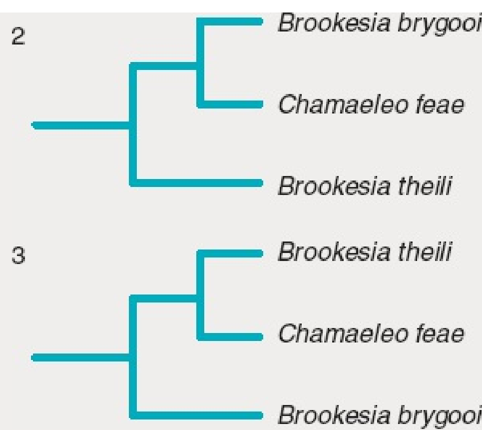
```
                   10        20        30        40        50
                    |         |         |         |         |
Uromastyx  AAACCTTAAAAGACACCACAACCATATGAACAACAACACCAACAATCAGCACACTAC
B. theili  AAACACTACAAAATATAACAACTGCATGAACAACATCAACCACAGCAAACATTTTAC
B. brygooi AAACACTACAAGACATAACAACAGCATGAACTACTTCAACAACAGCAAATATTACAC
C. feae    AAACCCTACGAGACGCAACAACAATATGATCCACTTCCCCCACAACAAACACAATTT
               1          1       11         2   1 3   1      11
```

Os oito caracteres demarcados com o número 1 demonstram sinapomorfias que agrupam as duas espécies de Madagascar (*Brookesia theili* e *B. brygooi*) à exclusão da espécie da Guiné Equatorial, *Chamaeleo feae*. Podemos representar essas relações em um cladograma:

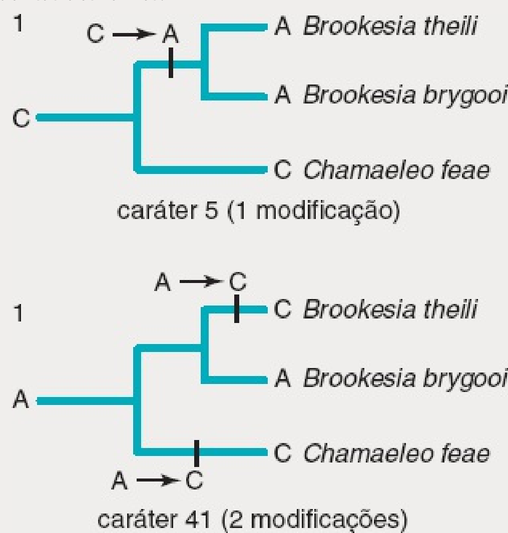


Podemos explicar a evolução de todos os caracteres que favorecem esse cladograma colocando uma única modificação mutacional no ramo ancestral às duas espécies de *Brookesia*. Esta é a explicação mais simples para a modificação evolutiva desses caracteres.

Os caracteres marcados como 2 e 3 estão em desacordo com o nosso cladograma e favorecem as relações como mostradas aqui:



Para explicar as modificações evolutivas em caracteres que favorecem os cladogramas 2 e 3, utilizando o cladograma 1, precisamos de ao menos duas modificações por caráter. Da mesma maneira, se tentarmos explicar a evolução dos caracteres favorecendo o cladograma 1, utilizando os cladogramas 2 ou 3, precisamos de ao menos duas modificações para cada caráter. Os próximos dois diagramas demonstram o número mínimo de modificações necessárias para o caráter 5 (que favorece o cladograma 1) e o caráter 41 (que favorece o cladograma 3) no cladograma 1; o estado ancestral de cada caráter é mostrado na raiz da árvore, e os estados observados em cada espécie, nas pontas dos ramos:



Um princípio chamado **parcimônia** pode ser usado para resolver conflitos entre caracteres taxonômicos, como vemos aqui. A parcimônia representa o caso limitador mais simples dos métodos da verossimilhança máxima e bayesiano para a inferência estatística da filogenia; então, nós o apresentaremos primeiro e, depois, mostraremos como os métodos estatísticos desenvolvem-se nessa estrutura. Escolhemos como a melhor hipótese de trabalho o cladograma que requer o menor número total de modificações de estados de caráter. No nosso exemplo, o cladograma 1 é favorecido pela parcimônia. Para os 10 caracteres filogeneticamente informativos, o cladograma 1 requer um total de 12 modificações de estados de caráter (1 para cada um dos 8 caracteres que o favorecem e 2 para cada um dos outros 2 caracteres). Os cladogramas 2 e 3 requerem, cada um, pelo menos 19 modificações de estados de caráter, 7 passos mais longos que o cladograma 1. Ao escolhermos o cladograma 1, estamos declarando que os caracteres que favorecem os cladogramas 2 e 3 apresentam homoplasia em sua evolução.

As sequências moleculares mostradas nesse exemplo confirmam, portanto, as previsões da hipótese anterior baseada na aparência e geografia desses camaleões, que as espécies de *Brookesia* compartilham um ancestral comum mais recentemente que qualquer uma delas compartilha com *Chamaeleo feae*.

Como um exercício adicional, você deve se convencer de que os 12 caracteres que variam entre os camaleões, mas não demonstram compartilhamento de estados derivados não ambíguos, são igualmente compatíveis com cada um dos três cladogramas possíveis. Para cada caráter, encontre o número total mínimo de mudanças de estado que devem ocorrer para explicar a evolução em cada cladograma. Você verá, se fizer o exercício corretamente, que os três cladogramas não diferem no número mínimo de mudanças requeridas para cada um dos caracteres. Por essa razão, os caracteres são filogeneticamente não informativos sob o critério da parcimônia.

O método da parcimônia aqui ilustrado contém algumas premissas: que as substituições de base são igualmente prováveis de ocorrer em qualquer um dos 57 locais, que todas as 3 substituições possíveis são igualmente prováveis em qualquer local (p. ex., no local 5, assume-se que C seja igualmente provável de mudar

para A, G ou T, considerando que ocorra uma substituição) e que a quantidade esperada de evolução molecular em qualquer ramo seja proporcional à sua duração. Vamos supor que o local 16 tenha sido excepcionalmente sujeito à mudança mutacional, que uma alteração de C para T seja 10 vezes mais provável do que de C para A ou G e que o ramo interno na árvore seja muito curto em comparação com os ramos de pontas (aqueles que acabam em uma espécie viva cuja sequência de DNA foi determinada). A probabilidade de obter os dados observados para aquele local por mudanças paralelas de C para T nos ramos de ponta das duas espécies de *Brookesia* pode se igualar ou ultrapassar a probabilidade de uma única mudança de C para T nos ramos internos da hipótese 1. Os dados no local 16 não necessariamente favoreceriam a hipótese 1 entre as alternativas. Se pudermos obter conhecimento detalhado das propriedades evolutivas dos locais nesta sequência de DNA (p. ex., estudando sua evolução em um grande número de lagartos), podemos favorecer um método filogenético que incorpore um modelo detalhado de evolução da sequência de DNA.

As abordagens de verossimilhança máxima e bayesiana da inferência filogenética são meios eficientes de usar modelos detalhados da evolução molecular para testar hipóteses filogenéticas a partir de sequências de DNA alinhadas. Em primeiro lugar, analisamos as sequências alinhadas para estimar um modelo evolucionário: o quanto os locais diferem entre si em suas tendências de variar e quais tipos de substituições (C para A, C para G, C para T etc.) são mais prováveis de ocorrer? Em segundo, avaliamos cada local no que se refere a cada uma das árvores de alternativas possíveis para determinar qual árvore apresenta a maior probabilidade de produzir os dados observados (como o padrão CTTC mostrado para o local 16). Nesta segunda etapa, os ramos da árvore podem variar em comprimento, facilitando a premissa de que as quantidades esperadas de substituição são proporcionais à duração do ramo. No caso dos nossos dados, o método de verossimilhança máxima avaliaria a probabilidade de observar os resultados em cada uma das 57 colunas, considerando todas as árvores possíveis e analisaria a probabilidade da definição de todos os dados para cada árvore contrastante. A árvore com a maior probabilidade de produzir os dados observados é a hipótese filogenética favorecida. Podemos rejeitar as árvores contrastantes cujas probabilidades acredita-se serem bem menores em relação ao esperado somente por acaso. A abordagem bayesiana opera de maneira semelhante, mas permite que um investigador avalie as contribuições de um novo conjunto de dados relacionado com os resultados anteriores. Por exemplo, podemos avaliar a probabilidade de que os dados favoreçam a hipótese 1 após incorporar os resultados filogenéticos para essas mesmas espécies obtidos a partir de outro conjunto de dados. Calcular as probabilidades para as árvores contrastantes faz parte da operação bayesiana e, na maioria das aplicações filogenéticas, este é um fator crítico no favorecimento de uma árvore entre outras alternativas. Por este motivo, os resultados das análises bayesiana e de verossimilhança máxima normalmente são os mesmos, sendo a análise bayesiana mais popular devido à eficiência computacional.

Observe que as abordagens bayesiana e de verossimilhança máxima fazem uso maior do conjunto de dados do que nossa análise de parcimônia. Para estimar os comprimentos dos ramos (números de substituições ocorrendo neles), os locais cujos estados derivam de um único ramo terminal contribuem com informações úteis. Dada a hipótese 1, o ramo terminal que conecta *C. feae* à árvore é mais longo do que os ramos terminais que conectam as espécies de *Brookesia* aos seus ancestrais comuns mais recentes um com o outro. Usando os locais para os quais identificamos estados derivados no exercício anterior, mas que não possuíam informações de parcimônia, observamos que o ramo terminal que levava a *C. feae* necessita de 7 substituições (locais 10, 15, 30, 32, 38, 56, 57), enquanto o ramo terminal que levava a *B. brygooi* necessita somente de 3 substituições (locais 32, 50, 55) e o ramo terminal que levava a *B. theili* necessitava de apenas duas mudanças (locais 12, 14). Ao usar o método da verossimilhança máxima, esses locais favoreceriam coletivamente a hipótese 1 mesmo se nenhum dos locais possuísse informações sobre parcimônia. Espera-se, assim, que as substituições paralelas ocorram com mais frequência na linhagem *C. feae* e em uma das duas linhagens *Brookesia* (como provavelmente ocorreu nos locais 35 e 41) do que em ambas as linhagens *Brookesia* (um par de mudanças paralelas nas linhagens *Brookesia* produziu um local com informações sobre parcimônia que favorecem a hipótese 1, indistinguíveis em nossos dados dos locais submetidos a uma alteração na linhagem diretamente ancestral às duas espécies *Brookesia*).

Os dois parágrafos anteriores devem esclarecer por que inferir filogenias usando as abordagens bayesiana e de verossimilhança máxima seria muito difícil de fazer à mão, mesmo para os dados em nosso exemplo. Para encontrar topologias de árvore ótimas, comprimentos de ramo, probabilidades relativas de substituição em locais diferentes e probabilidades relativas de tipos diferentes de substituição, é preciso testar muitas condições alternativas e comparar suas probabilidades. Os algoritmos computacionais podem explorar esse espaço de parâmetro de uma maneira eficiente, mas seria muito maçante fazê-lo à mão. Contudo, o compartilhamento de estados derivados em um local conforme previsto pela hipótese de homologia permanece sendo o motivo principal pelo qual a árvore que necessita de uma única mudança para explicar a variação observada apresenta uma probabilidade maior do que as árvores que necessitam de duas ou mais

substituições paralelas. A inferência estatística da filogenia que usa métodos bayesianos e de verossimilhança máxima permanece, assim, fundamentada nos princípios básicos cladísticos. Quando os parâmetros das análises bayesianas e de verossimilhança máxima são definidos de acordo com as condições mais simples da análise de parcimônia, seus resultados correspondem àqueles que obtivemos usando a parcimônia.

Dados obtidos de Townsend, T. e A. Larson. 2002. Molecular phylogenetics and mitochondrial genomic evolution in the Chamaeleonidae (Reptilia, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **23:**22-36.

A revisão da taxonomia de acordo com princípios cladísticos pode causar confusão. Além de adicionar novos nomes taxonômicos, vemos os nomes antigos utilizados de maneira não familiar. Por exemplo, o uso cladístico de "peixes teleósteos" inclui os anfíbios e os amniotas (incluindo os grupos de répteis não aves, as aves e os mamíferos), além dos animais aquáticos com nadadeiras, que chamamos normalmente de "peixes". O uso cladístico de "répteis" inclui aves além de cobras, lagartos, tartarugas e crocodilianos; entretanto, exclui algumas formas fósseis como os sinápsidos, que eram tradicionalmente alocados em Reptilia (ver Capítulos 26 a 28). Os taxonomistas devem ser muito cuidadosos ao especificar se estão utilizando esses termos aparentemente familiares no sentido tradicional de táxons evolutivos ou no sentido mais atual de táxons cladísticos.

GRANDES DIVISÕES DA VIDA

Desde o tempo de Aristóteles até o final do século 19, todo organismo vivo era designado a um dos dois reinos: vegetal ou animal. No entanto, esse sistema de dois reinos tinha problemas sérios. Os fungos e organismos unicelulares apresentavam dificuldades (ver Capítulo 11). Algumas formas eram designadas tanto para o reino vegetal pelos botânicos como para o reino animal pelos zoólogos. Um exemplo é *Euglena* (Capítulo 11), que é móvel, como os animais, mas tem clorofila e faz fotossíntese, como as plantas. Outros grupos, como as bactérias, foram designados de maneira bastante arbitrária para o reino vegetal.

Vários sistemas alternativos foram sugeridos para resolver o problema da classificação das formas unicelulares. Em 1866, Haeckel propôs o novo reino Protista para incluir todos os organismos unicelulares. Em um primeiro momento, as bactérias e cianobactérias (algas azuis), formas que não apresentam núcleo limitado por uma membrana, foram incluídas juntamente com organismos unicelulares nucleados. Finalmente, diferenças importantes foram reconhecidas entre as bactérias e cianobactérias anucleadas (procariotas) e todos os outros organismos dotados de um núcleo limitado por membrana (eucariotas). Em 1969, R. H. Whittaker propôs um sistema de cinco reinos que incorporava a distinção básica entre procariotas e eucariotas. O reino Monera abrigava os procariotas. O reino Protista continha os organismos unicelulares eucariotas (protozoários e algas unicelulares eucarióticas). Os organismos multicelulares foram divididos em três reinos pelo modo de nutrição e outras diferenças fundamentais em organização. O reino Plantae incluía organismos multicelulares fotossintetizantes, plantas superiores e algas multicelulares. O reino Fungi continha bolores, leveduras e fungos que obtêm alimento por absorção. Os invertebrados (exceto os protozoários) e os vertebrados compunham o reino Animalia. A maioria dessas formas ingere seu alimento e o digere internamente, apesar de algumas formas parasíticas serem absortivas.

Esses diferentes sistemas foram propostos sem preocupação quanto às relações filogenéticas necessárias para construir taxonomias evolutivas ou cladísticas. Os eventos filogenéticos mais antigos na história da vida são obscuros porque as diferentes formas da vida compartilham muito poucos caracteres que permitem comparação entre si para a reconstrução de filogenias. No entanto, mais recentemente, uma classificação cladística para todas as formas de vida foi proposta baseada na informação filogenética obtida a partir de dados moleculares (a sequência de bases nucleotídicas do DNA que codifica o RNA ribossômico). De acordo com essa árvore (Figura 10.10), Woese, Kandler e Wheelis (1990) reconheceram três **domínios** monofiléticos acima do nível de reino: Eucarya (todos os eucariotas), Bacteria (bactérias verdadeiras) e Archaea (procariotas que diferem de bactérias em estrutura da membrana e sequências de RNA ribossômico). Eles não dividem Eucarya em reinos, embora, se retivermos os reinos Plantae, Animalia e Fungi do sistema de Whittaker, Protista se torne um grupo parafilético (Figura 10.10). Para manter a classificação cladística, Protista deve ser abandonado, reconhecendo em seu lugar reinos separados para todos os ramos de Eucarya mostrados na Figura 10.10.

Até alguns anos atrás, protistas semelhantes a animais eram tradicionalmente estudados em cursos de zoologia como um filo animal Protozoa. Dado o conhecimento atual e os princípios da sistemática filogenética, essa taxonomia comete dois

erros: os “protozoários” não são animais, nem mesmo um táxon monofilético válido em qualquer nível. O reino Protista é igualmente inválido porque não é monofilético. Os protistas semelhantes a animais, atualmente divididos em sete ou mais filos, são ainda de interesse a estudantes de zoologia, pois fornecem um contexto filogenético importante para o estudo da diversidade animal.

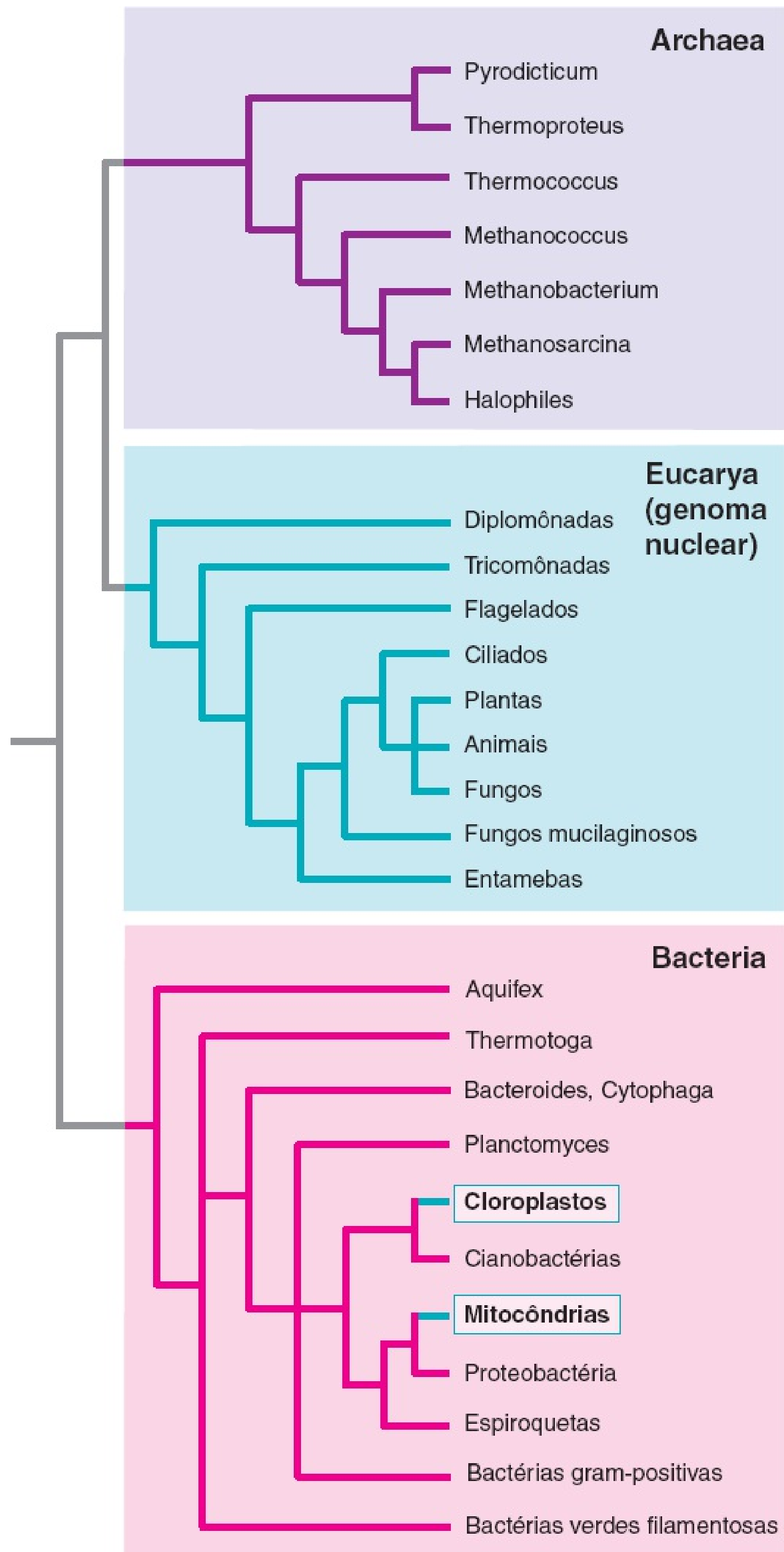


Figura 10.10 Uma visão geral da filogenia dos três domínios da vida, Archaea, Bacteria e Eucarya, baseada na análise de genes codificando RNA ribossômico. Devido à sua origem endossimbiótica (Capítulo 2), os genomas de organelas do domínio Eucaria (mitocôndria e cloroplastos) estão filogeneticamente dentro de Bacteria, e não no clado que inclui todos os genomas eucarióticos nucleares. Portanto, os organismos do domínio Eucarya

contêm componentes celulares de origens evolutivas distintas.

GRANDES SUBDIVISÕES DO REINO ANIMAL

O filo é a mais alta categoria taxonômica formal na classificação linnaeuniana do reino animal. Os filos animais são em geral agrupados de maneira a formar mais táxons informais que são intermediários entre o nível de filo e reino animal. O táxon Eumetazoa inclui todos os filos animais, exceto Porifera e Placozoa, com a inclusão do filo Mesozoa nesse táxon permanecendo controversa. O táxon Eumetazoa é dividido em Radiata (filos Cnidaria e Ctenophora) e Bilateria (todos os filos eumetazoários restantes).

Os animais bilaterais são geralmente divididos em Protostomia e Deuterostomia com base em seu desenvolvimento embriológico (Capítulo 8), com outra subdivisão do táxon Protostomia nos táxons Lophotrocozoa e Ecdysozoa (ver Capítulo 14 para obter detalhes):

Bilateria
- Divisão A (Protostomia):
  - Filo Chaetognatha
  - Lophotrochozoa: filos Platyhelminthes, Nemertea, Rotifera, Gastrotricha, Acanthocephala, Mollusca, Annelida, Echiurida, Sipunculida, Phoronida, Ectoprocta, Entoprocta, Gnathostomulida, Micrognathozoa, Brachiopoda
  - Ecdysozoa: filos Kynorhyncha, Nematoda, Nematomorpha, Priapulida, Arthropoda, Tardigrada, Onychophora, Loricifera
- Divisão B (Deuterostomia): filos Chordata, Hemichordata, Echinodermata

Apresentaremos os detalhes da taxonomia animal nos Capítulos 12 a 28.

Resumo

A sistemática animal tem três grandes objetivos: (1) identificar todas as espécies de animais, (2) avaliar as relações evolutivas entre as espécies animais e (3) agrupar as espécies animais em uma hierarquia de grupos taxonômicos. Os táxons são categorizados para denotar inclusividade crescente, da seguinte maneira: espécie, gênero, família, ordem, classe, filo e reino. Todas essas classes podem ser subdivididas para representar táxons intermediários entre elas. Os nomes de espécies são binomiais, com a primeira letra do primeiro nome em maiúscula designando o gênero ao qual a espécie pertence, seguido por um epíteto específico (grafado em letras minúsculas), ambos grafados em itálico. Os táxons em todas as outras classes recebem um único nome, com a primeira letra maiúscula, mas não em itálico.

O conceito biológico de espécie guiou o reconhecimento da maioria das espécies animais. Uma espécie biológica é definida como uma comunidade reprodutiva de populações (isolada reprodutivamente de outras) que ocupa um nicho específico na natureza. Uma espécie biológica não é imutável através do tempo, mas se modifica durante o curso da evolução. Como o conceito biológico de espécie é difícil de aplicar em ambas as dimensões, temporal e espacial, e também porque exclui formas que apresentam reprodução assexuada, conceitos alternativos foram propostos. Esses conceitos alternativos incluem o conceito evolutivo de espécie, o conceito de coesão de espécie e o conceito filogenético de espécie. Nenhum conceito é universalmente aceito por todos os zoólogos, porém os zoólogos estão de acordo em que uma espécie deve constituir uma linhagem populacional com uma história de descendência evolutiva distinta de outras linhagens semelhantes. Como é esperado que as linhagens de espécies sejam diferentes umas das outras na sequência do DNA do gene mitocondrial de rápida evolução *COI*, essa sequência gênica é utilizada como "código de barras" diagnóstico para associar os espécimes às espécies.

Duas grandes escolas de taxonomia são atualmente ativas. A taxonomia evolutiva agrupa espécies em grandes grupos de acordo com os critérios conjuntos de descendência comum e evolução adaptativa; esses táxons devem ter uma única origem evolutiva e ocupar uma zona adaptativa distinta. Uma segunda abordagem, denominada sistemática filogenética ou cladística, enfatiza exclusivamente a descendência comum ao agrupar espécies em táxons mais altos. Apenas os táxons monofiléticos (aqueles com uma única origem evolutiva e que contêm todos os descendentes do ancestral comum mais recente do grupo) são utilizados na cladística. Além dos táxons monofiléticos, a taxonomia evolutiva reconhece alguns táxons parafiléticos (com uma única origem evolutiva, mas excluem alguns descendentes do ancestral comum mais recente do grupo). Ambas as escolas de taxonomia excluem os táxons polifiléticos (com mais de uma origem evolutiva).

Tanto a taxonomia evolutiva como a cladística exigem que padrões de descendência comum sejam determinados antes do

reconhecimento de grandes grupos. A morfologia comparada (incluindo desenvolvimento), a citologia e a bioquímica são usadas para reconstruir as relações hierárquicas aninhadas entre os táxons que refletem a ramificação de linhagens evolutivas ao longo do tempo. O registro fóssil fornece estimativas das idades das linhagens evolutivas. Diagnosticamos os clados por meio da identificação de caracteres derivados compartilhados, formalmente chamados de sinapomorfias, que distinguem membros do clado de todos os outros táxons. Levantamos a hipótese de que tais sinapomorfias representem homologias derivadas do ancestral comum mais recente do clado. Os estudos comparativos de espécies atuais e registro fóssil permitem conjuntamente a reconstrução de árvores filogenéticas representando a história evolutiva do reino animal. Por meio de um exemplo simples, ilustramos como um sistemata infere uma árvore filogenética a partir de sequências de DNA alinhadas, usando os princípios das estatísticas bayesiana, da verossimilhança máxima e da parcimônia máxima.

Tradicionalmente, todas as formas atuais eram classificadas em dois reinos (vegetal e animal) ou, mais recentemente, em um sistema de cinco reinos (animais, plantas, fungos, protistas e moneras). Nenhum desses sistemas está de acordo com os princípios das taxonomias evolutiva e cladística, porque eles colocam organismos unicelulares em grupos ora parafiléticos, ora polifiléticos. Com base no conhecimento atual da árvore filogenética da vida, os “protozoários” não formam um grupo monofilético e não pertencem ao reino animal. Os três táxons mais inclusivos dos organismos vivos consistentes com a taxonomia cladística são os domínios Archaea, Bacteria e Eukarya, que incluem os animais. O táxon formal mais inclusivo entre os animais é o filo, mas os zoólogos normalmente usam alguns mais inclusivos, mas não os táxons informais controversos acima do nível filo.

As relações filogenéticas entre os filos animais foram esclarecidas pelos estudos de filogenia molecular, apesar de muitos grandes grupos reterem um *status* provisório. O agrupamento de animais com simetria bilateral nos clados Deuterostomia, Protostomia, Ecdysozoa e Lophotrochozoa é particularmente controverso.

Questões de revisão

1. Liste em ordem, do mais inclusivo para menos inclusivo, as principais categorias linnaeunianas (táxons) atualmente aplicadas aos animais.
2. Explique por que o sistema para nomear espécies que se originou com Linnaeus é “binomial”.
3. Como o conceito biológico de espécie se diferencia dos conceitos iniciais tipológicos de uma espécie? Por que os biólogos evolutivos preferem o conceito biológico aos conceitos tipológicos de espécie?
4. Que problemas foram identificados no conceito biológico de espécie? Como os outros conceitos de espécie tentam superar esses problemas?
5. Como são reconhecidos os caracteres taxonômicos? Como esses caracteres são utilizados para construir um cladograma?
6. Qual a diferença entre grupos monofiléticos, parafiléticos e polifiléticos? Como essas diferenças afetam a validade desses táxons para as taxonomias evolutiva e cladística?
7. Quantos clados diferentes de duas ou mais espécies são possíveis para as espécies A-H mostradas na Figura 10.6A?
8. Qual a diferença entre um cladograma e uma árvore filogenética? Dado um cladograma para um grupo de espécies, que tipo de interpretação adicional é necessário para transformá-lo em uma árvore filogenética?
9. Qual a diferença na interpretação de taxonomistas evolutivos e cladistas quanto à declaração de que os humanos evoluíram dos símios, os quais evoluíram dos outros macacos?
10. Que práticas taxonômicas baseadas no conceito tipológico de espécie ainda são, atualmente, utilizadas em sistemática? Como mudou sua interpretação?
11. Quais são os cinco reinos determinados por Whittaker? Como sua determinação está em conflito com os princípios da taxonomia cladística?

Para aprofundar seu raciocínio. Se um taxonomista constrói uma árvore filogenética enraizada para um grupo de espécies atuais, a estrutura da árvore em si pode ser utilizada para distinguir as hipóteses da monofilia e não monofilia de um subgrupo em particular. Se a monofilia é rejeitada para um subgrupo em particular, a topologia da árvore em si não pode diferenciar a parafilia da polifilia. Que informação adicional é necessária para distinguir a parafilia da polifilia?

Referências selecionadas

Avise, J. C. 2006. Evolutionary pathways in nature: a phylogenetic approach. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Uma síntese do conhecimento filogenético.*

Baum, D. A., and S. D. Smith. 2013. Tree thinking: an introduction to phylogenetic biology. Greenwood Village, CO, Roberts and Company Publishers. *Uma cobertura completa dos princípios filogenéticos para iniciantes.*

de Queiroz, K. 1988. Systematics and the Darwinian revolution. Philosophy of Science **55**:238-259. *Crítica da taxonomia evolutiva realizada por um sistema filogenético, incluindo o contraste entre classificação e sistematização.*

Ereshefsky, M. (ed.). 1992. The units of evolution. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Uma cobertura completa dos conceitos de espécies, incluindo publicações de trabalhos importantes sobre o assunto.*

Ereshefsky, M. 2001. The poverty of the Linnaean hierarchy. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Uma crítica filosófica da taxonomia linnaeuniana ilustrando seus problemas na taxonomia cladística.*

Felsenstein, J. 2004. Inferring phylogenies. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Uma cobertura completa dos métodos filogenéticos.*

Hall, B. K. 1994. Homology: the hierarchical basis of comparative biology. San Diego, Academic Press. *Uma coleção de trabalhos que discutem as muitas dimensões da homologia, o conceito central da biologia comparativa e da sistemática.*

Hull, D. L. 1988. Science as a process. Chicago, University of Chicago Press. *Um estudo dos métodos de trabalho e das interações da sistemática, contendo uma revisão completa dos princípios da taxonomia evolutiva, fenética e cladística.*

Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2008. MacClade version 4.08. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Um programa computadorizado para MacIntosh que realiza análises filogenéticas dos caracteres sistemáticos. O manual de instrução é autônomo, sendo uma excelente introdução aos procedimentos filogenéticos. O programa computadorizado é amigável e excelente para instrução, além de servir como uma ferramenta para análise de dados reais.*

Swofford, D. 2002. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) PAUP* version 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Um pacote computadorizado poderoso para construção de árvores filogenéticas a partir de dados.*

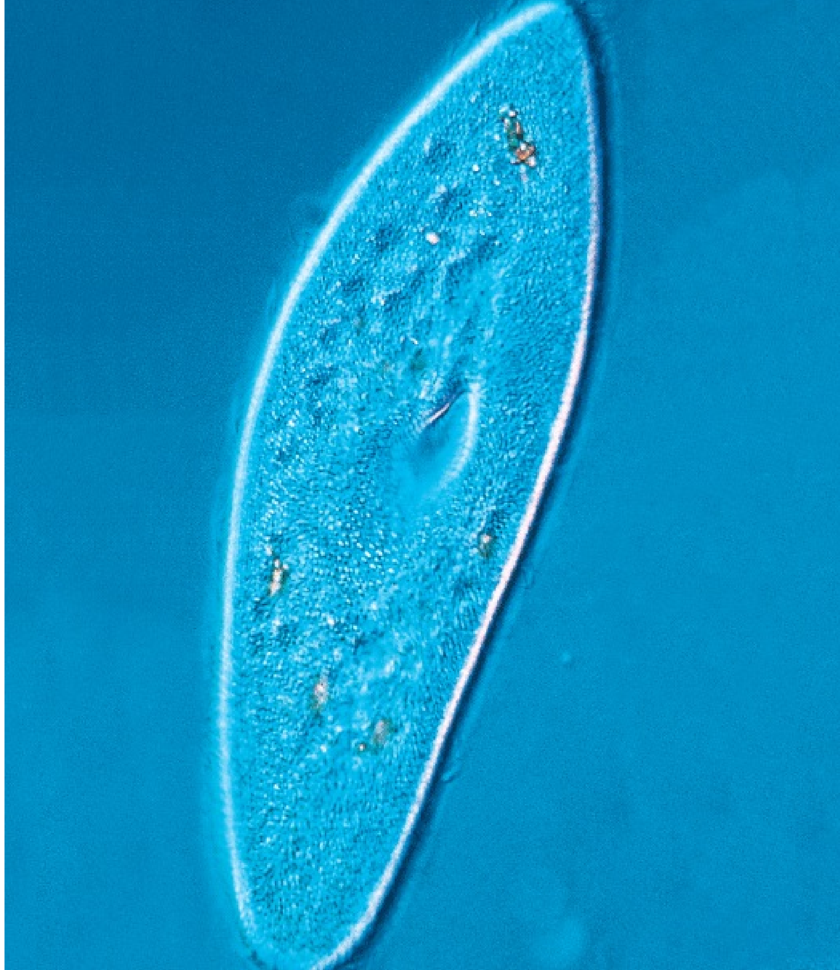
Valentine, J. W. 2004. On the origin of phyla. Chicago, University of Chicago Press. *Análise filogenética dos filos animais em uma perspectiva paleontológica.*

Wagner, G. P. (ed.). 2001. The character concept in evolutionary biology. San Diego, Academic Press. *Uma cobertura completa dos conceitos do caractere evolutivo.*

Woese, C. R., O. Kandler, and M. L. Wheelis. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences, EUA, **87:**4576–4579. *Classificação cladística proposta para as principais divisões taxonômicas da vida.*

CAPÍTULO 11

Eucariotas Unicelulares/Grupos de Protozoários



Um paramécio.

Emergência dos eucariotas e de um novo padrão de vida

O primeiro indício aceitável de vida na Terra data de aproximadamente 3,5 bilhões de anos. As primeiras células eram organismos procariontes semelhantes a bactérias. Os primeiros procariotas diversificaram-se de forma significativa durante um período muito extenso; atualmente, seus descendentes procariontes pertencem a dois grupos: Bacteria e Archaea. Duas linhagens dos mais antigos procariotas deram origem ao ancestral comum dos eucariotas por meio da simbiogênese, processo pelo qual as células de uma linhagem procarionte englobaram, mas não digeriram, as células de uma linhagem procarionte diferente. A célula englobada foi finalmente reduzida a uma organela dentro da célula hospedeira. Os produtos eucarióticos da simbiogênese incluem as mitocôndrias e os plastídios.

A mitocôndria originou-se de um procariota aeróbico capaz de obter energia de compostos de carbono usando o oxigênio da atmosfera. Uma bactéria anaeróbica que englobou essa forma aeróbica adquiriu a capacidade de crescer em um ambiente rico em oxigênio. A bactéria aeróbica englobada persistiu dentro da célula como uma mitocôndria com seu próprio material genético. Ao longo do tempo evolutivo, a maioria dos genes da mitocôndria, mas nem todos, passou a residir no núcleo da célula hospedeira. Praticamente todos os eucariotas existentes hoje têm mitocôndrias e são aeróbicos.

O plastídio eucarionte surgiu quando uma célula englobou uma bactéria fotossintetizante. Quando um procariota é englobado e modificado, a ponto de se tornar uma organela eucarionte, dizemos que tal organela originou-se da endossimbiose

primária. Os cloroplastos de algas vermelhas, bem como aqueles das algas verdes e das plantas multicelulares, surgiram dessa maneira. Entretanto, em alguns casos, uma célula eucarionte pode obter plastídios de outro eucariota. Esse processo é denominado endossimbiose secundária. Assim, duas células similares podem ter origens muito distintas; portanto, desvendar as relações evolutivas da ampla gama de formas unicelulares não é tarefa simples.

O conjunto de organismos unicelulares eucariontes é tradicionalmente denominado Protozoa. A inclusão de "zoa" no nome refere-se a duas características semelhantes aos animais: a ausência de uma parede celular e a presença de ao menos um estágio móvel no ciclo de vida. Entretanto, a distinção planta-animal não é simples quando lidamos com seres unicelulares, pois muitas formas unicelulares móveis apresentam plastídios fotossintéticos. As inúmeras maneiras de viver com um organismo unicelular são fascinantes, cativantes e um tanto desconcertantes.

Um eucariota unicelular, ou protozoário, é um organismo completo, no qual todas as atividades vitais ocorrem nos limites de uma única membrana plasmática. Os eucariotas unicelulares são encontrados onde quer que exista vida. Eles são altamente adaptáveis e espalham-se facilmente de um local para outro. Eles precisam de umidade e vivem em *habitats* marinhos ou de água doce, no solo, ou em lugares com matéria orgânica em decomposição, plantas ou animais. Podem ser sésseis ou livre-nadantes e formam grande parte do plâncton. As mesmas espécies são encontradas, com frequência, bastante separadas no tempo e no espaço. Algumas formas atravessaram eras geológicas superiores a 100 milhões de anos.

Apesar de sua ampla distribuição, muitos protozoários podem viver com sucesso somente em estreitas amplitudes ambientais. A adaptação das espécies varia bastante, e as sucessões de espécies ocorrem frequentemente à medida que as condições ambientais mudam.

Os protozoários desempenham importante papel na economia da natureza. Seus números fantásticos são atestados pelos gigantescos depósitos no sedimento oceânico, formados durante milhões de anos por seus esqueletos. Cerca de 10.000 espécies de eucariotas unicelulares vivem em simbiose sobre ou dentro do corpo de animais ou plantas e, às vezes, até com outros protozoários. Dependendo das espécies envolvidas, a relação pode ser de **mutualismo** (com benefício para os dois organismos da associação), **comensalismo** (um indivíduo da associação beneficia-se e não há efeito sobre o outro) ou **parasitismo** (um dos organismos da associação beneficia-se, prejudicando o outro). As formas parasíticas causam algumas das mais importantes doenças em humanos e em animais domésticos.

NOMEAÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DOS TÁXONS EUCARIONTES UNICELULARES

Por muitos anos, todos os protozoários foram reunidos em um único filo, mas estudos filogenéticos demonstraram que esse grupo não é monofilético. As evidências sugerem que a origem do primeiro eucariota foi seguida por grande diversificação, levando alguns biólogos a prever que mais de 60 clados exclusivamente eucariontes surgirão. Opisthokonta (Figura 11.1), um clado bem sustentado, inclui os coanoflagelados unicelulares, os animais multicelulares (metazoários) e os fungos, entre outros (ver adiante). Como os Opisthokonta, o clado Plantae reúne tanto membros unicelulares como multicelulares; esse grupo compreende algas vermelhas, algas verdes, briófitas e plantas vasculares. Os clados eucariontes restantes incluem organismos menos conhecidos, muitos do quais foram um dia considerados protozoários.

Os protozoários e seus parentes já receberam diversos nomes. São geralmente unicelulares, portanto o nome Protoctista foi criado para incluir, em um mesmo grupo, os organismos unicelulares e multicelulares proximamente aparentados. Entretanto, Protoctista é muito menos comumente utilizado do que os nomes protista e protozoário. O sufixo "zoário" sugere que os organismos têm aparência de animais, mas a Figura 11.1 mostra que muitas formas unicelulares não estão intimamente relacionadas nem com plantas e nem com os animais.

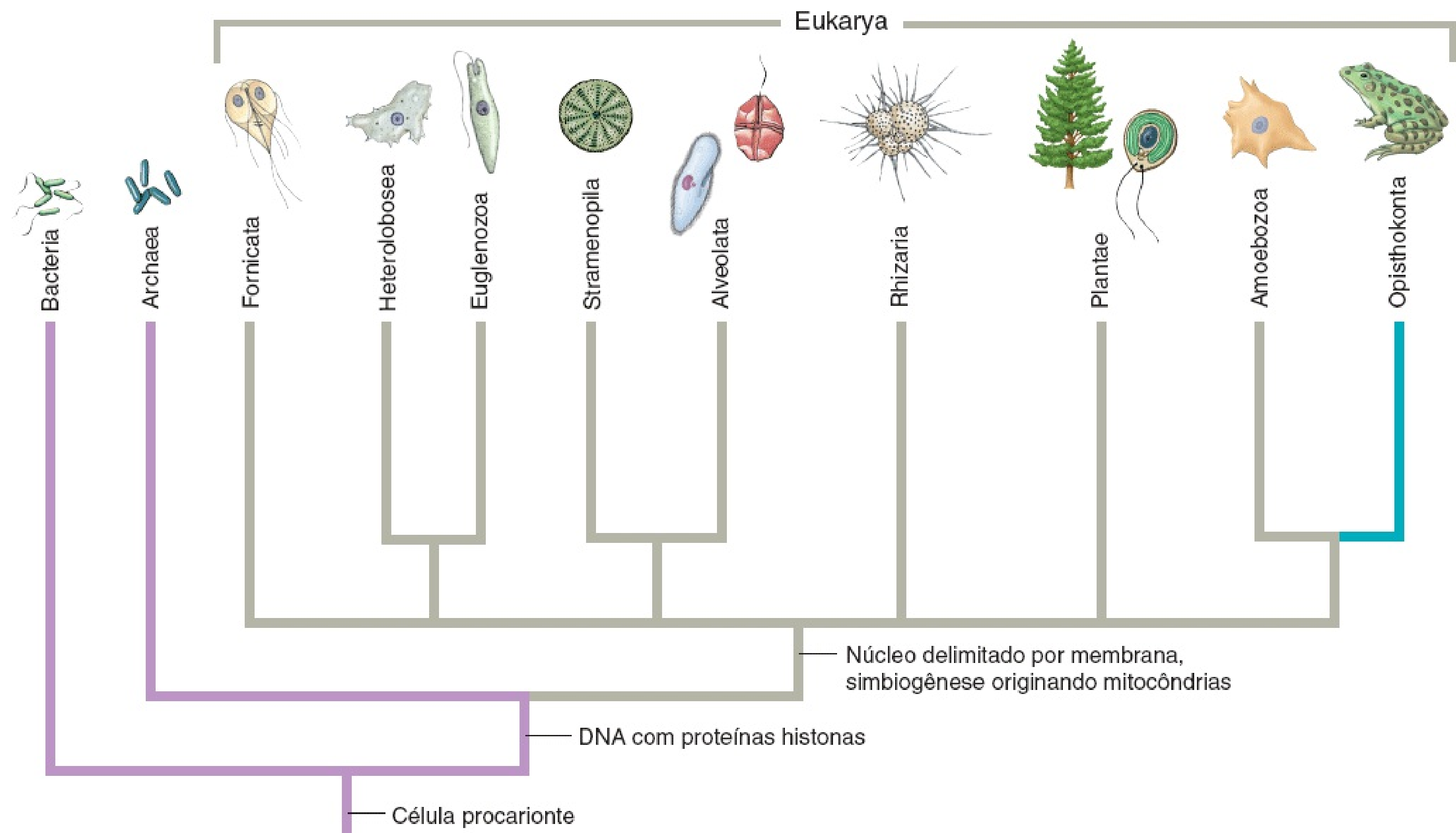


Figura 11.1 Cladograma exibindo dois ramos procariontes principais e a diversificação dos eucariotas. Somente alguns dos clados eucariontes a serem discutidos são mostrados aqui; mais detalhes são fornecidos na Figura 11.17. A ordem da ramificação carece de determinação para a maioria dos clados. Os animais multicelulares, coanoflagelados e fungos estão aninhados dentro do clado Unikonta, em um subgrupo chamado Opisthokonta.

Os dois conceitos, "semelhantes a plantas" e "semelhantes a animais", se referem em parte ao modo como o alimento é obtido. As plantas são tipicamente **autótrofas**, isto é, sintetizam seus próprios constituintes orgânicos dos substratos inorgânicos. A fotossíntese é um tipo de autotrofia. Os animais são tipicamente **heterótrofos**, isto é, obtêm moléculas orgânicas sintetizadas por outros organismos. Os protozoários heterótrofos podem ingerir seu alimento sob forma solúvel ou particulada. O alimento particulado é obtido por **fagocitose** (ver Capítulo 3), processo em que uma invaginação da membrana celular engloba uma partícula visível de alimento (Figura 11.2). Os heterótrofos que se alimentam de partículas visíveis podem ser **fagótrofos** ou **holozoicos**, enquanto os que ingerem alimento em forma solúvel são **osmótrofos** ou **saprozoicos**.

A distinção entre plantas e animais com base na nutrição funciona bem para as formas multicelulares, mas não é apropriada para os seres unicelulares. Os protozoários autótrofos (fotoautótrofos) utilizam a energia da luz para sintetizar suas moléculas orgânicas, mas frequentemente também praticam a fagotrofia e a osmotrofia. Mesmo dentre os heterótrofos, poucos são exclusivamente fagótrofos ou osmótrofos. Uma única classe, Euglenoidea (filo Euglenozoa) contém algumas formas que são principalmente fotoautótrofas, outras que são principalmente osmótrofas e algumas principalmente fagótrofas. As espécies de *Euglena* têm muitas formas de alimentação. Algumas espécies, mesmo autótrofas, requerem certas moléculas orgânicas pré-formadas, e algumas perdem seus cloroplastos se forem mantidas no escuro, transformando-se, assim, permanentemente em osmótrofas. O modo de alimentação empregado por organismos unicelulares é oportunista e altamente variável, inclusive em uma mesma espécie; portanto, as características do modo de alimentação provaram ser inapropriadas para diagnosticar os grupos taxonômicos.

Originalmente, os meios de locomoção eram utilizados para distinguir três das quatro classes taxonômicas de Linnaeus do filo Protozoa. Os membros de uma classe de parasitos, outrora denominada Sporozoa, não apresentam uma estrutura locomotora distinta, mas compartilham uma organela capaz de invadir células hospedeiras. Os membros das outras três classes tradicionais de protozoários diferem nos meios de locomoção: flagelados (Figura 11.3) utilizam **flagelos**, ciliados (Figura 11.4) nadam por meio de uma superfície ciliada do corpo e as amebas estendem seus **pseudópodes** (Figura 11.5) para

se mover.

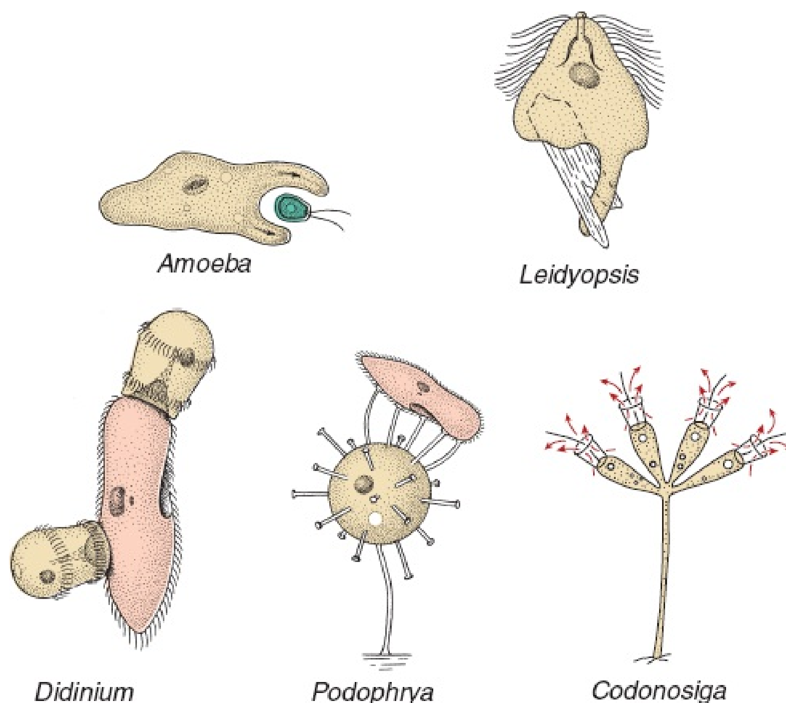


Figura 11.2 Alguns métodos de alimentação dos protozoários. *Amoeba* envolve um pequeno flagelado com pseudópodes. *Leidyopsis*, um flagelado que vive no intestino dos cupins, forma pseudópodes e ingere fragmentos de madeira. *Didinium*, um ciliado, alimenta-se apenas de *Paramecium*, que ele suga com um citóstoma temporário localizado na sua extremidade anterior. Às vezes, mais de um *Didinium* alimenta-se do mesmo *Paramecium*; dois estão ilustrados na figura. *Podophrya* é um ciliado suctório. Seus tentáculos aderem à presa e sugam o citoplasma para dentro do corpo de *Podophrya*, onde ele é cortado para formar os vacúolos alimentares. *Codonosiga*, um flagelado séssil que tem um colar de microvilos, alimenta-se de partículas suspensas na água, que são trazidas para o colar com os batimentos de seu flagelo. Todos esses métodos são tipos de fagocitose.



Figura 11.3 O flagelo está evidente no canto esquerdo inferior desta fotografia de *Euglena*.

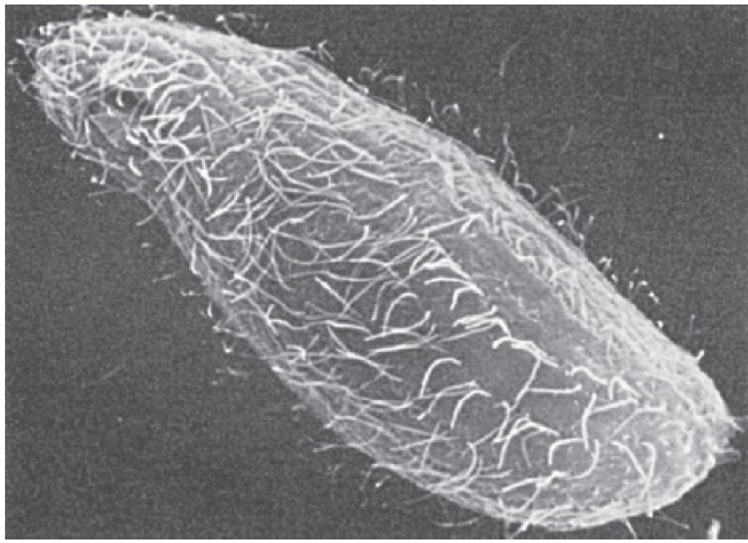


Figura 11.4 Micrografia eletrônica de varredura do ciliado de vida livre *Tetrahymena thermophila*, mostrando fileiras de cílios (2.000×). O batimento flagelar tanto puxa como empurra o organismo em seu meio, enquanto os cílios impulsionam o organismo por um mecanismo "de remar". Suas estruturas são similares, mesmo quando analisadas por meio da microscopia eletrônica de varredura ou de transmissão.



Figura 11.5 Movimento ameboide. *À esquerda* e *ao centro*, a ameba estende um pseudópode em direção a uma colônia de *Pandorina*. *À direita*, a ameba envolve a *Pandorina* antes de englobá-la por fagocitose.

Tipicamente, um flagelado tem poucos flagelos longos, ao passo que um ciliado, vários **cílios** curtos, embora não haja diferenciação morfológica real entre cílio e flagelo (ver Capítulo 3 e Capítulo 29). Alguns pesquisadores preferem chamar a ambos de undulipódios (L. dim. de *unda*, onda, + Gr. *podos*, pé). Entretanto, o cílio impulsiona a água paralelamente à superfície na qual ele está fixado, enquanto o flagelo impulsiona a água paralelamente ao seu eixo principal.

As amebas são capazes de assumir diversas formas (Figura 11.5), devido ao citoplasma celular, que é fluido (ver Capítulo 3 e Capítulo 29). O citoplasma pode ser estendido para fora em pseudópodes de várias formas: **lobópodes**, que são extensões de extremidades proeminentes; **filópodes**, prolongamentos finos e pontiagudos; **rizópodes**, filamentos ramificados; e **reticulópodes**, filamentos ramificados que se fundem para formar uma estrutura semelhante a uma rede (Figura 11.6). Os **axópodes** são pseudópodes finos e pontiagudos com um eixo central longitudinal (axial) de microtúbulos, denominado axonema (Figura 11.7).

As amebas com carapaça são denominadas **tecadas** (Figura 11.6). *Arcella* e *Difflugia* têm sua delicada membrana plasmática coberta por uma **testa** ou **carapaça** protetora, de material quitinoso ou sílica secretado, que pode ser reforçada com grãos de areia. Locomovem-se por pseudópodes que se projetam de aberturas na carapaça (Figura 11.6). Algumas amebas tecadas muito abundantes incluem os foraminíferos (*Globigerina*, Figura 11.6), os radiolários (Figura 11.7) e os heliozoários. As amebas desprovidas de carapaça são denominadas amebas nuas.

As relações de parentesco entre os eucariotas unicelulares são difíceis de elucidar, devido ao limitado número de caracteres disponíveis para análises morfológicas, bem como a sua alta probabilidade de evolução convergente. Uma revisão da classificação dos protozoários realizada pela Sociedade de Protozoólogos, em 1980, agrupou esses organismos em sete filos distintos. Entretanto, o recente emprego de análises moleculares, utilizando sequências de bases de múltiplos genes (ver Capítulo 10, para um exemplo de análises filogenéticas moleculares), revolucionou nossos conceitos sobre as afinidades filogenéticas dos eucariotas. Além disso, contribuiu para a descoberta de muitos grupos que poderiam ser considerados filos.

Difflugia

Arcella

Amoeba

Clathrulina

Actinophrys

Globigerina

Chlamydophrys

Actinosphaerium

Figura 11.6 As amebas compõem um grupo muito diverso, constituído de vários clados: *Arcella*, *Difflugia* e *Amoeba* têm lobópodes e são exemplos de amoebozoários; *Globigerina*, um foraminífero, que apresenta uma carapaça e reticulópodes; e *Chlamydophrys* e *Clathrulina* são exemplos de cercozoários; enquanto *Actinosphaerium* e *Actinophrys* são considerados atualmente estramenópilos.

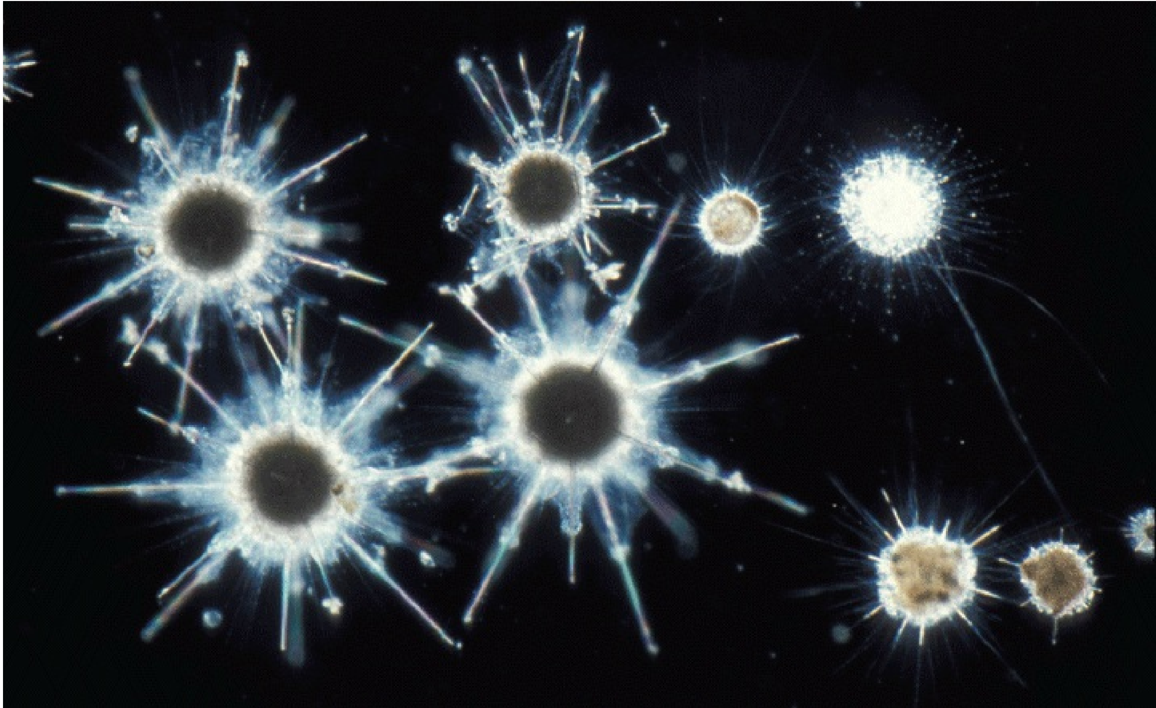


Figura 11.7 Algumas amebas com carapaça, como as ilustradas aqui, são comumente denominadas radiolários.

Atualmente, detemos maior compreensão sobre as relações filogenéticas entre os eucariotas unicelulares ou microbianos, mas essas relações são difíceis de comparar devido à proliferação de nomes de clados a cada nova análise filogenética. Algumas obras de literatura científica que versam sobre formas unicelulares utilizam a nomenclatura tradicional, mas a manutenção dos nomes antigos tornaria impossível uma leitura esclarecedora das pesquisas recentes. Portanto, abordamos tanto os nomes antigos como os novos, vinculando-os sempre que possível. Alguns nomes tradicionais não mais representam

grupos monofiléticos. As análises moleculares mostram que a forma ameboide evoluiu diversas vezes independentemente, portanto vários táxons ameboides foram trocados entre grupos tradicionais, ou alocados para táxons recémcriados. As amebas estão atualmente distribuídas em oito dos ramos eucariontes que discutimos aqui. Alguns nomes de uso corrente, como radiolários e heliozoários, ainda são empregados, mas alguns membros desses grupos foram transferidos para outros táxons. A classificação dos eucariotas unicelulares é uma área de pesquisa muito produtiva. Muitos dos ramos eucariontes da Figura 11.1 representam "superclados" putativos, cujos membros componentes são nomeados mais adiante. A validade desses agrupamentos é discutida na seção sobre filogenia (adiante).

Apesar da diversidade de formas, os protozoários apresentam sim um plano corpóreo básico ou grado – uma única célula eucarionte – e demonstram amplamente o enorme potencial adaptativo desse grado. Mais de 64.000 espécies foram nomeadas, sendo mais da metade fósseis. Alguns estudiosos estimam que deva haver 250.000 espécies de protozoários. Embora sejam unicelulares, os protozoários são organismos completos funcionalmente, com muitas estruturas microanatômicas complexas. As organelas específicas podem funcionar como esqueletos, estruturas sensoriais, mecanismos de locomoção, entre outras funções. Essas organelas são bem estudadas devido à sua importância funcional, e porque a investigação da sua estrutura pode revelar caracteres homólogos, os quais podem servir de base para o estabelecimento de categorias taxonômicas.

Características dos eucariotas unicelulares

- **Unicelular**; alguns coloniais e alguns com estágios multicelulares em seus ciclos de vida. A colonialidade ocorre quando as células se dividem, mas permanecem juntas. As células podem se especializar em determinadas funções, mas todas são capazes de se reproduzir. A multicelularidade necessita das condições de colonialidade, além dos critérios adicionais de que apenas algumas células são capazes de reproduzir-se.
- **Na sua maioria microscópicos**, apesar de alguns serem grandes o bastante para serem vistos a olho nu
- Todos os tipos de simetria estão representados no grupo; forma variável ou constante (oval, esférica ou outras)
- **Não há camada germinativa**
- Não há órgãos nem tecidos, mas são encontradas **organelas especializadas**; núcleo único ou múltiplo
- Vida livre, mutualismo, comensalismo e parasitismo estão representados nos grupos
- Locomoção por **pseudópodes**, **flagelos**, **cílios** e movimentos celulares diretos; alguns sésseis
- Alguns têm **endoesqueleto simples** ou **exoesqueleto**, mas a maioria não tem nenhum esqueleto
- **Nutrição de todos os tipos**: autotrófica (produção do próprio alimento por meio da fotossíntese), heterotrófica (dependência de outras plantas ou animais como alimento), saprozoica (uso dos nutrientes dissolvidos no ambiente ao redor)
- *Habitat* aquático ou terrestre; simbiontes ou de **vida** livre
- Reprodução **assexuada**, por fissão, brotamento e cisto, e **sexuada**, por conjugação ou por singamia (união de gametas masculinos e femininos para formação de um zigoto)

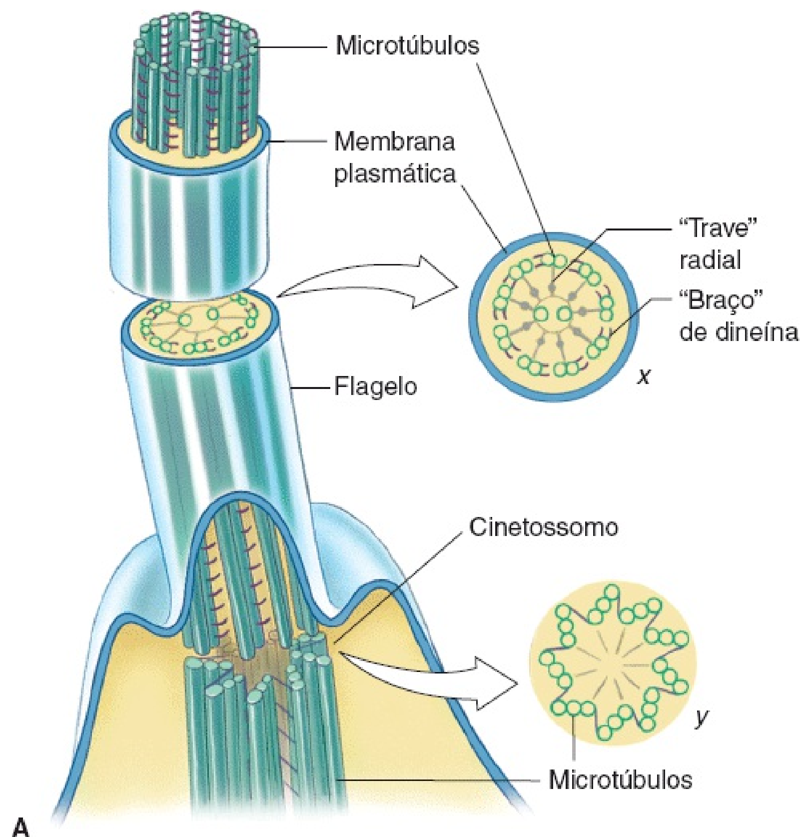
FORMA E FUNÇÃO

Locomoção

Cílios e flagelos

O cílio e o flagelo têm uma estrutura interna considerável. Cada flagelo ou cílio tem nove pares de microtúbulos longitudinais dispostos em um círculo em torno de um par central (Figura 11.8), e isto é válido para todos os cílios e flagelos do reino animal, com algumas notáveis exceções. Esse tubo de microtúbulos, organizado no padrão "9+2" de um flagelo ou cílio, é o **axonema**; o axonema é coberto por uma membrana contínua com a membrana celular que reveste o resto do organismo. Mais ou menos no ponto onde um axonema entra na célula propriamente dita, o par central de microtúbulos termina em uma pequena placa dentro do círculo de nove pares (Figura 11.8A). Também, mais ou menos nesse ponto, um outro microtúbulo liga-se a cada um dos nove pares, formando um tubo curto que se estende da base do flagelo até dentro da célula. Esse tubo consiste em nove *tríades* de microtúbulos e é chamado **cinetossomo** (ou **corpúsculo basal**). Os cinetossomos são exatamente iguais, em sua estrutura, aos **centríolos**, que organizam fusos mitóticos durante a divisão celular (ver Figura 3.14). Os centríolos de

alguns flagelados podem dar origem a cinetossomos, ou os cinetossomos podem funcionar como centríolos. Todos os flagelos e cílios eucariontes típicos têm um cinetossomo em sua base. Muitos metazoários pequenos usam cílios não apenas para locomoção, mas também para criar correntes de água para sua alimentação e respiração. O movimento ciliar é vital para muitas espécies, participando de funções como alimentação, reprodução, excreção e osmorregulação (como nas células-flama, Capítulo 14).



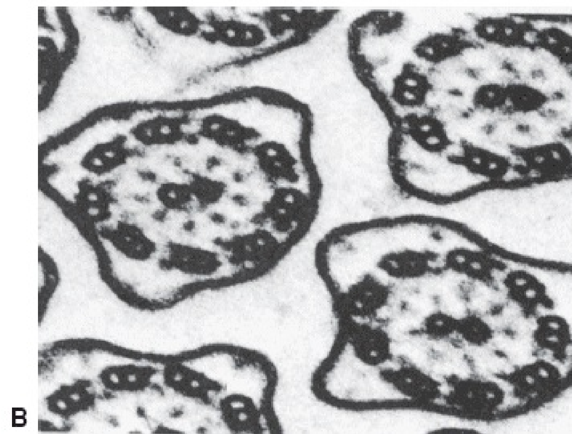


Figura 11.8 A. Esquema de um flagelo ilustrando o axonema central, que é composto de nove pares de microtúbulos, mais um par central. O axonema está embutido dentro da membrana celular. O par central de microtúbulos termina perto do nível da superfície celular, em uma placa basal (axossomo). Os microtúbulos periféricos prolongam-se interiormente por uma curta distância para compor duas de cada uma das tríades no cinetossomo (corpúsculo basal) (no nível *y* em **A**). **B.** Micrografia eletrônica de uma seção através de vários cílios, correspondente ao nível *x* em **A** (133.297×).

A explicação atual para o movimento ciliar e flagelar baseia-se na **hipótese do deslizamento entre microtúbulos**. O movimento é mantido pela energia liberada das ligações químicas do ATP (Capítulo 4). Dois "braços" de proteínas dineínas são visíveis por meio de micrografia eletrônica em cada um dos pares de microtúbulos periféricos no axonema (nível *x* na Figura 11.8), e, nesses braços, existe a enzima adenosina trifosfatase (ATPase), que quebra o ATP. Quando a energia de ligação do ATP é liberada, as dineínas "caminham" ao longo de um dos microtúbulos do par adjacente, fazendo com que ele deslize em relação ao outro microtúbulo do par. A resistência, que causa a flexão do axonema quando os filamentos deslizam

uns sobre os outros, é dada por "traves" radiais (de outra proteína associada a microtúbulo), que partem de cada um dos pares em direção ao par de fibrilas centrais. Essas "traves" são visíveis em micrografias eletrônicas e são compostas por várias proteínas. Evidência direta para a hipótese do deslizamento entre microtúbulos foi obtida aderindo diminutas esferas de ouro aos microtúbulos do axonema e observando seus movimentos ao microscópio.

Pseudópodes

Pseudópodes são extensões do citoplasma celular utilizadas na locomoção (Figura 11.9). O citoplasma não é homogêneo; às vezes, as áreas periféricas e centrais do citoplasma podem ser diferenciadas como **ectoplasma** e **endoplasma** (Figura 11.9). O endoplasma mostra-se mais granular e contém o núcleo e as organelas citoplasmáticas. O ectoplasma parece mais transparente (hialino) ao microscópio de luz e contém as bases dos cílios e flagelos. O ectoplasma é, em geral, mais rígido e se encontra no estado gel de um coloide, enquanto o endoplasma é mais fluido e se encontra no estado sol (ver quadro a seguir).

> Sistemas coloidais são suspensões permanentes de partículas finamente divididas, que não se precipitam, como leite, sangue, amido, sabão, tinta e gelatina. Nos sistemas vivos, os coloides são, geralmente, proteínas, lipídios e polissacarídios suspensos no fluido aquoso de células (citoplasma). Esses sistemas podem sofrer transformações sol-gel, dependendo de o fluido ou componentes particulados tornarem-se persistentes. No estado sol do citoplasma, os sólidos estão suspensos em um líquido e, no estado semissólido de gel, o líquido está suspenso no sólido.

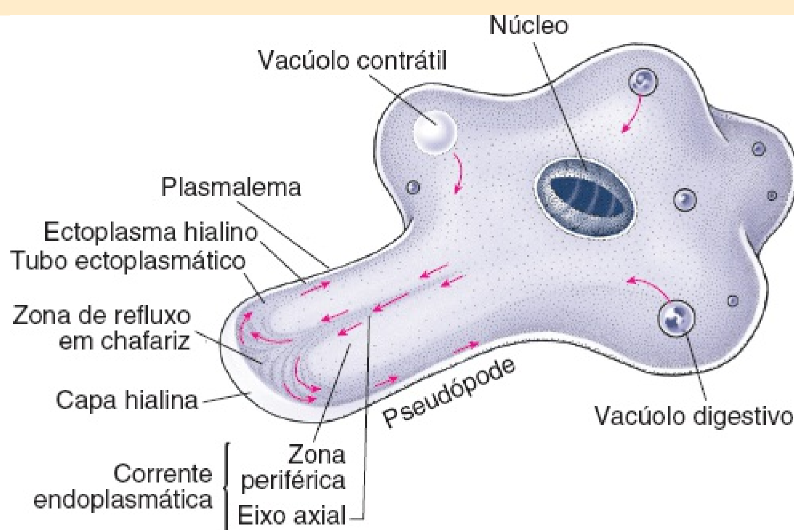


Figura 11.9 Ameba em locomoção ativa. As *setas* indicam a direção da corrente de endoplasma. O primeiro sinal de um novo pseudópode é o espessamento do ectoplasma, formando uma capa hialina clara, para onde flui o endoplasma. À medida que o endoplasma alcança a extremidade distal, ele reflui como um chafariz e é convertido em ectoplasma, formando um tubo externo rígido que se alonga à medida que o fluxo continua em direção à extremidade distal. Posteriormente, o ectoplasma é convertido em endoplasma fluido, realimentando o fluxo. O substrato é necessário para que ocorra o movimento ameboide.

Os pseudópodes variam em composição e compreendem diversos tipos. Os mais conhecidos são os **lobópodes** (Figuras 11.6 e 11.9), que são extensões do corpo celular, bem grandes, com extremidades proeminentes e que contêm tanto endoplasma quanto ectoplasma. Algumas amebas agregam-se e se movem como uma unidade; esse movimento é chamado de **forma de limax** (para um gênero de lesma, *Limax*). Os **filópodes** são finos prolongamentos, geralmente ramificados, que contêm somente ectoplasma. Eles são encontrados em algumas amebas, como *Euglypha* (Figura 11.16B). Os **reticulópodes** (Figura 11.6) diferenciam-se dos filópodes pelo fato de, repetidamente, reunirem-se para formar algo semelhante a uma malha de rede, embora alguns protozoólogos considerem que a distinção entre filópodes e reticulópodes seja artificial. Os **axópodes** (Figura 11.10) são pseudópodes compridos e finos, sustentados por feixes axiais de microtúbulos (Figura 11.10). Os microtúbulos estão dispostos num conjunto em espiral ou geométrico definido, dependendo da espécie, e constituem o axonema do axópode. Os axópodes podem ser estendidos ou retraídos, aparentemente, pela adição ou remoção de material microtubular. Como as extremidades podem aderir ao substrato, o organismo pode progredir por um movimento de rolamento, encurtando os axonemas da frente e estendendo os de trás. O citoplasma pode fluir pelos axonemas na direção do corpo de um lado e na direção inversa do outro lado.

Embora os pseudópodes sejam os principais meios de locomoção das amebas, eles podem ser formados por diversos protozoários flagelados, bem como por células ameboides de muitos animais. Na realidade, um componente importante da proteção contra doenças no corpo dos mamíferos depende das células brancas ameboides do sangue, e células ameboides em outros animais, vertebrados e invertebrados, têm papel similar.

Quando um lobópode típico começa a se formar, uma extensão do ectoplasma, denominada capa **hialina**, aparece, e o endoplasma começa a fluir em direção ao interior da capa hialina (Figuras 11.9 e 11.11). O endoplasma que está fluindo contém subunidades de actina unidas a proteínas reguladoras de adesão à actina (ABP), que impedem a polimerização da actina. À medida que o endoplasma flui para dentro da capa hialina, ele se dispersa para a periferia do pseudópode. A interação com fosfolipídios da membrana celular libera as subunidades de actina de suas proteínas de ligação reguladoras e permite que elas sofram polimerização, formando os filamentos de actina. Os filamentos de actina unem-se uns aos outros de forma cruzada, através de uma outra ABP para um gel semissólido, transformando o ectoplasma em um tubo, por onde o endoplasma flui à medida que o pseudópode se estende. Na região proximal do pseudópode, íons cálcio ativam uma ABP que libera os filamentos de actina do gel e permite à miosina associar-se a esses filamentos e puxá-los, semelhante à contração do músculo estriado esquelético nos vertebrados (ver Capítulo 29). Assim, a contração nessa região proximal do pseudópode cria uma pressão que força o endoplasma fluido, juntamente com as subunidades de actina, que agora estão dissociadas, de volta à capa hialina.

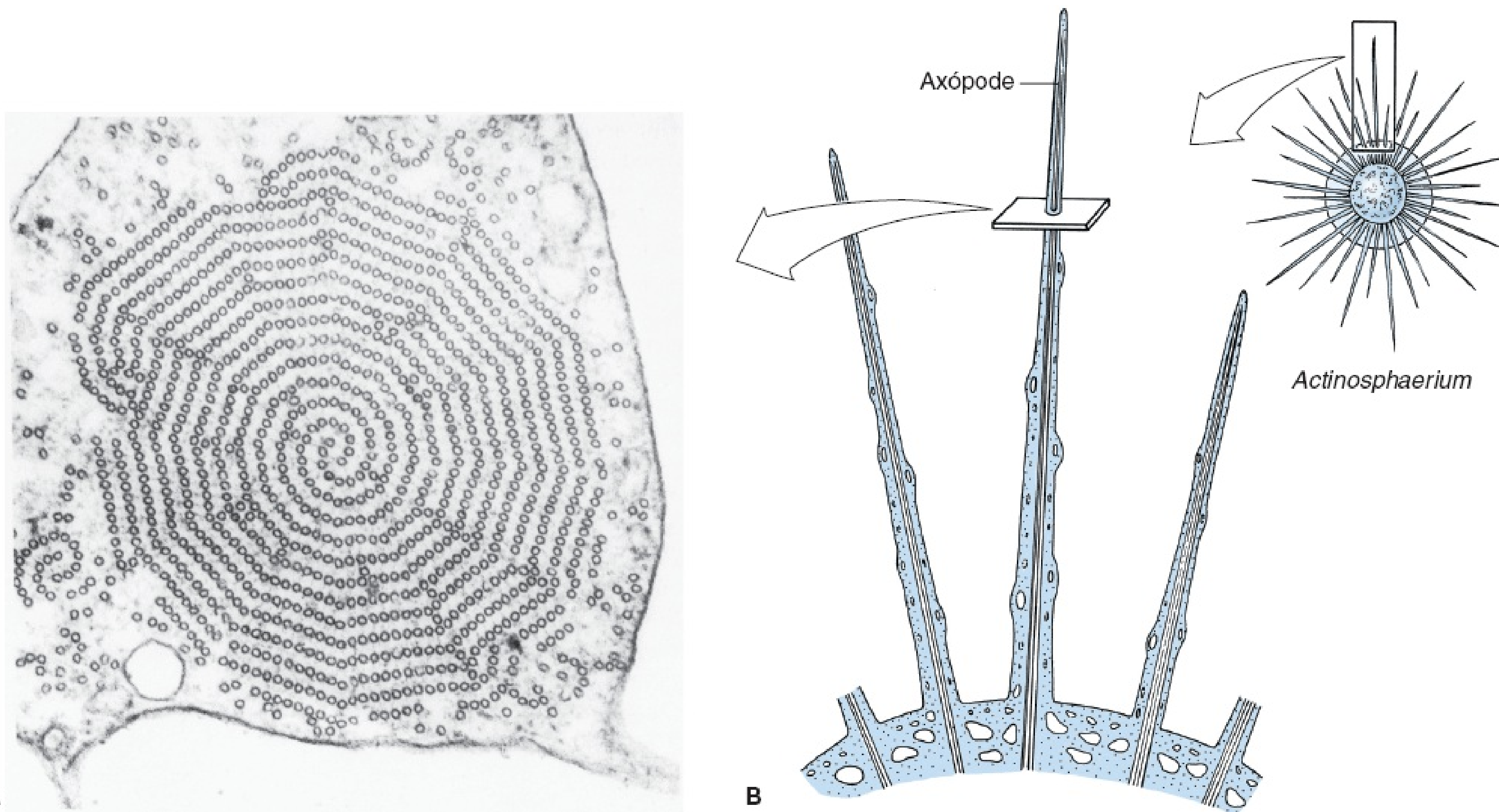


Figura 11.10 A. Micrografia eletrônica de um axópode (de *Actinosphaerium nucleofilum*) em corte transversal. **B.** Diagrama do axópode, para mostrar a orientação de **A.** O axonema de um axópode é composto por uma série de microtúbulos, que podem variar de três a muitos, dependendo da espécie. Algumas espécies podem prolongar ou retrair seus axópodes bem rapidamente (99.000×).

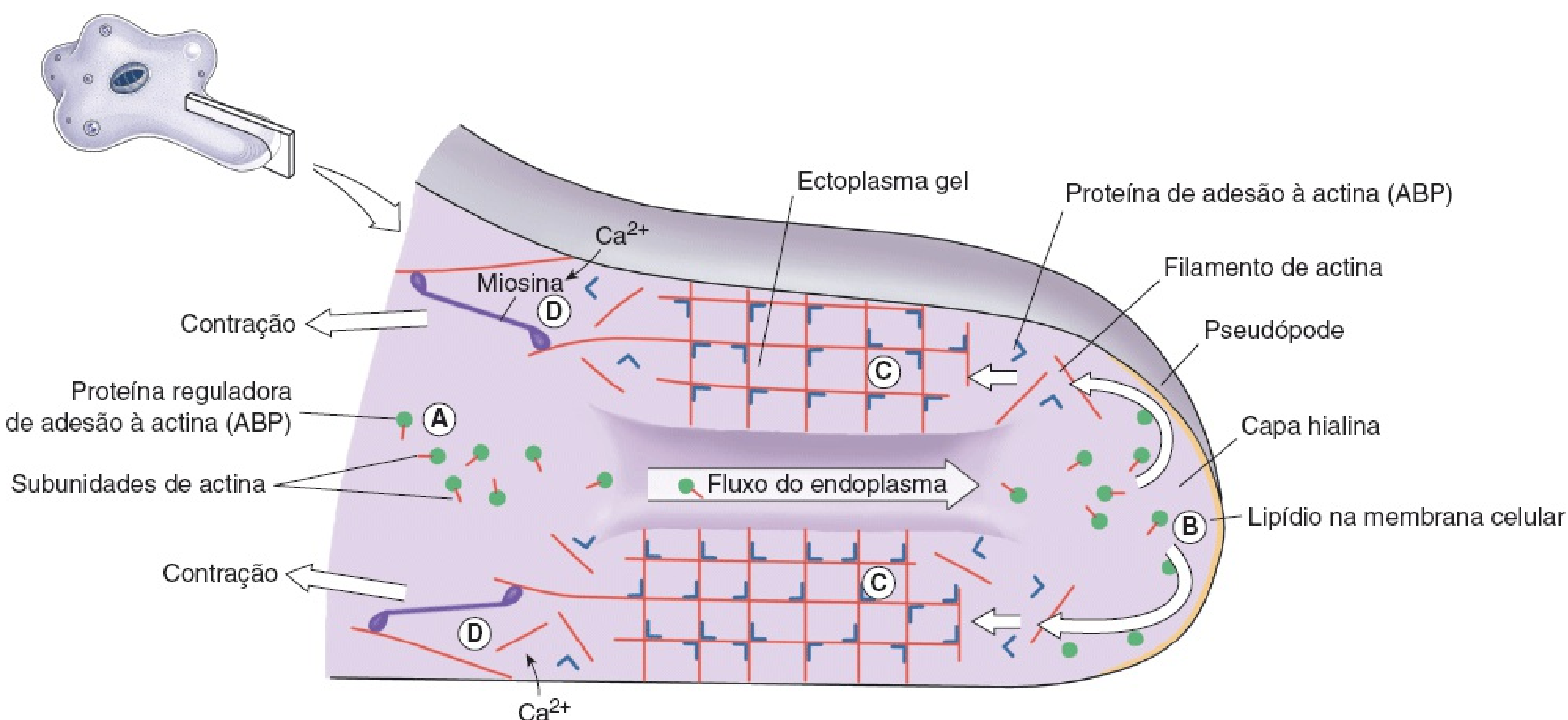


Figura 11.11 Mecanismo de movimento pseudopodial. No endoplasma, subunidades de actina estão ligadas a proteínas reguladoras de adesão à actina, que as mantêm dissociadas (**A**). Sob estímulo, força hidrostática conduz as subunidades, através de um gel pouco consistente, para a capa hialina. As subunidades de actina são liberadas das proteínas reguladoras por lipídios da membrana celular (**B**). As subunidades rapidamente se agrupam em filamentos e, com a interação de outra proteína reguladora de adesão à actina, formam o ectoplasma gel (**C**). Na extremidade posterior, íons cálcio ativam uma proteína reguladora de adesão à actina que libera os filamentos de actina do gel, desfazendo a rede de modo que moléculas de miosina possam se associar a esses filamentos e puxá-los (**D**). As subunidades passam para o tubo de ectoplasma para serem reutilizadas.

Componentes funcionais das células de eucariotas unicelulares

Núcleo

Como em outros eucariotas, o núcleo é uma estrutura delimitada por membrana cujo interior se comunica com o citoplasma por pequenos poros. No núcleo, o material genético (DNA) forma os cromossomos (ver Capítulo 3, para informações detalhadas sobre a estrutura do núcleo). Exceto durante a divisão celular, os cromossomos, geralmente, não estão condensados em uma forma que possa ser reconhecida, apesar de, durante a fixação das células para microscopia de luz, o material cromossômico (cromatina) geralmente agrupar-se irregularmente, deixando algumas áreas dentro do núcleo relativamente claras. Esse aspecto é descrito como **vesicular** e é característico de muitos núcleos de protozoários (Figura 11.12). A cromatina condensada pode ficar distribuída em torno da periferia do núcleo ou internamente em padrões distintos. Na maioria dos dinoflagelados (adiante), os cromossomos são visíveis durante a interfase, com o mesmo aspecto que assumem durante a prófase da mitose (ver Capítulo 3).

Também, dentro do núcleo, um ou mais **nucléolos** estão presentes, representando transcrição ativa de RNA ribossômico (Figura 11.12). Os caracteres como a persistência de nucléolos durante a mitose são úteis na identificação dos clados de protozoários.

Os ciliados têm dois tipos de núcleo: um núcleo germinativo, denominado micronúcleo, e um núcleo somático, denominado macronúcleo. Apenas os genes do macronúcleo são transcritos (ver Capítulo 5). Os macronúcleos dos ciliados são descritos como compactos ou condensados porque o material da cromatina está mais finamente disperso, e áreas claras não podem ser observadas com o microscópio de luz.

Mitocôndrias

A mitocôndria é uma organela utilizada para recuperar energia das ligações de carbono das moléculas de combustível onde o oxigênio entra como o receptor final de elétrons (ver Capítulo 4). Ela contém DNA. Suas membranas internas, denominadas cristas (Figura 11.12), apresentam forma variável, podendo ser achatadas, tubulares, discoides ou ramificadas. A forma da

crista é considerada um caráter homólogo e, em conjunto com outras características morfológicas, é utilizada para descrever os táxons de protozoários. Em células sem mitocôndria, **hidrogenossomos** podem estar presentes. Os hidrogenossomos são organelas que desempenham função respiratória na ausência de oxigênio; presume-se que evoluíram das mitocôndrias. Os hidrogenossomos e outras organelas derivadas de mitocôndrias e que não têm DNA são denominados coletivamente de mitossomos. Acredita-se que os **cinetoplastos** sejam derivados de mitocôndrias. Os cinetoplastos contêm massas de moléculas circulares de DNA e atuam em associação com o cinetossomo, uma organela localizada na base do flagelo.

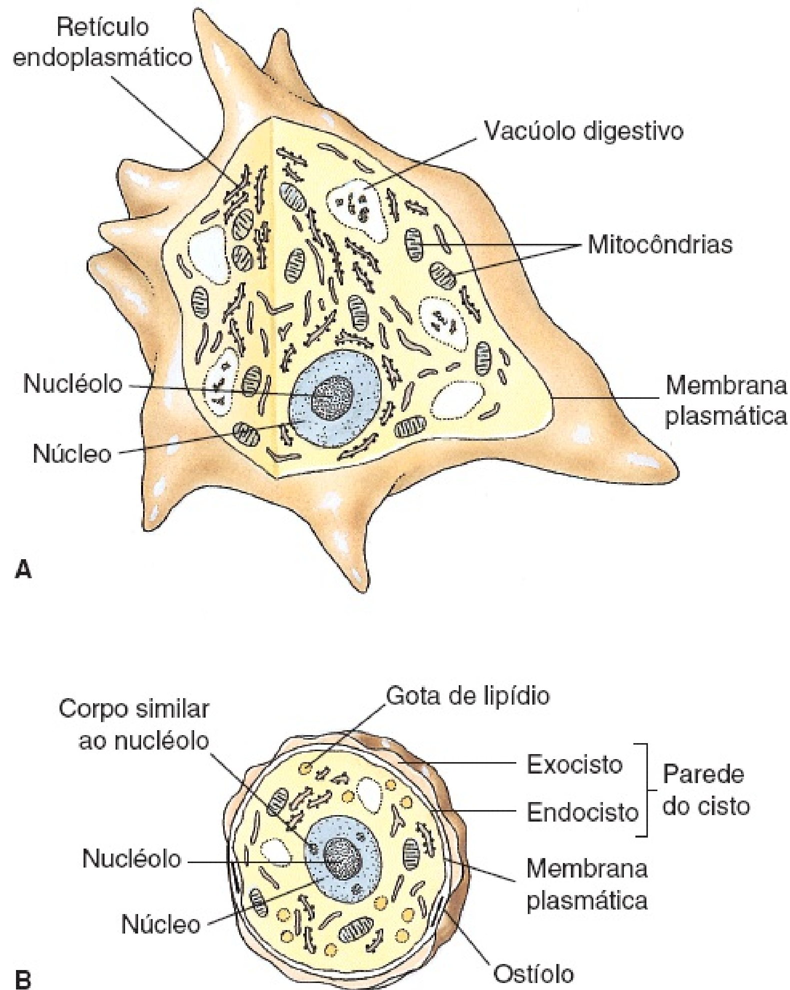


Figura 11.12 Estrutura de *Acanthamoeba palestinensis*. **A.** Forma ativa. **B.** Cisto.

Complexo de Golgi

O complexo de Golgi é parte do sistema endomembranoso que participa nos processos secretores da célula e na digestão intracelular dos vacúolos alimentares (ver Figuras 3.10 e 3.20). Os complexos de Golgi são também denominados **dictiossomos**. Os corpos parabasais são estruturas semelhantes com funções potencialmente similares.

Plastídios

Os plastídios são organelas que contêm uma variedade de pigmentos fotossintéticos. A adição original de um plastídio às células eucarióticas possivelmente ocorreu quando uma cianobactéria foi englobada, mas não digerida. Os **cloroplastos** (Figura 11.13) contêm diferentes tipos de clorofilas (*a*, *b* ou *c*), mas outros plastídios podem apresentar outros tipos de pigmentos. Por exemplo, os plastídios de algas vermelhas contêm ficobilinas. O compartilhamento de alguns pigmentos em particular entre as eucariotas unicelulares pode indicar ancestralidade comum, embora plastídios possam também ser produto de endossimbiose secundária.

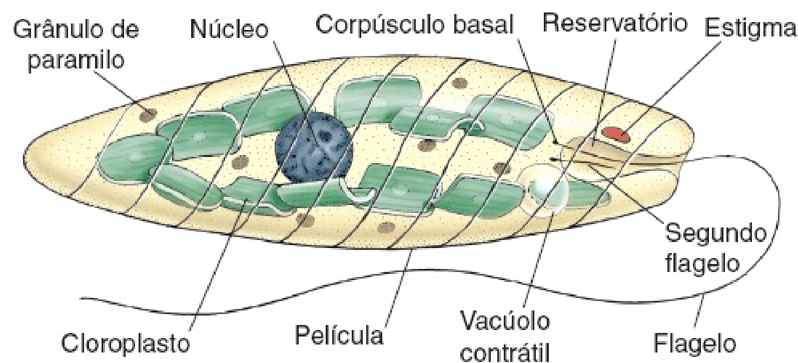


Figura 11.13 *Euglena viridis*. As características mostradas são uma combinação daquelas visíveis em preparações de espécimes vivos e corados.

Extrussomos

Esse termo geral refere-se às organelas delimitadas por membrana nos protozoários que são usadas para eliminar algo da célula. A grande variedade de estruturas eliminadas sugere que nem todos os extrussomos são homólogos. O **tricocisto** (adiante) dos ciliados é um extrussomo.

Nutrição

A nutrição holozoica implica fagocitose (Figura 11.2), na qual uma dobra para dentro ou invaginação da membrana celular envolve uma partícula de alimento. À medida que a invaginação se estende para dentro da célula, ela é destacada da superfície (ver Figura 3.20). A partícula de alimento, portanto, fica contida em uma vesícula intracelular delimitada por membrana, formando o **vacúolo digestivo** ou **fagossomo**. Os lisossomos, pequenas vesículas contendo enzimas digestivas, fundem-se com o fagossomo e liberam seu conteúdo dentro dele, dando início à digestão (ver Figura 3.20). Quando os produtos da digestão são absorvidos através da membrana vacuolar, o fagossomo torna-se menor. Qualquer material que não tenha sido digerido deve ser eliminado da célula por exocitose, e o vacúolo novamente se funde com a membrana da superfície da célula. Na maioria dos ciliados, em muitos flagelados e muitos apicomplexos, o local da fagocitose é uma estrutura de boca definida, o **citóstoma** (Figura 11.14). Nas amebas, a fagocitose pode acontecer em quase qualquer ponto, por meio do envolvimento da partícula pelos pseudópodes. Nas amebas tecadas, as partículas devem ser ingeridas através da abertura da carapaça, ou testa. Os flagelados podem formar um citóstoma temporário, geralmente em uma posição característica, ou podem ter um citóstoma permanente, com estrutura especializada. Muitos ciliados têm uma estrutura característica para a expulsão da matéria residual, o **citopígeo** ou **citoprocto**, encontrado em uma localização específica. Em alguns, o citopígeo também serve como local para a expulsão do conteúdo do vacúolo contrátil (ver próxima seção sobre excreção e osmorregulação).

A nutrição saprozoica pode ser por pinocitose ou pelo transporte de solutos diretamente através da membrana celular externa (ver Capítulo 3). O transporte direto através de uma membrana pode ser por difusão, difusão facilitada ou transporte ativo (ver Capítulo 3). A difusão tem, provavelmente, pouca ou nenhuma importância para a alimentação dos protozoários, em algumas espécies endossimbiontes. Algumas moléculas importantes de alimentos, como glicose e aminoácidos, podem penetrar na célula por difusão facilitada e transporte ativo.

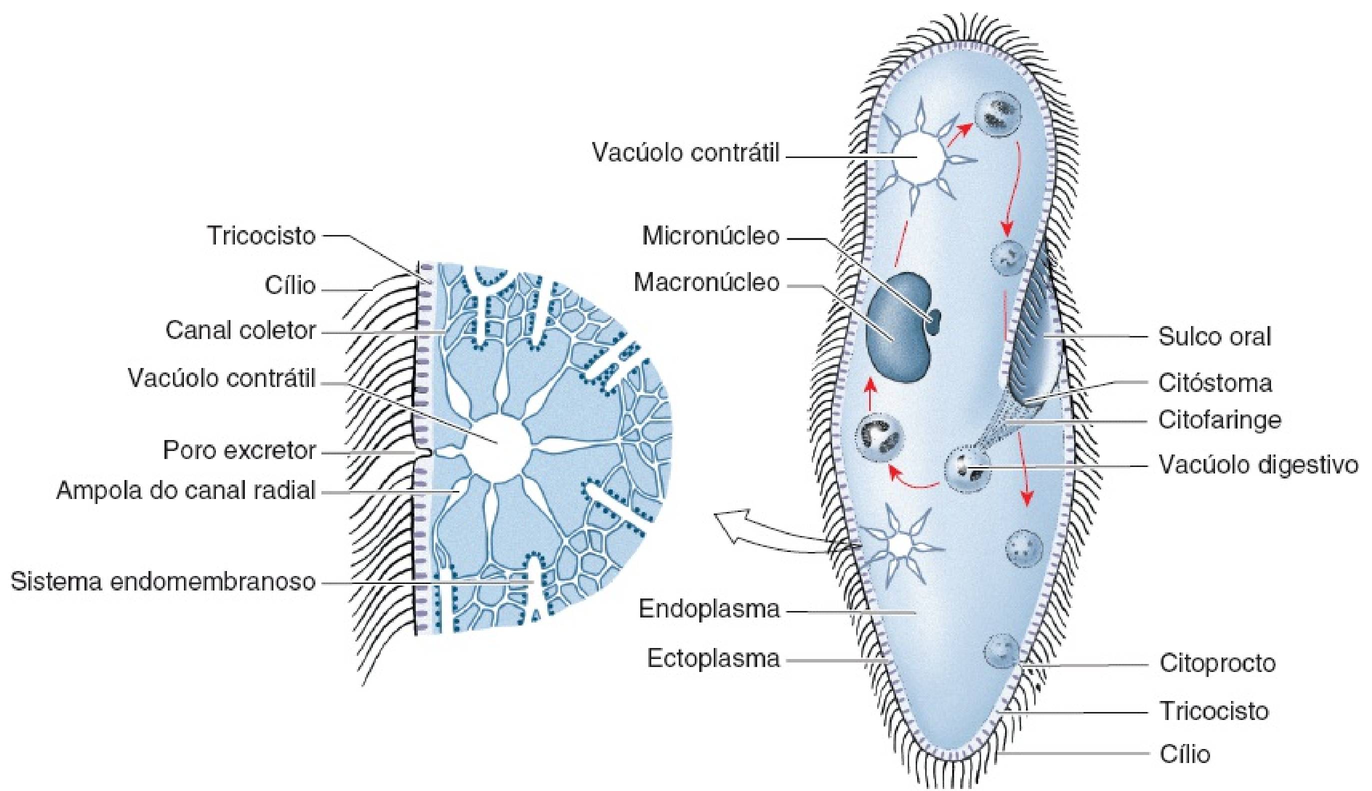


Figura 11.14 *À esquerda*, seção aumentada de um vacúolo contrátil (vesícula de expulsão da água) de *Paramecium*. Aparentemente, a água é coletada pelo sistema endomembranoso, esvaziada para dentro dos canais coletores e, em seguida, para dentro da vesícula. A vesícula se contrai para esvaziar seu conteúdo para o exterior, funcionando, assim, como uma organela osmorreguladora. *À direita*, *Paramecium*, mostrando citofaringe, vacúolos digestivos e núcleos.

Foi mostrado que uma substância estimuladora, ou "indutora", deve estar presente no meio circundante para que muitos protozoários iniciem a pinocitose. Diversas proteínas atuam como indutoras, assim como alguns sais e outras substâncias; parece que o indutor deve ser uma molécula com carga positiva. A pinocitose acontece na extremidade interna da citofaringe, nos protozoários que possuem aquela estrutura.

Excreção e osmorregulação

No citoplasma de muitos protozoários, os vacúolos podem ser vistos por microscopia de luz. Alguns desses vacúolos enchem-se periodicamente com uma substância fluida, que depois é expelida. Há forte evidência de que esses **vacúolos contráteis** (Figuras 11.9, 11.13 e 11.14) funcionem principalmente na osmorregulação. Eles são mais comuns e enchem-se e esvaziam-se mais frequentemente em protozoários de água doce do que nos marinhos e nas espécies endossimbiontes, onde o meio circundante é mais ou menos isosmótico (tem a mesma pressão osmótica) em relação ao citoplasma. As espécies pequenas, com uma relação grande superfície-volume, geralmente têm maiores taxas de captação e expulsão em seus vacúolos contráteis. A excreção de resíduos metabólicos, por outro lado, é quase totalmente feita por difusão. O principal produto final do metabolismo do nitrogênio é amônia, que é prontamente eliminada por difusão dos pequenos corpos dos protozoários.

Embora pareça claro que os vacúolos contráteis removam o excesso de água que entrou no citoplasma por osmose, uma explicação razoável para tal mecanismo de remoção não foi ainda encontrada. Uma hipótese sugere que transportadores de prótons (Capítulo 4), na superfície vacuolar e nos túbulos que se irradiam dela, transportem ativamente H^+ e cotransportem bicarbonato (HCO_3^-) (Figura 11.15), que são partículas osmoticamente ativas. Com o acúmulo dessas partículas dentro do vacúolo, a água seria drenada para dentro do vacúolo. O líquido dentro do vacúolo permaneceria, portanto, isosmótico ao citoplasma. Assim que o vacúolo, finalmente, unisse sua membrana à membrana da superfície e esvaziasse seu conteúdo para fora, ele expulsaria água, H^+ e HCO_3^-. Esses íons podem ser repostos prontamente nas amebas pela ação da anidrase carbônica (presente no citoplasma) sobre CO_2 e H_2O.

Alguns ciliados, como *Blepharisma*, têm vacúolos contráteis com estrutura e mecanismos de enchimento aparentemente similares aos descritos para amebas. Outros, como *Paramecium*, têm vacúolos contráteis mais complexos. Tais vacúolos

estão localizados em uma posição específica sob a membrana celular, com um poro “excretor” que se abre para fora da célula, e circundado por ampolas de cerca de seis canais coletores (Figura 11.14). Os canais coletores, por sua vez, são circundados por túbulos finos com cerca de 20 nm de diâmetro, os quais se conectam aos canais durante o enchimento da ampola e, nas suas extremidades inferiores, com o sistema tubular endomembranoso. As ampolas e os vacúolos contráteis são rodeados por feixes de fibrilas, que podem funcionar na contração dessas estruturas. A contração da ampola enche o vacúolo. Quando o vacúolo se contrai para descarregar seu conteúdo para fora, a ampola fica desconectada do vacúolo, e o refluxo é impedido. Os túbulos, ampolas ou vacúolos podem ser supridos com bombas de prótons para drenar água para dentro de seus lumens, por meio do mecanismo já descrito.

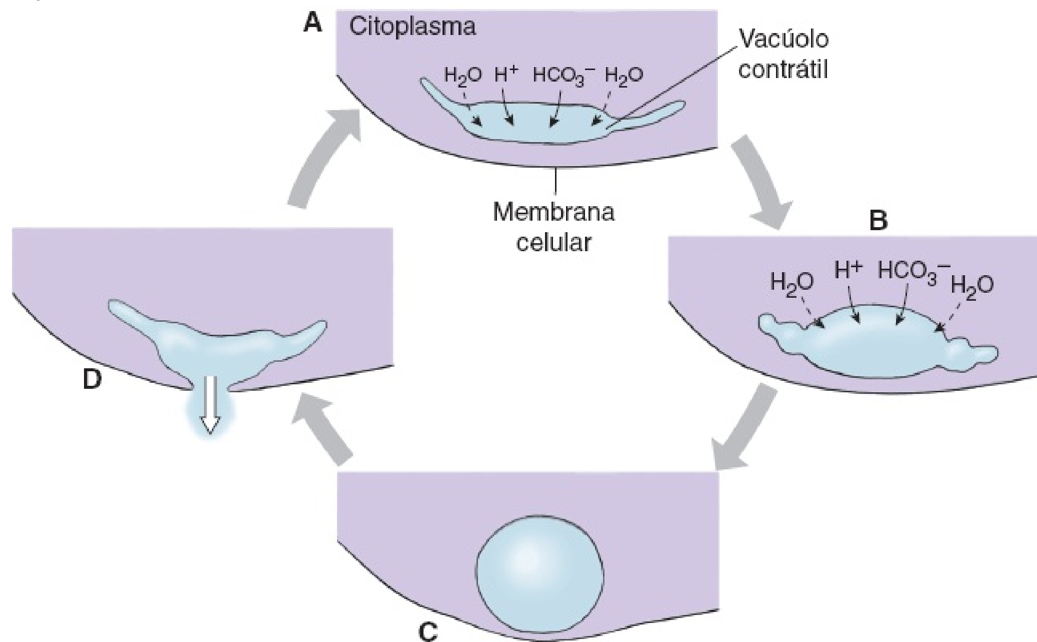


Figura 11.15 Mecanismo proposto para a operação dos vacúolos contráteis. **A**, **B.** Os vacúolos são compostos por um sistema de cisternas e túbulos. Bombas de prótons em suas membranas transportam H^+ e cotransportam HCO_3^- para dentro dos vacúolos. A água entra por difusão para manter uma pressão osmótica igual àquela no citoplasma. Quando o vacúolo está cheio, **C**, sua membrana funde-se com a membrana da superfície da célula, expelindo água, H^+ e HCO_3^-. **D.** Prótons e íons bicarbonato são substituídos prontamente pela ação da anidrase carbônica sobre o dióxido de carbono e a água.

Reprodução

Os fenômenos sexuados ocorrem amplamente entre os protozoários, e processos sexuados podem preceder certas fases da reprodução assexuada, mas o desenvolvimento embrionário não acontece; os protozoários não têm embriões. As características essenciais dos processos sexuados incluem uma divisão reducional do número de cromossomos à metade (de um número diploide para um número haploide), desenvolvimento de células sexuais (gametas) ou, pelo menos, de núcleos gaméticos e, geralmente, uma fusão dos núcleos gaméticos (adiante).

Fissão

Nos protozoários, o processo de multiplicação celular que produz mais indivíduos é chamado fissão. O tipo mais comum de fissão é a **binária**, em que resultam dois indivíduos idênticos (Figura 11.16). Quando a célula gerada é consideravelmente menor que a célula inicial e cresce até o tamanho adulto, o processo é chamado **brotamento**. O brotamento ocorre em alguns ciliados. Na **fissão múltipla**, a divisão do citoplasma (citocinese) é precedida por várias divisões nucleares, de modo que grande número de indivíduos é formado quase que simultaneamente (ver Figura 11.29). A fissão múltipla, ou **esquizogonia**, é comum entre os Apicomplexa e entre algumas amebas. Se a fissão múltipla for precedida ou associada à união de gametas, ela é chamada de **esporogonia**.

Os tipos mencionados de divisão estão acompanhados de alguma forma de mitose (Capítulo 3). Porém, essa mitose é frequentemente um tanto distinta da que ocorre nos metazoários. Por exemplo, a membrana nuclear frequentemente persiste durante toda a mitose, e o fuso microtubular deve ser formado dentro dos limites da membrana nuclear. Não foram observados centríolos na divisão nuclear dos ciliados; a membrana nuclear persiste na mitose micronuclear, com o fuso dentro do núcleo.

O macronúcleo dos ciliados parece simplesmente se alongar, sofrer constrição e se dividir sem nenhum fenômeno mitótico reconhecível **(amitose)**, sendo, assim, esse processo de divisão é amitótico.

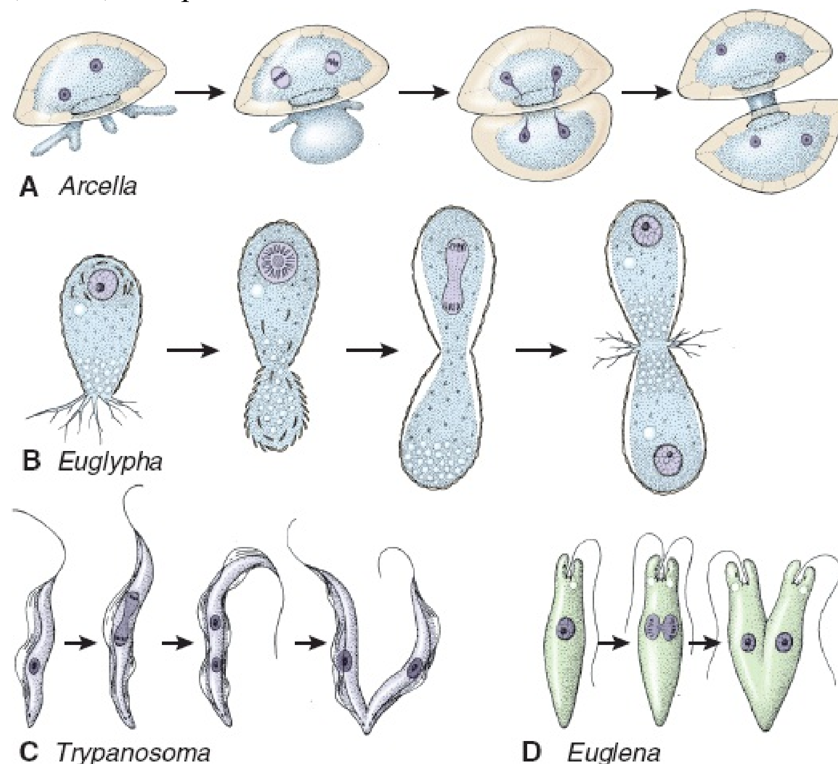


Figura 11.16 Fissão binária em algumas amebas e flagelados. **A.** Os dois núcleos de *Arcella* dividem-se à medida que uma parte de seu citoplasma extravasa e começa a secretar uma nova carapaça para a célula-filha. **B.** A carapaça de uma outra ameba, *Euglypha*, é formada por placas secretadas. A secreção dessas placas para a célula-filha é iniciada antes que o citoplasma comece a sair pela abertura. À medida que elas são usadas para construir a carapaça da célula-filha, o núcleo divide-se. **C.** *Trypanossoma* tem um cinetoplasto próximo ao cinetossomo de seu flagelo e próximo à sua extremidade posterior, no estágio mostrado. Todas essas partes têm de ser duplicadas antes que a célula se divida. **D.** Divisão de *Euglena*. Compare **C** e **D** com a Figura 11.25, fissão em um cilióforo.

Processos sexuados

Embora todos os protozoários se reproduzam de forma assexuada, e alguns aparentem ser exclusivamente assexuados, a ampla ocorrência de sexo mostra sua importância como meio de recombinação genética. Os núcleos dos gametas, ou pronúcleos, que se fundem na fecundação para restabelecer o número diploide de cromossomos, geralmente são formados em células gaméticas especiais. Quando todos os gametas parecem iguais, são chamados **isogametas**, mas quase todas as espécies apresentam dois tipos diferentes, ou **anisogametas**.

Nos animais, a meiose geralmente ocorre durante ou exatamente antes da formação do gameta (a meiose é discutida detalhadamente no Capítulo 5). Esse é precisamente o caso dos Ciliophora e de alguns flagelados e grupos de amebas. Porém, em outros grupos de flagelados e em Apicomplexa, as primeiras divisões *após* a fecundação são meióticas **(meiose zigótica)**, e todos os indivíduos produzidos assexuadamente (mitoticamente) no ciclo de vida até o próximo zigoto são haploides. A maioria dos protozoários que não se reproduz sexuadamente é, provavelmente, haploide, embora a demonstração de ploidia seja difícil na ausência de meiose. Em algumas amebas (foraminíferos), há alternância de gerações haploide e diploide **(meiose intermediária)**, um fenômeno comum em plantas.

A **singamia** é a fecundação de um gameta por outro, mas nem todos os fenômenos sexuados nos protozoários envolvem singamia. Exemplos disso são a **autogamia**, em que núcleos gaméticos surgem por meiose e se fundem para formar um zigoto dentro do mesmo organismo que os produziu, e a **conjugação,** em que há troca de núcleos gaméticos entre organismos emparelhados (conjugantes). Descreveremos a conjugação depois, quando discutirmos *Paramecium*.

Encistamento e desencistamento

Apesar de separadas de seu meio externo apenas por sua delicada membrana celular, as formas unicelulares são

surpreendentemente bem-sucedidas em *habitats* frequentemente sujeitos a condições extremamente difíceis. A sobrevivência em condições difíceis está, certamente, relacionada com a habilidade de formar **cistos**, formas dormentes, caracterizadas por revestimentos externos resistentes e pela total interrupção do metabolismo. A formação de cistos é importante também para muitas formas parasíticas que devem sobreviver em um ambiente difícil entre hospedeiros (Figura 11.12). Entretanto, alguns parasitos não formam cistos, aparentemente dependendo da transferência direta de um hospedeiro para outro. As fases reprodutivas, como fissão, brotamento e singamia, podem ocorrer nos cistos de algumas espécies. O encistamento não foi encontrado em *Paramecium*, e é raro ou ausente nas formas marinhas.

Os cistos de alguns protozoários que vivem no solo e na água doce têm durabilidade surpreendente. Os cistos do ciliado *Colpoda*, que vive no solo, podem sobreviver 12 dias em nitrogênio líquido e 3 h a 100°C. Demonstrou-se que a sobrevivência dos cistos de Colpoda em solo seco foi superior a 38 anos, e a de certos pequenos flagelados (*Podo*) pode chegar a 49 anos! Porém, nem todos os cistos são tão resistentes. Os cistos de *Entamoeba histolytica*, que causa a disenteria amebiana, toleram a acidez gástrica, mas não a dessecação, nem temperaturas superiores a 50°C, ou luz solar.

As condições que estimulam o encistamento não estão totalmente esclarecidas, embora, em alguns casos, a formação de cistos seja cíclica, ocorrendo em determinados estágios do ciclo de vida. Para a maioria das formas de vida livre, alterações ambientais adversas favorecem o encistamento. Tais condições incluem deficiência de alimento, dessecação, aumento da pressão osmótica do meio, diminuição da concentração de oxigênio e mudanças de pH ou de temperatura.

Durante o encistamento, certas organelas, como cílios e flagelos, são reabsorvidas, e o complexo de Golgi secreta o material da parede do cisto, que é levado em vesículas até a superfície e expelido.

Embora o estímulo exato para o desencistamento (saída de dentro do cisto) seja geralmente desconhecido, o retorno das condições favoráveis inicia esse processo nos protozoários em que os cistos são estágios de resistência. Nas formas parasitas, o estímulo para o desencistamento pode ser mais específico, requerendo condições similares àquelas encontradas no hospedeiro.

PRINCIPAIS TÁXONS DE PROTOZOÁRIOS

A evolução da célula eucariótica foi seguida de grande diversificação, originando muitos clados (Figura 11.17), alguns dos quais contêm tanto formas unicelulares quanto multicelulares. Os clados desse tipo incluem Opisthokonta, Viridiplantae e o clado das algas vermelhas, tradicionalmente o filo Rhodophyta. As algas vermelhas apresentam plastídios, não são heterótrofas e não têm estágios flagelados (espermatozoides móveis) no seu ciclo de vida; essas características as identificam como parte do clado das plantas (Figura 11.17). Os clados discutidos adiante contêm alguns membros tradicionalmente considerados protozoários; portanto, Viridiplantae e Opisthokonta estão incluídos, mas Rhodophyta não. Discutiremos esses clados na ordem em que aparecem nas Figuras 11.1 e 11.17, da esquerda para a direita.

Filo Retortamonada e os diplomonadidos

Esse filo é dividido em dois clados exclusivos: Retortamonadida e Diplomonadida. Os retortamonadidos incluem formas unicelulares comensais e parasitos, como *Chilomastix* e *Retortamonas*. Por não apresentarem mitocôndrias nem complexos de Golgi, uma grande questão que os biólogos propõem é se os ancestrais que se separaram da linhagem eucariótica antes da simbiose mitocondrial evoluíram. Os diplomonadidos, que já foram um subgrupo de retortamonadidos, também não têm mitocôndrias, sendo da mesma forma proposto que não pertençam ao clado dos eucariotas que têm mitocôndria. Entretanto, um estudo mostrando que genes mitocondriais ocorrem no núcleo[1] celular faz com que seja muito mais provável que a ausência de mitocôndrias em Diplomonada seja uma perda secundária, não uma ausência primária.

A *Giardia*, um diplomonadido, é um parasito bem estudado (Figura 11.18). Algumas espécies vivem no trato digestivo humano, mas outras ocorrem em aves e anfíbios. É frequentemente assintomática, mas a diarreia pode causar um grande desconforto, embora não seja fatal. Os cistos são transmitidos pelas fezes, os novos hospedeiros sendo infectados pela ingestão dos cistos, frequentemente pelo consumo de água contaminada.

Eukarya
SAR ou RAS
Fornicata
Alveolata
Rhizaria
Plantae
Unikontes
Archaea
Retortamonada
Diplomonada
Parabasala
Heterolobosea
Euglenozoa
Stramenopila
Ciliophora
Dinoflagellata
Apicomplexa
Cercozoa
Foraminifera
"Radiolaria"
Viridiplantae
Rhodophyta
Glaucophyta
Centrohelida
Amoebozoa
Opisthokonta
Núcleo delimitado por membrana, simbiogênese originando mitocôndrias
DNA contendo proteínas histonas

Figura 11.17 Cladograma mostrando os principais clados eucariotas; na maioria dos casos, a ordem da ramificação filogenética carece de determinação. O Opisthokonta é um clado enorme, compreendendo os coanoflagelados, os fungos e os animais multicelulares. Os termos "SAR" e "RAS" são intercambiáveis; SAR representa a primeira letra dos nomes Stramenopila, Alveolata e Rhizaria, enquanto RAS representa os mesmos táxons listados na ordem inversa.

Giardia lamblia é em geral transmitida através de suprimentos de água contaminados com esgoto. A mesma espécie, entretanto, vive em diversos mamíferos, além dos humanos. Os castores parecem ser uma fonte importante de infecção nas montanhas do oeste dos EUA. Quando se caminha por longas distâncias na natureza em um dia quente, pode ser muito tentador encher um cantil e beber da água cristalina represada por castores. Muitos casos de infecção têm sido adquiridos por essa via.

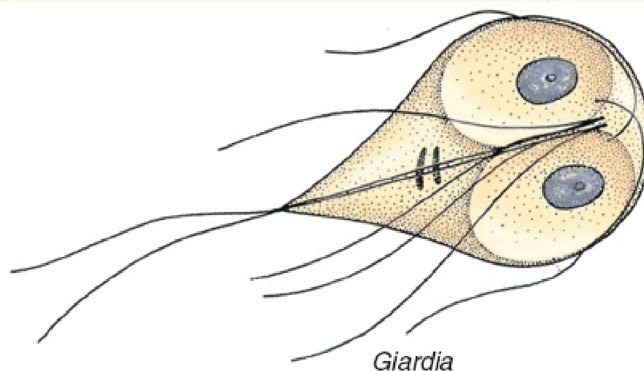


Figura 11.18 *Giardia lamblia* frequentemente causa diarreia nos humanos.

Parabasálios

O clado Parabasala contém aproximadamente 400 espécies do antigo filo Axostylata. Os membros desse filo têm **axóstilo,**

uma organela bastoniforme rígida e composta por microtúbulos, que se estende ao longo do eixo longitudinal do corpo. Os parabasálios, tradicionalmente tratados como parte da classe Parabasalea, apresentam uma região modificada do complexo de Golgi denominada corpo parabasal, além de hidrogenossomos, um estágio flagelado característico e um tipo singular de mitose.

A maioria das pesquisas que versam sobre a estrutura dos parabasálios foi realizada com espécies de *Trichomonas*, que reúne organismos causadores de doenças em seres humanos e animais. Algumas *Trichomonas* são de importância médica ou veterinária (Figura 11.19). A *Trichomonas vaginalis* infecta o trato urogenital dos seres humanos e é transmitida sexualmente. Apesar de assintomática nos homens, é uma das causas mais comuns da vaginite nas mulheres. A *Pentatrichomonas hominis* vive no ceco e no cólon de humanos e *Trichomonas tenax* vive na boca; elas aparentemente não causam nenhuma doença. Os trichomonadídeos estão amplamente disseminados por todas as classes de vertebrados e de muitos invertebrados.

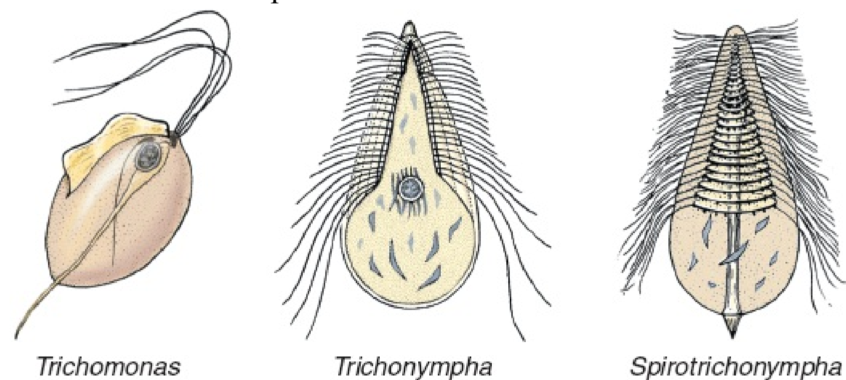


Figura 11.19 Esses três organismos pertencem ao clado Parabasala. A *Trichomonas vaginalis* é transmitida sexualmente, e é uma causa frequente da vaginite em humanos. *Trichonympha* e *Spirotrichonympha* são simbiontes mutualistas de cupins.

Heterolobosea

Os Heterolobosea são amebas nuas cujos pseudópodes se formam abruptamente, ou de maneira "eruptiva", como é às vezes denominada. O ciclo de vida de vários Heterolobosea inclui ambos os estágios ameboide e flagelado; portanto, membros desse grupo são algumas vezes chamados de ameboflagelados ou Schizopyrenida. Em *Naegleria gruberi*, o estágio ameboide alimenta-se de bactérias, mas, uma vez que todo o alimento local é exaurido, a ameba altera completamente seu citoesqueleto, transformando-se em um flagelado em 90 min. O estágio flagelado está mais apto a procurar por fontes de alimento distantes que o estágio ameboide. A maioria dos Heterolobosea alimenta-se de bactérias e é inofensiva, mas *Naegleria fowleri* causa algumas mortes a cada ano. Ela vive em piscinas naturais aquecidas e pode causar a meningoencefalite amebiana primária em seres humanos, quando a água que contém as amebas é inalada. As amebas entram através das vias nasais e migram pelos nervos olfatórios até o cérebro, cujo tecido é destruído.

Filo Euglenozoa

Euglenozoa (Figura 11.20) é, geralmente, considerado um grupo monofilético com base na persistência dos nucléolos durante a mitose e na presença de cristas mitocondriais discoides. Os membros desse filo têm uma série de microtúbulos longitudinais exatamente sob a membrana celular que a enrijecem formando uma **película**. O filo está dividido em dois subfilos, Euglenida e Kinetoplasta. Os cinetoplastídeos recebem esse nome pela presença de uma organela singular, o cinetoplasto. Essa mitocôndria modificada, associada a um cinetossomo, contém grandes massas discoides de DNA. Os cinetoplastídeos são todos parasitos de plantas ou animais.

Subfilo Euglenida

Os euglenídeos têm cloroplastos contendo clorofila *b*. Esses cloroplastos são envoltos por uma membrana dupla, o que indica que se originaram provavelmente da endossimbiose secundária.

Euglena viridis (Figura 11.13) é um flagelado normalmente estudado nos cursos introdutórios de zoologia. Seu *habitat* natural é em rios e lagos onde há vegetação considerável. Os organismos são fusiformes e têm aproximadamente 60 μm de comprimento, mas algumas espécies de *Euglena* são menores e algumas são maiores (*E. oxyuris* tem 500 μm de comprimento). Logo abaixo da membrana externa de *Euglena* existem fibras proteicas e microtúbulos que formam uma película. Em *Euglena*, a película é suficientemente flexível para permitir flexões do corpo, porém, em outros euglenídeos, ela

pode ser mais rígida. Um flagelo prolonga-se a partir de um **reservatório** piriforme localizado na extremidade anterior, e um outro flagelo, curto, termina dentro do reservatório. Um cinetossomo é encontrado na base de cada flagelo, e há um **vacúolo contrátil** que se esvazia dentro do reservatório. Uma mancha ocelar vermelha, ou estigma, aparentemente atua na orientação em direção à luz. Dentro do citoplasma, há cloroplastos ovais que contêm clorofila e que dão ao organismo a cor verde. Os **grânulos de paramilo** de vários formatos são massas de um material de armazenamento de alimento semelhante ao amido.

A nutrição de *Euglena* é normalmente autótrofa (holofítica), mas, se o organismo for mantido no escuro, fará uso de alimentação saprozoica, absorvendo nutrientes através de sua superfície corpórea. Mutantes de *Euglena* podem ser produzidos quando há perda permanente de sua habilidade fotossintetizante. Embora *Euglena* não ingira alimentos sólidos, alguns euglenídeos são fagótrofos. *Peranema* apresenta um citóstoma que se abre ao lado de seu reservatório flagelar.

Euglena reproduz-se por fissão binária e pode encistar para sobreviver a condições ambientais adversas.

Subfilo Kinetoplasta

Alguns dos protozoários parasitos mais importantes são cinetoplastídeos. Muitos deles pertencem ao gênero *Trypanosoma* (Gr. *trypanon*, broca + *soma*, corpo; Figura 11.20) e vivem no sangue de peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos. Alguns não são patogênicos, mas outros produzem doenças sérias em humanos e animais domésticos. *Trypanosoma brucei gambiense* e *T. brucei rhodesiense* causam a doença do sono em humanos, e *T. brucei brucei* causa uma doença semelhante em animais domésticos. Os tripanossomas são transmitidos pelas moscas tsé-tsé (*Glossina* spp.). *Trypanosoma b. rhodesiense*, o mais virulento dos tripanossomas que causam a doença do sono, e o *T. b. brucei* têm reservatórios naturais (antílope e outros mamíferos selvagens) que, aparentemente, não são afetados pelos parasitos. Cerca de 10.000 novos casos de doença do sono humana são diagnosticados a cada ano, dos quais 50% são fatais e muitos dos remanescentes sofrem danos cerebrais permanentes.

O *Trypanosoma cruzi* causa a doença de Chagas em humanos, na América Central e na América do Sul. É transmitido pelo barbeiro (Triatominae), um nome que surgiu em função do hábito do inseto de picar a face de sua vítima adormecida. A doença de Chagas aguda é mais comum e grave em crianças com menos de 5 anos de idade, enquanto a doença crônica ocorre mais frequentemente em adultos. Os sintomas são principalmente resultado de disfunção nervosa central e periférica. De dois a três milhões de pessoas nas Américas do Sul e Central têm a doença de Chagas crônica, e 45.000 delas morrem a cada ano.

Várias espécies de *Leishmania* (Figura 11.20) causam doenças em humanos. A infecção por algumas das espécies pode resultar em doenças viscerais graves, afetando especialmente o fígado e o baço; outras espécies podem causar lesões desfigurantes nas mucosas do nariz e da garganta, sendo o resultado menos sério uma ulceração na pele. *Leishmania* spp. são transmitidas pelo mosquito-palha ou birigui. A leishmaniose visceral e a leishmaniose cutânea são comuns em algumas partes da África e da Ásia, e a forma mucocutânea é encontrada nas Américas do Sul e Central.

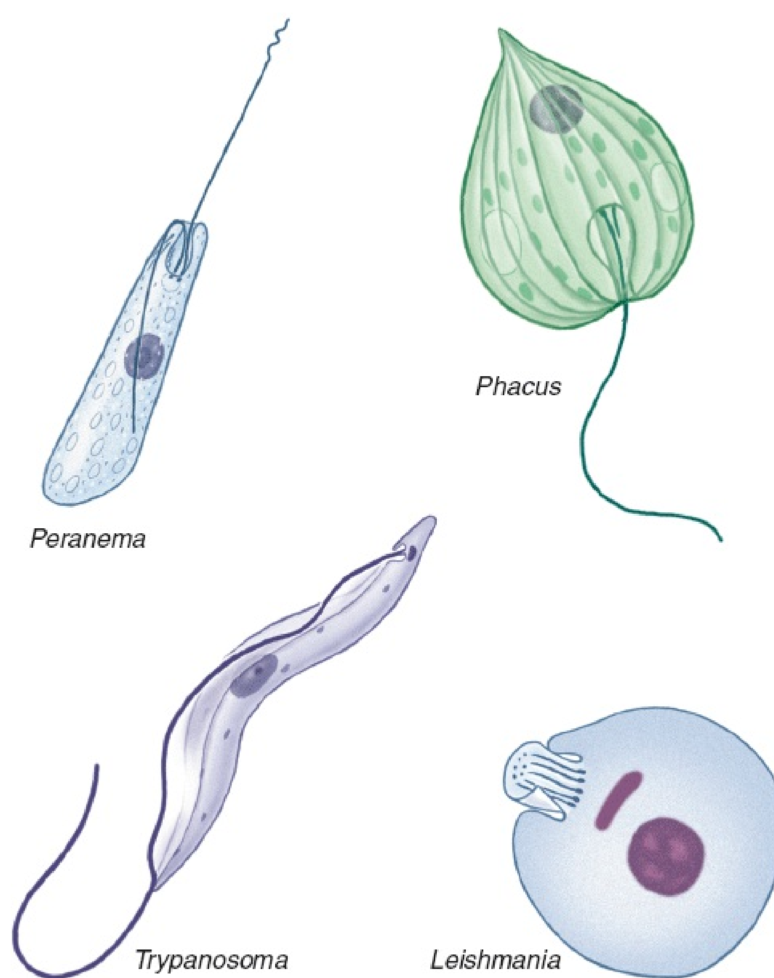


Figura 11.20 Exemplos do filo Euglenozoa. *Peranema* é fagótrofo, sem cor e de vida livre; *Phacus* é fotoautotrófo, verde e de vida livre. *Trypanosoma* e *Leishmania* são parasitos, e algumas de suas espécies causam sérias doenças em humanos e animais domésticos. *Leishmania* é mostrada em sua forma intracelular, sem um flagelo externo.

Stramenopila

Os membros do clado Stramenopila têm cristas mitocondriais tubulares. Os estramenópilos podem apresentar células flageladas, mas são flagelados heterocontes (Gr. *hetero*, diferente, + *kontos*, flagelo). Têm dois flagelos diferentes, ambos inseridos na região anterior da célula. Nos heterocontes, o flagelo dirigido para a frente é longo e tem pelos, enquanto o outro é curto, liso e distendido para trás. Esse clado é às vezes chamado de Heterokonta; o nome estramenópilo (L. *stramen*, palha, + *pile*, pelo) refere-se aos pelos tubulares tripartidos que revestem o flagelo. Esse clado inclui algas pardas, algas douradas e diatomáceas, todas obtendo energia dos plastídios, bem como de formas heterótrofas, nas quais os plastídios estão ausentes.

Os opalinídeos, comensais em animais como as rãs, estão agora inseridos nos estramenópilos. Pensava-se que eles fossem ciliados modificados. Stramenopila inclui ainda Labirinthulida, Oomycetes e alguns organismos antigamente denominados heliozoários. Os labirinthulídeos, algumas vezes denominados "teias viscosas", podem ser comensais ou mutualistas de plantas, mas alguns são parasitos de gramíneas aquáticas e terrestres, incluindo aquelas dos gramados dos campos de golfe. Os membros de Oomycetes já foram considerados fungos. Talvez os Oomycetes mais conhecidos pertençam ao gênero *Phytophthora*. *P. infestans* causa a requeima da batata e foi responsável pela fome da batata na Irlanda. Uma outra espécie de *Phytophthora* causa a "morte súbita dos carvalhos", que atualmente causa danos a amplas áreas da Califórnia. O nome heliozoário refere-se tradicionalmente às amebas tecadas com axópodes (Figura 11.10), mas a filogenética molecular mostrou que a forma do corpo dos heliozoários desenvolveu-se independentemente por várias vezes. Os heliozoários do grupo Actinophryida, incluindo os gêneros *Actinosphaerium* e *Actinophrys* (Figura 11.6), são atualmente considerados estramenópilos.

Alveolata

O clado dos alveolados, às vezes chamado de superfilo, compreende três filos tradicionais reunidos pela presença

compartilhada de **alvéolos**, sáculos delimitados por membrana dispostos abaixo da membrana externa da célula. Em Ciliophora (Figura 11.21), os alvéolos produzem películas; em Dinoflagellata, um grupo de flagelados tecados (Figura 11.27), os alvéolos produzem as placas da teca; nos Apicomplexa, que incluem espécies parasitos intracelulares antigamente denominadas esporozoários (ver Figura 11.29), os alvéolos desempenham funções estruturais.

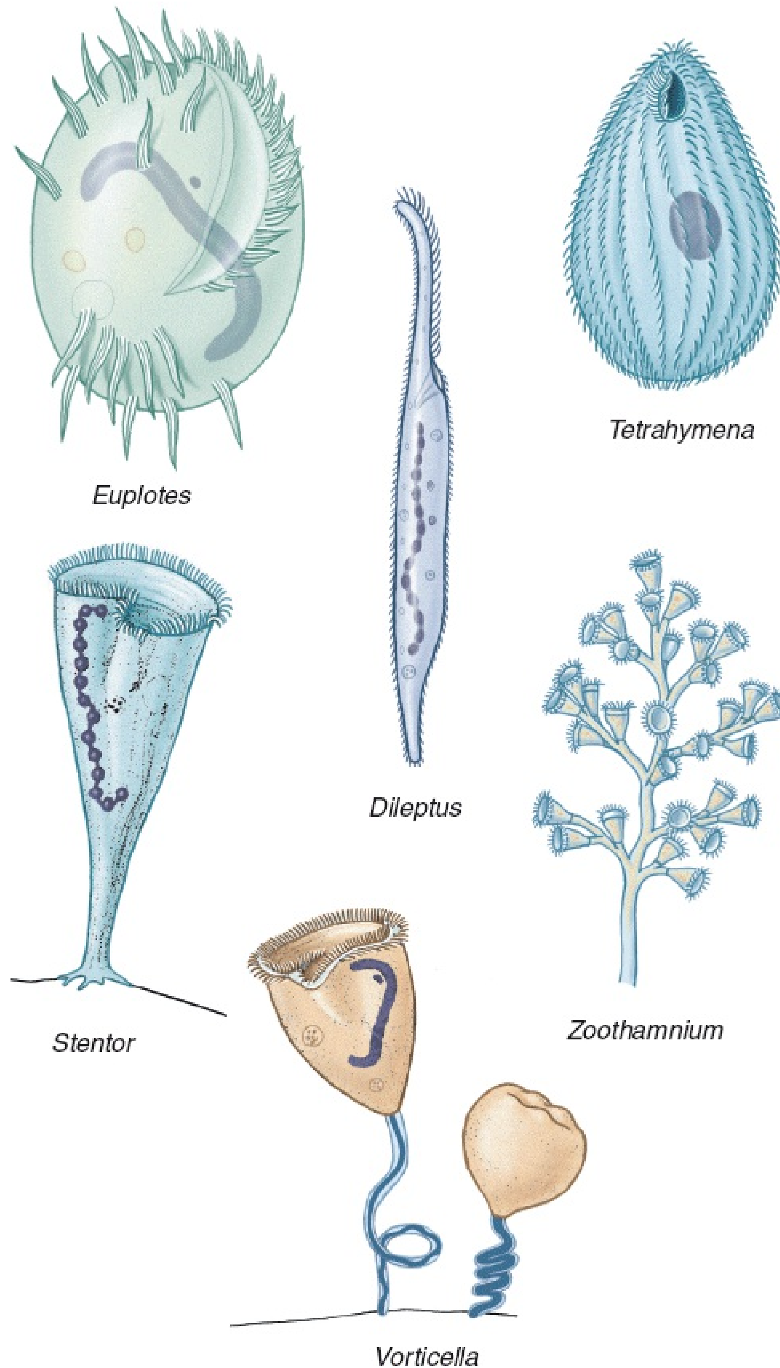


Figura 11.21 Alguns representantes dos ciliados. Os *Euplotes* têm cirros rígidos usados para rastejar no substrato. As fibrilas contráteis no ectoplasma de *Stentor* e no pedúnculo de *Vorticella* permitem grande expansão e contração. Note o macronúcleo, longo e curvado em *Euplotes* e *Vorticella*, e moldado em um colar de contas em *Stentor*.

Filo Ciliophora

Os ciliados (Figura 11.21) são assim denominados porque a superfície de seu corpo é revestida com cílios, os quais batem de modo coordenado e rítmico. A disposição dos cílios pode variar, e as formas adultas de alguns ciliados podem não ter cílios, embora os cílios ocorram em outros estágios do ciclo de vida. Em geral, os ciliados são maiores que os outros protozoários, mas podem ter de 10 μm a 3 mm de comprimento. A maioria é de vida livre, ocorrendo em *habitats* de água doce e marinhos, mas alguns são comensais ou parasitos. Geralmente, são solitários e móveis, porém alguns são sésseis e outros, coloniais. De todos os grupos de protozoários, eles são os estruturalmente mais complexos, exibindo uma gama de especializações.

A película dos ciliados pode consistir apenas em uma membrana celular ou, em algumas espécies, pode formar uma

armadura espessa. Os cílios são curtos e geralmente dispostos em fileiras longitudinais ou diagonais. Os cílios podem cobrir a superfície do organismo ou estar restritos à região oral ou a certas faixas. Em algumas formas, os cílios são fundidos em uma bainha chamada **membrana ondulante** ou em **membranelas** menores, sendo ambas usadas para impulsionar os alimentos para dentro da **citofaringe (esôfago)**. Em outras formas pode haver cílios fundidos, formando tufos enrijecidos, chamados **cirros**, que são frequentemente usados pelos ciliados rastejantes para locomoção (Figura 11. 21).

Um sistema aparentemente estrutural de fibras, além dos cinetossomos (corpúsculo basal), compõe a **infraciliatura**, logo abaixo da película (Figura 11.22). Cada cílio termina abaixo da película em seu cinetossomo, e de cada cinetossomo surge uma fibrila que segue por baixo da fileira de cílios, unindo-se a outras fibrilas da fileira. Os cílios, cinetossomos e outras fibrilas da fileira ciliar compõem o que chamamos de **sistema cinético** (Figura 11.22). Todos os ciliados parecem ter esse sistema, até mesmo aqueles que não têm cílios, em algum estágio. Aparentemente, a infraciliatura não coordena os batimentos ciliares, como anteriormente pensado. A coordenação dos movimentos ciliares parece ser por ondas de despolarização da membrana celular, que se move ao longo do organismo, similar ao impulso nervoso.

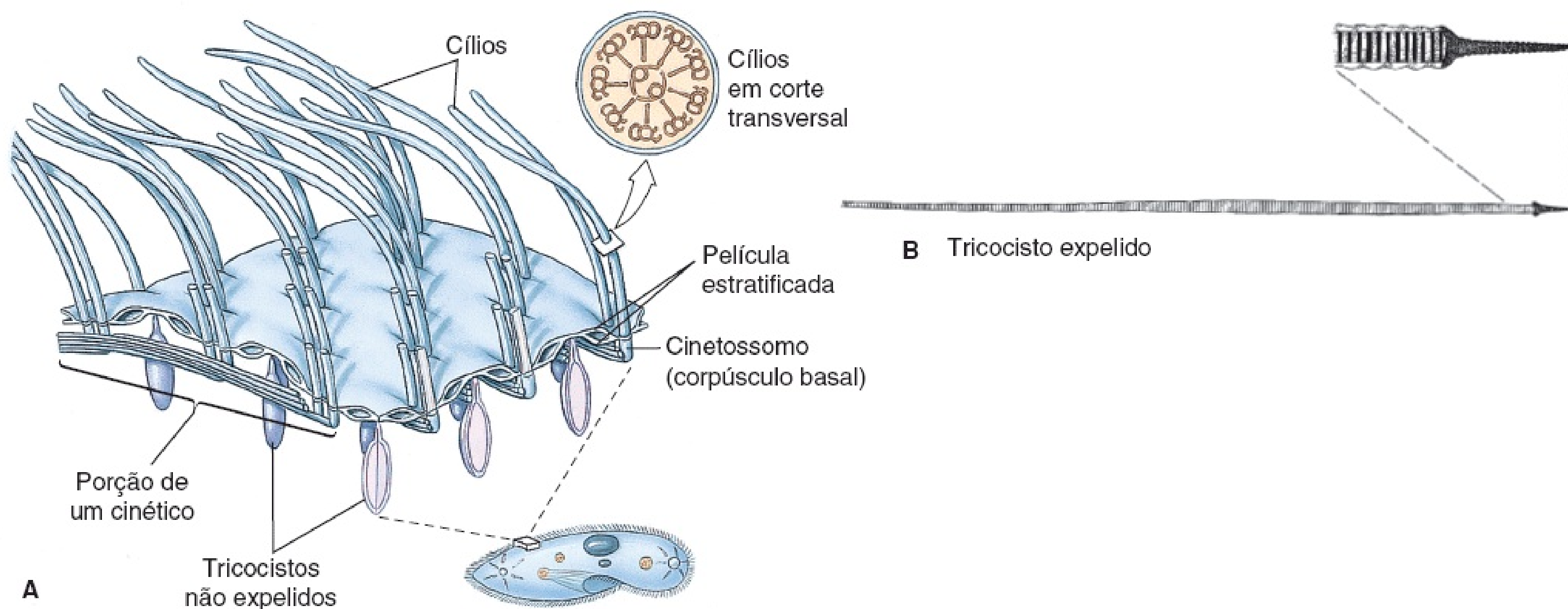


Figura 11.22 Infraciliatura e estruturas associadas em ciliados. **A.** Estrutura da película e sua relação com o sistema de infraciliatura. **B.** Tricocisto expelido.

Os ciliados são sempre multinucleados, com no mínimo um **macronúcleo** e um **micronúcleo**, mas podem ter de um a vários de cada tipo. Os genes do micronúcleo nunca são transcritos, diferentemente daqueles do macronúcleo. Os macronúcleos são responsáveis pelas funções de desenvolvimento e metabólicas, além da manutenção de todos os atributos visíveis, como o sistema pelicular. As formas dos macronúcleos variam entre as diferentes espécies (Figuras 11.14 e 11.21). Os micronúcleos participam da reprodução sexuada e dão origem aos macronúcleos após a troca do material micronuclear entre indivíduos. Os micronúcleos dividem-se por mitose e os macronúcleos dividem-se amitoticamente (ver anteriormente).

Alguns ciliados têm pequenos corpos no ectoplasma, entre as bases dos cílios. Exemplos disso são os **tricocistos** (Figuras 11.14 e 11.22) e os **toxicistos**. Mediante estimulação mecânica ou química, esses corpos expelem, explosivamente, uma estrutura longa, semelhante a um fio. O mecanismo de expulsão não é conhecido. Imagina-se que a função dos tricocistos seja de defesa. Quando atacado por *Didinium*, um paramécio elimina seu tricocisto, porém sem proveito algum. Os toxicistos, no entanto, eliminam um veneno que paralisa a presa de ciliados carnívoros. Os toxicistos são estruturalmente muito distintos dos tricocistos. Muitos dinoflagelados também têm tricocistos.

A maioria dos ciliados é holozoica e apresenta um citóstoma (boca), que, em algumas formas, é uma abertura simples e em outras está conectada a um esôfago ou sulco ciliado. Em alguns, a boca é guarnecida por estruturas bastoniformes rígidas, para ingestão de presas grandes; em outros, como os paramécios, as correntes de água causadas pelo batimento ciliar levam partículas microscópicas de alimento em direção à boca. *Didinium* tem uma probóscide para englobar os paramécios dos quais se alimenta (Figura 11.2). Os suctórios paralisam suas presas para, então, ingerir seus conteúdos por meio de tentáculos tubulares, empregando um complexo mecanismo de alimentação que, aparentemente, combina fagocitose com a ação de

deslizamento dos filamentos dos microtúbulos nos tentáculos (Figura 11.2).

Suctórios

Os suctórios são ciliados nos quais a fase larval tem cílios, é livre-nadante e os adultos desenvolvem um pedúnculo para fixação, tornam-se sésseis e perdem os cílios. Eles não têm citóstoma, mas se alimentam por tentáculos longos e finos, tubulares. Os suctórios capturam presas vivas, geralmente ciliados, pela extremidade de um ou mais tentáculos e as paralisam. O citoplasma da presa flui através do tentáculo preensor por meio de um complexo mecanismo de alimentação que, aparentemente, combina fagocitose com a ação de filamentos deslizantes de microtúbulos nos tentáculos (Figura 11.2). Os vacúolos alimentares são formados durante a alimentação dos suctórios.

Um dos melhores lugares para encontrar suctórios de água doce é em algas que crescem sobre carapaças de tartarugas. Os gêneros comuns de suctórios aí encontrados são *Anarma* (sem pedúnculo ou carapaça) e *Squalorophrya* (com pedúnculo e carapaça). Outros representantes de água doce são *Podophrya* (ver Figura 11.2) e *Dendrosoma*. *Acinetopsis* e *Ephelota* são formas de água salgada.

Suctórios parasitos incluem *Trichophrya*, cujas espécies são encontradas em diversos invertebrados e peixes de água doce; *Allantosoma*, que vive no intestino de certos mamíferos; e *Sphaerophrya*, que é encontrado em *Stentor*.

Ciliados simbiontes

Muitos ciliados simbiontes vivem como comensais, porém alguns podem ser prejudiciais a seus hospedeiros. *Balantidium coli* vive no intestino grosso de humanos, porcos, ratos e vários outros mamíferos (Figura 11.23). Algumas linhagens parecem ser hospedeiro-específicas, assim, o organismo não é facilmente transmitido de uma espécie para outra. A transmissão é por contaminação fecal de alimentos e água. Geralmente, os organismos não são patogênicos, mas, nos humanos, às vezes eles invadem o revestimento intestinal e causam uma disenteria similar à causada por *Entamoeba histolytica* (adiante). Essa doença pode ser grave e até mesmo fatal. As infecções são comuns em partes da Europa, Ásia e África, porém raras nos EUA.

Outras espécies de ciliados vivem em outros hospedeiros. *Entodinium* (Figura 11.23) pertence a um grupo que apresenta estrutura muito complexa e que vive no trato digestivo dos ruminantes, onde pode às vezes ser muito abundante. *Nyctotherus* vive no cólon de sapos e rãs. Em peixes de água doce, em aquários ou na natureza, *Ichthyophthirius* causa uma doença conhecida por muitos piscicultores como "*ick*". Se não for tratada, essa doença pode causar grande perda de peixes exóticos.

Ciliados de vida livre

Entre os ciliados mais interessantes e familiares estão: *Stentor* (Gr. anunciar em voz alta), em forma de trombeta e solitário, com um macronúcleo em forma de contas de colar (Figura 11.21); *Vorticella* (L. dim. de *vortex*, vórtice), em forma de sino e fixa por meio de um pedúnculo contrátil (Figura 11.21); e *Euplotes* (Gr. *eu*, verdadeiro, bom, + *ploter*, nadador), com corpo achatado e grupos de cílios fundidos (cirros) que funcionam como pernas. Paramécios são geralmente abundantes em lagos e riachos com pouca correnteza e que contenham plantas aquáticas e matéria orgânica em decomposição. Discutiremos *Paramecium* detalhadamente, como um representante dos ciliados de vida livre.

Forma e função em Paramecium

Paramécios são descritos como tendo forma de chinelo. *Paramecium caudatum* tem de 150 a 300 μm de comprimento, com extremidade anterior proeminente e posterior afilada (ver Figura 11.14). O organismo tem aparência assimétrica por causa do **sulco oral**, uma depressão que segue obliquamente em direção posterior, no lado ventral.

A **película** é uma membrana clara e elástica, que pode ser ornamentada por cristas ou projeções semelhantes a papilas (Figura 11.22), e toda a sua superfície é coberta por cílios dispostos longitudinalmente em fileiras. Logo abaixo da película está o fino e claro **ectoplasma**, que circunda a massa maior de **endoplasma** granular. Embutidos no ectoplasma, logo abaixo da superfície, estão os **tricocistos** em forma de fuso (Figura 11.22), alternando-se com as bases dos cílios. A infraciliatura pode ser vista apenas com fixação especial e métodos de coloração.

O **citóstoma**, na extremidade do sulco oral, leva a uma **citofaringe** tubular ou no esôfago. Ao longo da citofaringe, uma membrana ondulante de cílios modificados mantém o alimento em movimento. O material fecal é descartado através de um **citoprocto** posterior ao sulco oral (ver Figura 11.14). Dentro do endoplasma estão vacúolos alimentares que contêm alimento em vários estágios de digestão. Há dois **vacúolos contráteis**, cada um deles composto de uma região central rodeada por diversos **canais radiais** (ver Figura 11.14), que recolhem líquidos e que serão esvaziados dentro do vacúolo central. Descrevemos excreção e osmorregulação anteriormente.

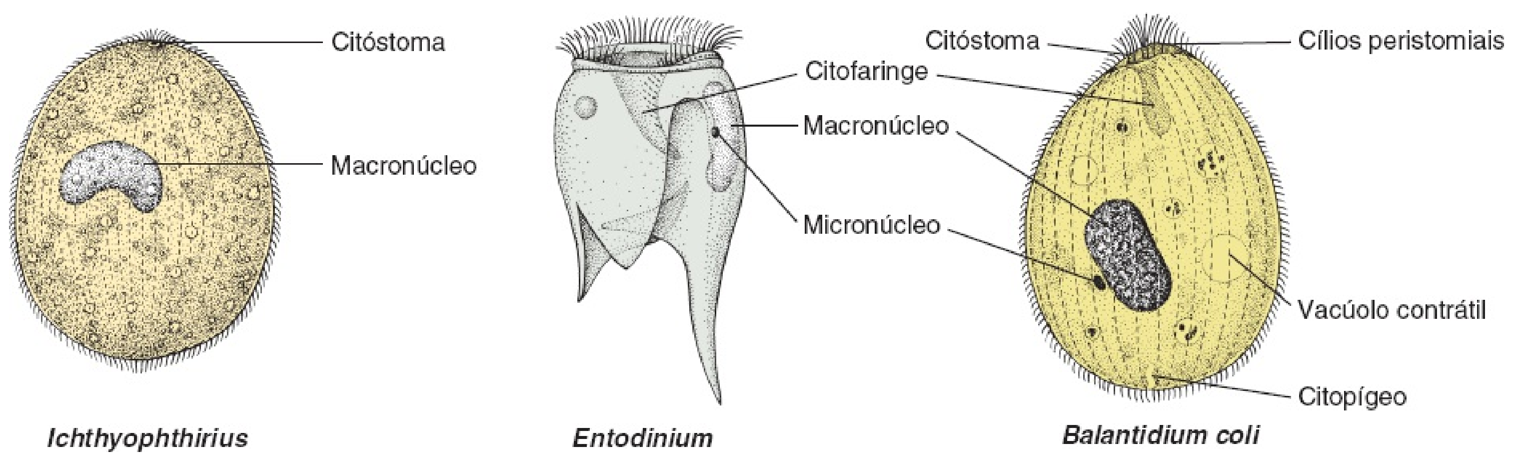


Figura 11.23 Alguns ciliados simbiontes. *Ichthyophthirius* causa uma doença comum em peixes de água doce em aquário e na natureza. *Entodinium* é encontrado no rúmen de vacas e ovelhas. *Balantidium coli* é um parasito de humanos e de outros mamíferos.

Paramecium caudatum tem dois núcleos: um macronúcleo grande e em forma de rim, e um micronúcleo, menor e encaixado na depressão do primeiro. Geralmente, eles só podem ser vistos em espécimes corados. O número de micronúcleos varia nas diferentes espécies; por exemplo, *P. multimicronucleatum* pode chegar a ter sete.

Os paramécios são holozoicos, alimentando-se de bactérias, algas e outros pequenos organismos. Os cílios do sulco oral conduzem partículas de alimento presentes na água para dentro do citóstoma; desse ponto, elas são levadas para dentro da citofaringe por meio da membrana ondulante. A partir da citofaringe, o alimento é reunido em um vacúolo alimentar que é liberado no endoplasma. Os vacúolos alimentares circulam em uma trajetória definida através do citoplasma, enquanto o alimento está sendo digerido. As partes não digeridas do alimento são expelidas através do citoprocto.

O corpo é elástico, permitindo que ele se dobre e se comprima quando passa por lugares estreitos. Seus cílios podem bater para frente ou para trás, possibilitando que o organismo nade nas duas direções. Os cílios batem obliquamente, fazendo o organismo girar em torno de seu eixo longitudinal. Os cílios do sulco oral são mais longos e batem com mais vigor do que os outros, de modo que a extremidade anterior desvia-se em direção aboral. Como resultado desses fatores, o organismo move-se para frente em uma trajetória em espiral (Figura 11.24A).

Quando um ciliado, como o paramécio, depara-se com um obstáculo ou com um estímulo químico perturbador, ele reverte o batimento ciliar, volta por uma pequena distância e desvia a extremidade anterior em arco em relação à extremidade posterior. Esse comportamento é chamado de **reação de evitação** (Figura 11.24B). Um paramécio pode continuar a mudar sua direção para se manter longe de um estímulo nocivo, e pode reagir de modo similar para manter-se dentro da zona de atração. O paramécio também pode mudar a velocidade de seu nado. Como ele "sabe" quando mudar de direção ou a velocidade de seu nado? Curiosamente, as reações do organismo dependem dos efeitos do estímulo sobre a diferença de potencial elétrico através de sua membrana celular (ver Capítulo 33). Os paramécios hiperpolarizam levemente na presença de algo atraente e despolarizam na presença de algo repelente, o que produz a reação de evitação. A hiperpolarização aumenta a taxa dos batimentos ciliares para o nado para a frente, e a despolarização induz à reversão do batimento ciliar e natação para trás.

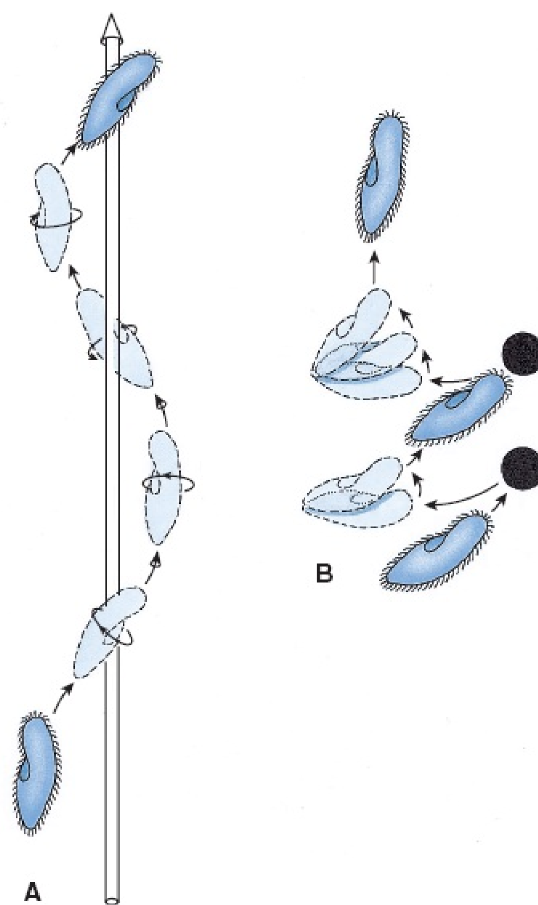


Figura 11.24 A. Trajeto em espiral de um *Paramecium* em natação. **B.** Reação de evitação do *Paramecium*.

As respostas locomotoras, pelas quais um organismo orienta-se mais ou menos continuamente em relação a um estímulo, são chamadas taxias. O movimento em direção ao estímulo é uma taxia positiva; em sentido contrário, é uma taxia negativa. Alguns exemplos são: termotaxia, resposta ao calor; fototaxia, resposta à luz; tigmotaxia, resposta ao contato; quimiotaxia, resposta a substâncias químicas; reotaxia, resposta a correntes de ar ou de água; galvanotaxia, resposta à corrente elétrica constante; e geotaxia, resposta à gravidade. Alguns estímulos não causam uma resposta de orientação, mas simplesmente uma mudança no movimento: movimentos mais rápidos, voltas aleatórias mais frequentes, ou diminuição ou cessação do movimento. Tais respostas são conhecidas como cineses. A reação de evitação de um paramécio é uma taxia ou uma cinese?

Reprodução em Paramecium

Paramécios reproduzem-se somente por fissão binária transversal aos sistemas cinéticos (fileiras de cílios), mas apresentam certas formas de fenômenos sexuados, chamados conjugação e autogamia.

Na **fissão binária**, o micronúcleo divide-se por mitose originando dois micronúcleos, que se movem para extremidades opostas da célula (Figura 11.25). O macronúcleo alonga-se e divide-se amitoticamente.

A **conjugação** ocorre em intervalos nos ciliados. A conjugação é a união temporária de dois indivíduos para a troca de material cromossômico (Figura 11.26). Durante a união, o macronúcleo desintegra-se e o micronúcleo de cada indivíduo sofre meiose, dando origem a quatro micronúcleos haploides, e três deles degeneram (Figura 11.26A-C). Então, o micronúcleo remanescente divide-se em dois pronúcleos haploides, e um deles é trocado com o outro conjugante. Os pronúcleos fundem-se para restabelecer o número diploide de cromossomos, e seguem-se vários outros eventos, que estão detalhados na Figura 11.26. Após esse complicado processo, os organismos podem continuar a se reproduzir por fissão binária sem que ocorra conjugação.

O resultado da conjugação é similar ao da formação de zigoto, pois cada ex-conjugante contém material hereditário de dois indivíduos. A reprodução sexuada permite recombinação gênica, aumentando, assim, a variabilidade genética na população. Embora os ciliados em culturas de clones possam, aparentemente, reproduzir-se repetida e indefinidamente sem conjugação, por fim o estoque parece perder vigor. A conjugação restabelece a vitalidade do estoque. As mudanças sazonais ou deterioração ambiental, em geral, estimulam a reprodução sexuada.

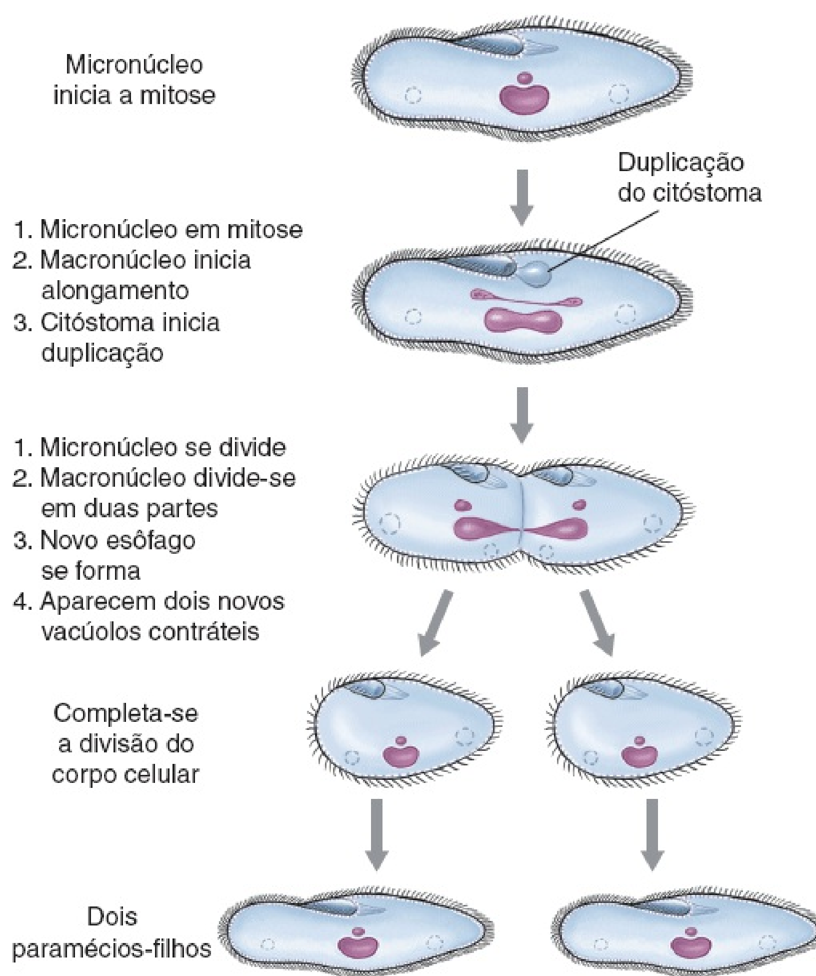


Figura 11.25 Fissão binária em um cilióforo (*Paramecium*). A divisão é transversal às fileiras de cílios.

Autogamia é um processo de autofecundação, similar à conjugação, com a diferença de não haver troca de núcleos. Após a desintegração do macronúcleo e das divisões meióticas do micronúcleo, dois pronúcleos haploides fundem-se, formando um sincárion que é completamente homozigoto (ver Capítulo 5).

Filo Dinoflagellata

Aproximadamente, 50% das espécies de dinoflagelados são fotoautótrofos e têm cromoplastos que contêm clorofila. O restante não tem cor e é heterótrofo. Os dinoflagelados ancestrais eram provavelmente heterótrofos, e alguns adquiriram cloroplastos por endossimbiose de uma variedade de grupos de algas. Ecologicamente, algumas espécies estão entre os mais importantes produtores primários em ambientes marinhos. Eles geralmente têm dois flagelos, um equatorial e um longitudinal, cada um abrigado, pelo menos parcialmente, em depressões no corpo (Figura 11.27). O corpo pode estar nu ou coberto por placas de celulose ou valvas. Muitas espécies podem ingerir presas através de uma região bucal entre as placas, próxima à área posterior do corpo. *Ceratium* (Figura 11.27), por exemplo, apresenta um espesso revestimento, com espinhos longos, para dentro dos quais o corpo se prolonga, mas ele pode capturar alimento com pseudópodes posteriores e ingeri-lo entre as placas flexíveis do sulco posterior. *Noctiluca* (Figura 11.27), um dinoflagelado sem cor, é um predador voraz com um tentáculo móvel e comprido, próximo à base de onde emerge um único e curto flagelo. *Noctiluca* é um dos muitos organismos marinhos que podem produzir luz (bioluminescência).

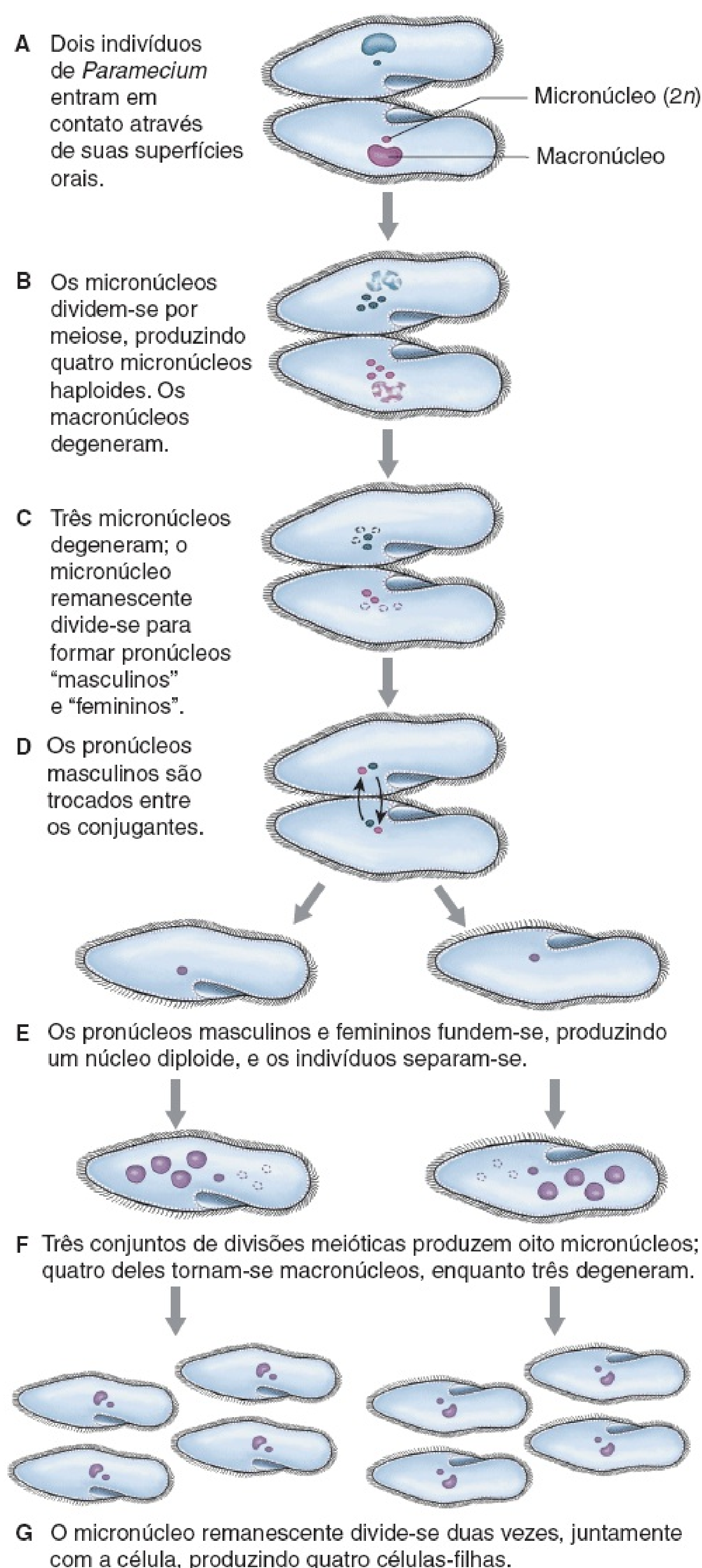


Figura 11.26 Esquema de conjugação no *Paramecium*.

Vários grupos de flagelados autótrofos são produtores primários do plâncton (Capítulo 38) em ambientes marinhos e de água doce; porém, os dinoflagelados são os mais importantes, especialmente no mar. Os zooxantelas são dinoflagelados que vivem em associação mutualista nos tecidos de certos invertebrados, incluindo outros protozoários, anêmonas-do-mar, corais córneos e pétreos, e bivalves. A associação com corais pétreos é de importância econômica e ecológica, pois somente corais com zooxantelas em simbiose podem formar recifes de coral (ver Capítulo 13).

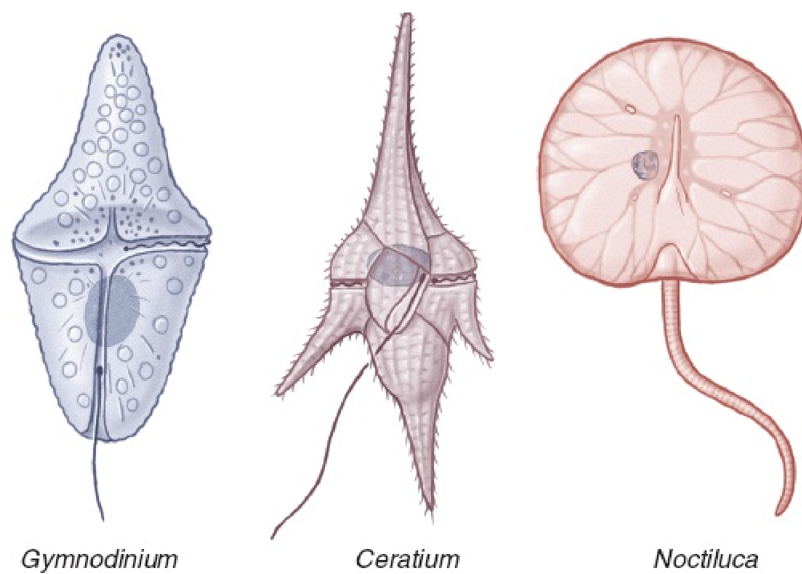


Figura 11.27 Exemplos do filo Dinoflagellata. *Gymnodinium* não apresenta placas de celulose. Alguns membros de sua família são autótrofos e alguns são fagótrofos. *Ceratium* possui placas e é tanto autótrofo quanto fagótrofo. *Noctiluca* é inteiramente fagótrofo, pode atingir tamanho considerável (mais de 1 mm de largura) e apresenta um longo tentáculo envolvido na alimentação.

Os dinoflagelados podem prejudicar outros organismos, como, por exemplo, quando produzem a "maré vermelha" (Figura 11.28). Embora esse nome tenha sido aplicado originalmente para situações nas quais os organismos se reproduziam em tal profusão (produzindo um *"bloom"*) que a água tornava-se vermelha devido à cor desses organismos, qualquer caso de *"bloom"* que produza níveis detectáveis de substâncias tóxicas é chamado agora de maré vermelha. A água pode ser vermelha, marrom, amarela ou de colorido não muito acentuado. As substâncias tóxicas aparentemente não são nocivas aos organismos que as produzem, mas podem ser altamente venenosas para peixes e outros organismos marinhos. Vários tipos diferentes de dinoflagelados e uma espécie de cianobactéria foram responsabilizados pelas marés vermelhas. As marés vermelhas resultaram em perdas econômicas consideráveis para a indústria pesqueira. Um outro dinoflagelado produz uma toxina que é concentrada na cadeia alimentar, especialmente em grandes peixes de recifes de corais. A doença produzida nos humanos após comerem o peixe contaminado é conhecida como ciguatera.

A *Pfiesteria piscicida* é uma das espécies de dinoflagelados que podem afetar peixes em águas salobras ao longo da costa atlântica, ao sul da Carolina do Norte. Na maior parte do tempo, *Pfiesteria* alimenta-se de algas e bactérias, mas algo presente nas excretas de grandes cardumes de peixes faz com que libere uma toxina potente e de curta duração. A toxina pode atordoar ou matar peixes, frequentemente causando lesões na pele. *Pfiesteria* tem as formas flagelada e ameboide em seus mais de 20 tipos corpóreos; algumas formas alimentam-se de tecidos e sangue de peixes. Embora não apresente cloroplastos, *Pfiesteria* pode sequestrar cloroplastos de algumas de suas presas (algas), deles obtendo energia por um curto período de tempo. Esse grupo fascinante foi descoberto em 1988.



Figura 11.28 "Maré vermelha" produzindo um cenário impressionante no litoral. A cor da água provém da alta concentração de dinoflagelados.

Filo Apicomplexa

Todos os Apicomplexa são endoparasitos e seus hospedeiros incluem muitos filos animais. A presença de determinada combinação de organelas, o **complexo apical**, distingue esse filo (Figura 11.29A). O complexo apical está presente, normalmente, apenas em determinados estágios de desenvolvimento dos organismos; por exemplo, **merozoítos** e **esporozoítos** (Figura 11.30). Algumas estruturas, especialmente as **roptrias** e **micronemas**, aparentemente ajudam na penetração das células ou tecidos dos hospedeiros.

As organelas locomotoras são menos evidentes nesse grupo do que em outros protozoários. Os pseudópodes ocorrem em alguns estágios intracelulares, e os gametas de algumas espécies são flagelados. Pequenas fibrilas contráteis podem formar ondas de contração na superfície corpórea para impulsionar o organismo em meio líquido.

O ciclo de vida geralmente inclui tanto reprodução assexuada quanto sexuada e, às vezes, um hospedeiro intermediário invertebrado. Em algum ponto do ciclo de vida, os organismos desenvolvem um **esporo (oocisto),** que é infeccioso para o próximo hospedeiro, sendo frequentemente protegido por um revestimento resistente.

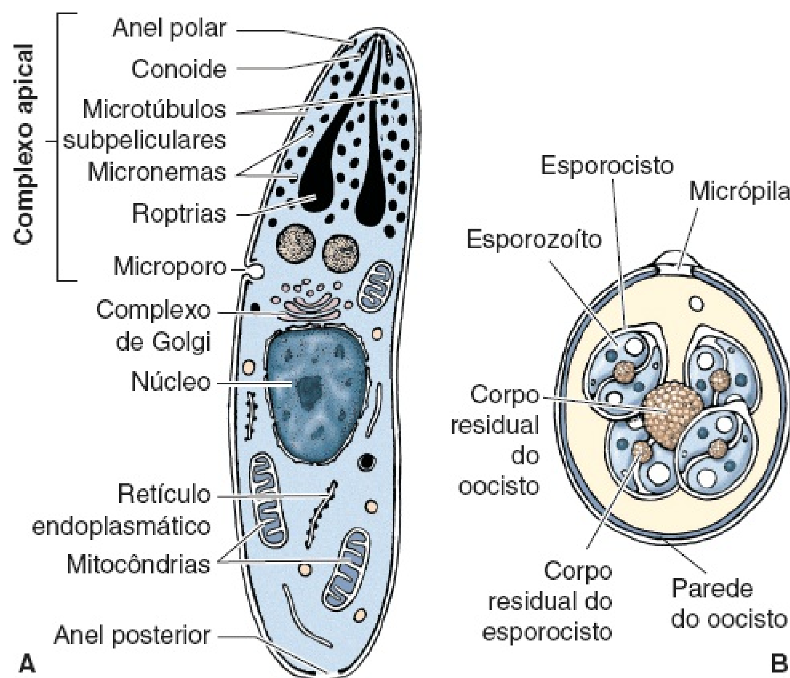


Figura 11.29 A. Diagrama de um esporozoíto ou merozoíto de Apicomplexa, com base em microscopia eletrônica, ilustrando o complexo apical. O anel polar, conoide, micronemas, roptrias, microtúbulos subpeliculares e microporo (citóstoma) são todos considerados componentes do complexo apical. **B.** Oocisto infeccioso de *Eimeria*. O oocisto é o estágio resistente e sofreu fissões múltiplas após a formação do zigoto (esporogonia).

Classe Coccidia

Coccidia são parasitos intracelulares de vertebrados e invertebrados, e, o grupo inclui espécies de grande importância médica e veterinária. Discutiremos três exemplos: *Eimeria*, que geralmente afeta as aves; *Toxoplasma*, que causa toxoplasmose, uma doença que afeta gatos e humanos; e *Plasmodium*, organismo causador da malária.

Espécies de Eimeria

O nome "coccidiose" é geralmente aplicado somente para infecções com *Eimeria* ou *Isospora*. Os seres humanos podem ser infectados com espécies de *Isospora*, mas raramente causa doença. Porém, infecções por *Isospora* podem ser muito sérias em pacientes com AIDS. Algumas espécies de *Eimeria* podem causar doenças sérias em alguns animais domésticos. Os sintomas geralmente incluem diarreia grave ou disenteria.

Eimeria tenella é frequentemente fatal para aves jovens, produzindo patogenias graves no intestino. Os organismos sofrem esquizogonia (ver anteriormente) nas células intestinais, para finalmente produzir gametas. Após a fecundação, o zigoto forma um oocisto que é eliminado juntamente com as fezes do hospedeiro (Figura 11.29B). A esporogonia ocorre dentro do oocisto, mas fora do hospedeiro, produzindo oito esporozoítos em cada oocisto. A infecção acontece quando um novo hospedeiro, acidentalmente, ingere um oocisto onde ocorreu a esporogonia, e os esporozoítos são liberados pelas enzimas digestivas.

Toxoplasma gondii

Ciclo de vida semelhante ocorre em *Toxoplasma gondii*, parasito de gatos, mas essa espécie produz também estágios extraintestinais. Quando roedores, gado, ovelhas, humanos, vários outros mamíferos, ou até mesmo aves, ingerem esporozoítos, estes atravessam o intestino e começam rapidamente a reprodução assexuada em diversos tecidos. Assim que o hospedeiro desenvolve uma resposta imune, a reprodução dos zoítos diminui e eles ficam isolados em **cistos de resistência nos tecidos**. Os zoítos, agora chamados de **bradizoítos**, acumulam-se em grande número em cada cisto. Os bradizoítos são infecciosos para outros hospedeiros, incluindo gatos, nos quais podem iniciar o ciclo intestinal, no caso de um gato que se alimente de uma presa infectada. Os bradizoítos podem permanecer viáveis e infecciosos por meses ou anos, sendo estimado que 33% da população humana mundial seja portadora desses cistos contendo bradizoítos. O caminho normal de infecção em humanos é aparentemente o consumo de carne infectada, malcozida.

Cerca de 16% ou mais dos adultos nos EUA estão infectados pelo *Toxoplasma gondii*; não têm sintomas porque o parasito é mantido sob controle pelo sistema imunológico. Entretanto, *T. gondii* é uma das infecções oportunistas mais importantes em pacientes com AIDS. A infecção latente é ativada em 5 a 15% dos pacientes com AIDS, frequentemente no

cérebro, com graves consequências.

Em mulheres infectadas com *Toxoplasma* durante a gestação, principalmente no primeiro trimestre, tal infecção aumenta bastante as chances de um defeito congênito no bebê; talvez 2% de todos os casos de retardo mental nos EUA sejam resultantes de toxoplasmose congênita.

O primeiro registro do coccídeo *Cryptosporidium parvum* foi relatado em seres humanos em 1976. Hoje o reconhecemos como uma das principais causas de doenças diarreicas no mundo, especialmente em crianças de países tropicais. Os surtos transmitidos por água já ocorreram nos EUA, e a diarreia pode ser fatal em pacientes imunodeprimidos (como aqueles com AIDS). As taxas de infecção em 2005 foram de aproximadamente 3 casos para cada 100.000 pessoas. O último coccídeo patogênico a emergir foi *Cyclospora cayetanensis*. As taxas de infecção nos EUA em 2005 foram de cerca de 0,2 caso para cada 100.000 pessoas, a diarreia sendo o sintoma mais comum. A infecção ocorre geralmente pela ingestão de alimento ou água contaminados.

Plasmodium | Organismo da malária

Plasmodium spp. são os mais conhecidos dos coccídeos e os causadores da doença infecciosa mais importante que atinge os humanos: a **malária**. Esta é uma doença muito grave, comum e difícil de controlar, particularmente em países tropicais e subtropicais. Quatro espécies de *Plasmodium* infectam humanos: *P. falciparum*, *P. vivax*, *P. malariae* e *P. ovale*. Embora cada espécie produza um quadro clínico peculiar, todas as quatro têm ciclos de desenvolvimento similares dentro de seus hospedeiros (Figura 11.30).

O parasito é levado por mosquitos (*Anopheles*), sendo os esporozoítos injetados nos humanos através da saliva do inseto durante sua picada. Os esporozoítos penetram nas células do fígado e iniciam a esquizogonia. Em *P. falciparum*, um único esporozoíto produz até 40.000 merozoítos por esquizogonia. Então, os produtos dessa divisão entram em outras células do fígado para repetir o ciclo esquizogônico ou, no caso de *P. falciparum*, penetram nas células vermelhas do sangue após um único ciclo no fígado. O período em que os parasitos estão no fígado é chamado de **período de incubação** e dura de 6 a 15 dias, dependendo da espécie de *Plasmodium*.

Figura 11.30 Ciclo de vida de *Plasmodium vivax*, um dos protozoários (classe Coccidia) que causa a malária nos seres humanos. **A.** O ciclo sexuado produz esporozoítos em um mosquito. A meiose ocorre logo após a formação do zigoto (meiose zigótica). **B.** Os esporozoítos infectam a pessoa e reproduzem-se assexuadamente, primeiro nas células do fígado e, depois, nas células vermelhas do sangue. A malária é disseminada pelo mosquito *Anopheles*, que ingere gametócitos junto com o sangue humano e, então, quando pica outra vítima, deixa os esporozoítos no local da picada.

Os **merozoítos**, liberados como resultado da esquizogonia ocorrida no fígado, entram nas células vermelhas do sangue, onde iniciam uma série de ciclos esquizogônicos. Quando penetram nas células vermelhas, tornam-se **trofozoítos** ameboides, que se alimentam de hemoglobina. O produto final da digestão da hemoglobina realizada pelo parasito é um pigmento escuro e insolúvel: a **hemozoína**. Esta acumula-se na célula hospedeira, é liberada quando a próxima geração de merozoítos é produzida e, finalmente, acumula-se no fígado, baço ou outros órgãos. Um trofozoíto dentro de uma célula vermelha cresce e sofre esquizogonia, produzindo de 6 a 36 merozoítos que, dependendo da espécie, rompem-se para infectar novas células vermelhas. Quando uma célula vermelha que contém merozoítos se rompe, libera os produtos metabólicos do parasito que lá se acumularam. A liberação dessas substâncias estranhas na circulação do paciente resulta em calafrios e febre, característicos da malária.

Uma vez que a maturação das populações de esquizontes nas células vermelhas do sangue é sincronizada de alguma maneira, os episódios de febre e calafrios têm periodicidade característica, que é típica para cada espécie de *Plasmodium*. Na malária causada por *P. vivax* (terçã benigna) e na causada por *P. ovale*, os episódios ocorrem a cada 48 h; na malária causada pelo *P. malariae* (quartã), ocorrem a cada 72 h; e, na malária causada pelo *P. falciparum* (terçã maligna), ocorrem mais ou menos a cada 48 h, embora a sincronia seja menos bem definida nessa espécie. Geralmente, as pessoas recuperam-se

das infecções causadas pelas três primeiras espécies, mas a mortalidade é alta nos casos não tratados de infecção por *P. falciparum*. Às vezes ocorrem complicações graves, como a **malária cerebral**. Infelizmente, *P. falciparum* é a espécie mais comum, contabilizando 50% de toda a malária mundial. Certos genes, como, por exemplo, o gene para anemia falciforme (Capítulos 5 e 6), conferem alguma resistência à malária para as pessoas que carregam esses genes.

Após alguns ciclos de esquizogonia nos eritrócitos, a infecção de novas células por alguns dos merozoítos causa a produção de **microgametócitos** e **macrogametócitos**, em vez de outra geração de merozoítos. Quando os gametócitos são ingeridos pelo mosquito que se alimentou do sangue de um doente, eles formam **gametas** e a fecundação ocorre. O zigoto torna-se um **oocineto** móvel, que penetra a parede do estômago do mosquito e transforma-se em **oocisto**. Dentro do oocisto ocorre esporogonia, e milhares de **esporozoítos** são produzidos. O oocisto rompe-se e os esporozoítos migram para as glândulas salivares, de onde são transferidos para humanos através da picada do mosquito. O desenvolvimento dentro do mosquito requer de 7 a 18 dias, embora o prazo possa ser maior em temperaturas baixas.

Cerca de 41% da população mundial vive em regiões afetadas pela malária. A eliminação dos mosquitos e seus locais de procriação com o uso de inseticidas, drenagem e outros métodos tem sido eficaz no controle da malária em algumas áreas. No entanto, as dificuldades em executar tais ações, em áreas remotas ou com perturbação civil, e a aquisição de resistência a inseticidas pelos mosquitos e às drogas antimaláricas por *Plasmodium* (especialmente *P. falciparum*) indicam que a malária será uma doença grave por muito tempo. As estimativas globais para o ano de 2006 indicavam 247 milhões de pessoas infectadas,* com uma estimativa de 1 milhão de mortes, a maioria delas de crianças africanas.

Outras espécies de *Plasmodium* parasitam aves, répteis e mamíferos. No caso das aves, a transmissão é, principalmente, através dos mosquitos *Culex*.

Uma *doença* é qualquer enfermidade ou distúrbio que pode ser reconhecido por determinado conjunto de sinais e sintomas. A *epidemiologia* é o estudo de todos os fatores que influenciam a transmissão, distribuição geográfica, incidência e prevalência de uma doença. A epidemiologia de doenças parasitárias frequentemente envolve falta de saneamento e contaminação da água ou alimentos com estágios infecciosos. Esse não é o caso de doenças transmitidas por artrópodes, como a malária. A transmissão e a disseminação da malária dependem da presença de espécies do mosquito *Anopheles*, bem como de seus hábitos reprodutivos e alimentares. O clima é importante (se o mosquito pode se reproduzir e alimentar-se ao longo do ano), assim como a prevalência de seres humanos infectados (especialmente de indivíduos assintomáticos). Não tem relação com disposição imprópria de rejeitos ou pobreza.

Cercozoa

Membros do filo Cercozoa não compartilham um plano corpóreo comum; alguns são flagelados e outros, ameboides. Os membros ameboides do grupo podem ser nus ou tecados. As amebas tecadas incluem *Euglypha*, que forma a carapaça de partículas coletadas (Figura 11.16), *Clathrulina*, que tem uma cápsula silicosa (Figura 11.6), e alguns ex-membros de Radiolaria. Os radiolários são amebas marinhas com esqueletos de sílica. Os Phaeodaria, anteriormente considerados radiolários, mas agora classificados em Cercozoa, têm um esqueleto de sílica amorfa adicionado de magnésio, cálcio e cobre. O esqueleto dessas formas unicelulares incomuns contém espinhos ocos e está presente em microfósseis datados do Cambriano. *Clathrulina* pertence a um grupo de organismos denominado Desmothoracida, que era classificado em Heliozoa (ver adiante). Os cercozoários ameboides variam nos tipos de pseudópodes formados: os axópodes são formados nos Phaeodaria e Desmothoracida, mas outros membros do grupo formam filópodes.

O clado Cercozoa surgiu em análises filogenéticas com base em dados moleculares. Da breve descrição apresentada, fica claro que o grupo é heterogêneo em termos de morfologia. Cercozoa é igualmente heterogêneo nos modos de vida de seus representantes. Há membros fotossintetizantes, como os Chlorarachniophyta, amebas nuas e verdes que formam filópodes. Outros membros do grupo são heterótrofos de vida livre e outros ainda são como parasitos, como Plasmodiophorida e Haplosporidia. Plasmodiophorida são parasitos intracelulares obrigatórios responsáveis por danos agrícolas – eles já foram considerados fungos. Haplosporidia são parasitos de invertebrados marinhos; uma de suas espécies causa a MSX, doença que afeta adversamente populações comerciais da ostra *Crassostrea virginica* ao longo da costa atlântica dos EUA.

Foraminifera

Nesse clado de amebas, os pseudópodes finos prolongam-se pelas aberturas na carapaça, ramificam-se e reúnem-se

novamente de modo a formar uma rede protoplasmática (reticulópodes), na qual irão aprisionar suas presas. Nessa rede, a presa é capturada e digerida, e os produtos da digestão são levados para o interior pelo fluxo de citoplasma. O fluxo citoplasmático é bidirecional ao longo do retículo.

Os foraminíferos compõem um grupo muito antigo de amebas com carapaça; são encontrados em todos os oceanos e, alguns poucos, em água doce e salobra. A maioria dos foraminíferos vive no solo oceânico em números incríveis e, talvez, representem uma biomassa maior do que qualquer grupo animal na Terra. Suas carapaças são de vários tipos (Figuras 11.6 e 11.31). A maioria delas tem várias câmaras e são feitas de carbonato de cálcio, embora, às vezes, sejam agregados de sílica, silte e outros materiais estranhos. Os ciclos de vida dos foraminíferos são complexos, pois eles têm fissões múltiplas e alternância de gerações haploide e diploide (meiose intermediária).

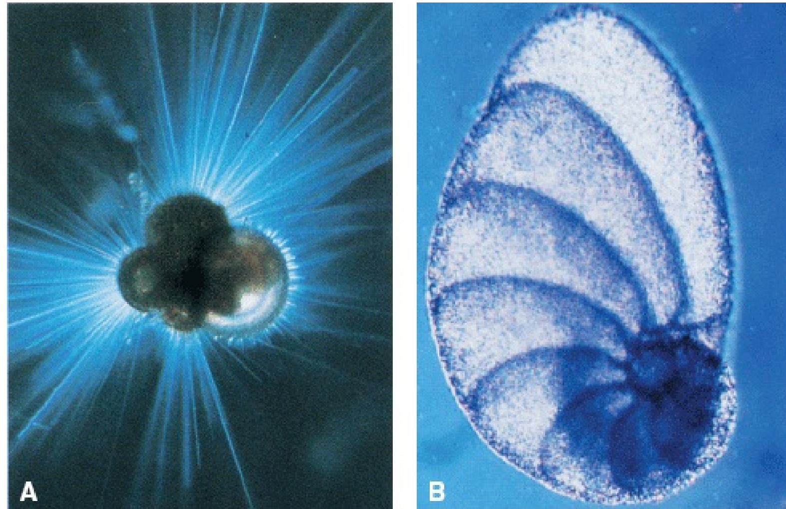


Figura 11.31 A. Foraminífero vivo, mostrando pseudópodes finos estendendo-se a partir da carapaça. **B.** Carapaça do foraminífero *Vertebralina striata*. Os foraminíferos são protozoários marinhos ameboides que secretam uma carapaça calcária com muitas câmaras, nas quais vivem, e, então, extravasam o protoplasma através dos poros, para formar uma camada externa. O foraminífero começa com uma câmara e, à medida que cresce, secreta uma sucessão de novas câmaras maiores, continuando esse processo durante toda sua vida. Muitos foraminíferos são planctônicos e, quando morrem, suas carapaças passam a compor as vasas nos fundos dos oceanos.

Os foraminíferos existem desde o Pré-Cambriano, deixando excelentes registros fósseis. Em muitos casos, suas carapaças foram preservadas sem alterações. Muitas espécies extintas parecem-se bastante com as dos dias de hoje. Elas eram especialmente abundantes durante os períodos Cretáceo e Terciário. Alguns medem até 100 mm de diâmetro, mas eram pequenos em comparação com os xenofióforos de águas profundas. Essas gigantes formas bentônicas e multinucleadas chegam a 20 cm de diâmetro. Elas agregam ampla variedade de partículas em uma carapaça frágil. Podem ser filtradores ou alimentadores de resíduos e são incomuns no fato de que seu citoplasma contém cristais de sulfato de bário e suas pelotas fecais, retidas no corpo, concentram metais pesados, como chumbo ou mercúrio.

Por incontáveis milhões de anos, as carapaças de foraminíferos mortos têm sido depositadas no fundo dos oceanos, formando vasas características, ricas em calcário e sílica. Cerca de 33% do fundo do mar é coberto por carapaças do gênero *Globigerina*. Esse tipo de vasa é especialmente abundante no Oceano Atlântico.

De igual interesse e de grande importância prática são os depósitos de calcários e giz que se formaram assentados pela acumulação de foraminíferos, quando o mar cobria o que agora é terra. Posteriormente, com a elevação do fundo oceânico e outras mudanças geológicas, essas rochas sedimentares emergiram como terras secas. Os depósitos calcários de diversas áreas da Inglaterra, incluindo a White Cliffs de Dover, foram assim formados. As grandes pirâmides do Egito foram feitas com rochas extraídas das camadas de calcário formadas por uma grande população de foraminíferos que floresceu durante o início do período Terciário.

Uma vez que fósseis de foraminíferos podem ser encontrados em perfurações, a sua identificação é frequentemente importante para geólogos que trabalham com prospecção de petróleo reconhecerem os estratos rochosos.

“Radiolaria”

Os radiolários são amebas marinhas com carapaça e axópodes (Figura 11.7). Com exceção dos Phaeodaria, que atualmente são considerados um subgrupo de Cercozoa (ver anteriormente), os organismos descritos como Radiolaria antes do advento das técnicas de filogenia molecular ainda são considerados radiolários. Muitos vivem em águas superficiais, mas há táxons que ocorrem em profundidades de até 1.000 m. Os radiolários têm o corpo dividido por uma cápsula central (carapaça ou esqueleto) que separa zonas interna e externa do citoplasma. A cápsula central, que pode ser esférica, ovoide ou ramificada, é perfurada para permitir a continuidade do citoplasma (Figura 11.32). Ao redor da cápsula, há massa de citoplasma vacuolado (Figura 11.7), na qual nascem os axópodes (Figura 11.10). Axópodes pegajosos capturam presas, que são levadas à cápsula pelo fluxo protoplasmático. O ectoplasma de um dos lados do eixo axial move-se em direção à extremidade do axópode, enquanto do outro lado ele se move em direção à carapaça. Os radiolários solitários alimentam-se de bactérias, microalgas e microflagelados, enquanto os radiolários coloniais obtêm nutrientes de algas simbióticas.

As células dos radiolários podem ter um ou vários núcleos. Seus ciclos de vida são pouco conhecidos, mas a fissão binária, o brotamento e a esporulação já foram observados no grupo.

A composição química e a complexidade do esqueleto dos radiolários variam: os membros do subgrupo Acantharea têm um esqueleto composto de sulfato de estrôncio, enquanto os membros do subgrupo Polycistinea, não monofilético, têm esqueleto de sílica amorfa, que pode apresentar espículas ou a forma de capacete. O registro fóssil dos radiolários data do Jurássico, pois suas carapaças de sílica, relativamente insolúveis, contribuem para sua durabilidade. Os fósseis são geralmente encontrados em grandes profundidades (de 4.600 a 6.100 m), principalmente nos oceanos Pacífico e Índico. Vasas de radiolários cobrem cerca de 5 a 8 milhões de quilômetros quadrados, com uma espessura de 700 a 4.000 m. Sob certas condições, as vasas de radiolários formam rochas silicosas. A maioria dos fósseis de radiolários é encontrada em rochas terciárias da Califórnia. A identificação de algumas espécies de radiolários é importante para geólogos que trabalham com prospecção de petróleo interessados na determinação da idade de determinados estratos.

Plantae

O clado Plantae compreende três linhagens fotossintetizantes: glaucófitas, rodófitas (algas vermelhas) e Viridiplantae. Plantae é, às vezes, denominada Archaeplastida, em referência à simbiose primária ancestral com uma cianobactéria, que originou os cloroplastos dos eucariotas fotossintetizantes. Viridiplantae contém as algas verdes unicelulares, coloniais e multicelulares (antigamente reunidas no filo Chlorophyta), bem como as plantas vasculares e não vasculares. O filo Chlorophyta é um grupo não monofilético que contém apenas as algas verdes. Sabemos hoje que as plantas vasculares e não vasculares (coletivamente chamadas plantas “terrestres”) compartilham um ancestral comum com as algas verdes. Evolutivamente falando, os organismos que a maioria das pessoas chamaria de plantas são, na verdade, algas verdes terrestres. Viridiplantae inclui os ex-membros de Chlorophyta e as plantas vasculares e não vasculares. Seus cloroplastos contêm clorofilas a e b.

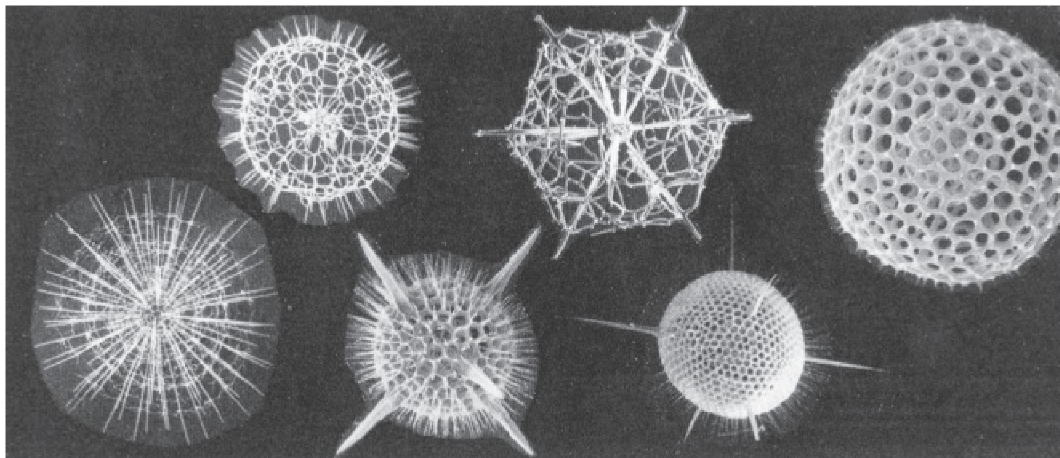


Figura 11.32 Tipos de carapaças de radiolários. Em seu estudo dessas belas formas coletadas na famosa expedição *Challenger*, de 1872-1876, Haeckel propôs os conceitos atuais de simetria.

Viridiplantae

Discutiremos apenas alguns táxons flagelados que são, tipicamente, considerados eucariotas microbianos. *Chlamydomonas* (Figura 11.33) é uma forma unicelular biflagelada. A formação de colônia em algas verdes ocorre quando os produtos da divisão celular mantêm pontes citoplasmáticas entre as células, que ficam imersas em matriz extracelular (MEC). A

verdadeira multicelularidade requer uma divisão de trabalho entre as células: algumas se tornam a linhagem germinativa e outras, a linhagem somática. As mudanças genéticas necessárias para o estabelecimento dessa divisão foram elucidadas na linhagem de algas verdes que deu origem a *Volvox carteri*. Um plano corpóreo colonial é evidente em *Gonium*, *Eudorina* e *Pandorina* (Figura 11.33), mas *Volvox* foi uma de nove linhagens de algas verdes que evoluíram, independentemente, a multicelularidade. Há mais de 25 casos como esse na história da vida.

Volvox (Figura 11.34) é uma esfera oca e verde que pode alcançar de 0,5 a 1 mm de diâmetro. Um único organismo contém milhares de células (até 50.000) imersas na superfície gelatinosa de uma esfera com aspecto gelatinoso. Cada célula é muito semelhante a um euglenídeo (ver anteriormente), com um núcleo, um par de flagelos, um cloroplasto grande e um **estigma** vermelho. Um estigma é uma taça pigmentar rasa que permite que a luz oriunda de apenas uma direção atinja um receptor fotossensível. As células adjacentes são conectadas umas às outras por filamentos citoplasmáticos. Em um polo (geralmente o da frente, à medida que a colônia se move), os estigmas são um pouco maiores. A ação coordenada dos flagelos faz o esferoide se mover por rolamento.

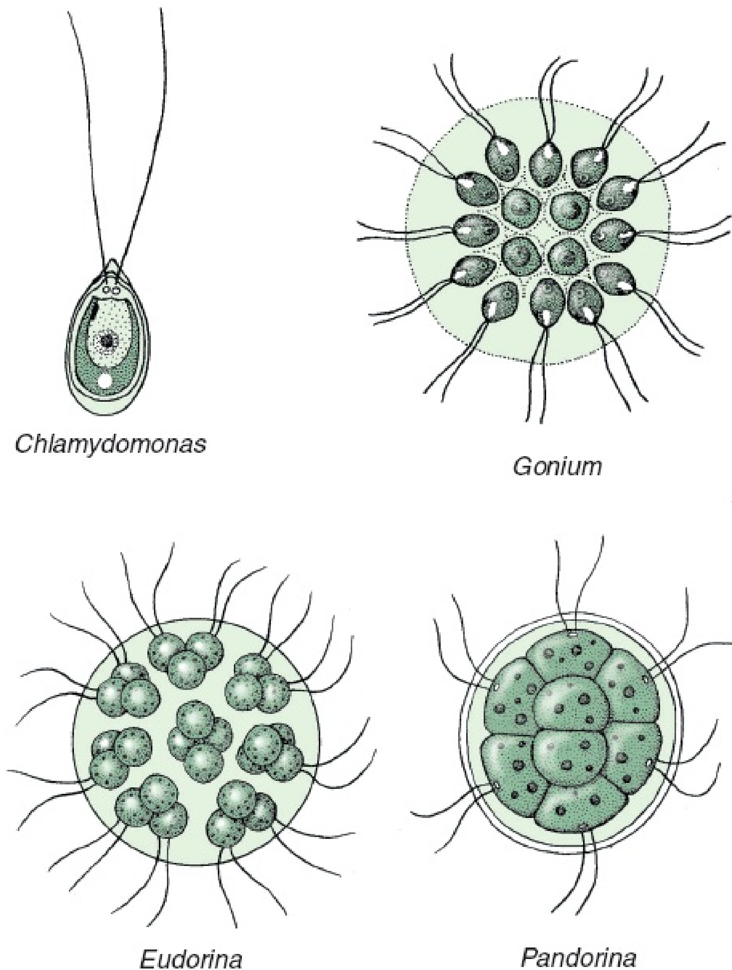


Figura 11.33 Exemplos do filo Chlorophyta. Todos são fotoautótrofos.

O *Volvox carteri* contém uma divisão completa do trabalho: células somáticas, fotossintéticas, móveis, haploides e pequenas são incorporadas em matriz extracelular (ECM) para formar um corpo esferoide, e 16 células grandes, reprodutivas, haploides e não móveis, chamadas gonídios, são incorporadas abaixo das células somáticas. Os gonídios sofrem clivagem e inversão (ver texto em destaque a seguir) para formar novos esferoides com ambas as células somáticas e reprodutivas. Como os 16 novos esferoides que se desenvolveram dos gonídios saem por digestão através do ECM, os esferoides das células somáticas que antes os abrigavam morrem (Figura 11.34).

As linhagens masculina e feminina do *V. carteri* não são distinguíveis na fase assexuada, mas, quando expostas a um feromônio específico, os sexos tornam-se distintos. Em esferoides femininos, os gonídios desenvolvem-se em esferoides que contêm 64 a 128 pacotes de sêmen. Esses são móveis. Após a fecundação, ocorre um estágio inativo de repouso diploide. Esse estágio de repouso tolera congelamento e secagem. Após a germinação, o estágio de repouso sofre meiose para produzir um único “progene” haploide viável que sofre clivagem para formar um novo esferoide. A reprodução sexuada ocorre apenas periodicamente.

A polaridade original das células de *Volvox* é aquela em que os flagelos estão voltados para a cavidade interior dos organismos em desenvolvimento. Para que os flagelos fiquem voltados para fora, de modo que a locomoção se torne possível, todo o organismo tem que virar do avesso. Esse processo, chamado de inversão, é *muito raro*. Dentre todos os outros organismos atuais, apenas as esponjas (filo Porifera) têm um processo de desenvolvimento comparável.

Centrohelida (Centroheliozoa, "Heliozoa")

Antes do uso generalizado das técnicas moleculares em filogenéticas, Heliozoa compreendia um grande grupo de amebas tecadas que formavam axópodes. Todas as espécies antigamente classificadas em Heliozoa, exceto membros da ordem Centrohelida, foram transferidas para outros táxons, daí a alteração do nome. Ex-membros de Heliozoa foram transferidos para Stramenopila (Actinophryida) e Cercozoa (Desmothoracida). Centrohelida são amebas com cristas mitocondriais achatadas. A estrutura de seus axópodes é característica: os microtúbulos (Figura 11.10) do axonema são arranjados em hexágonos ou triângulos. Na maioria dos Centrohelida, os axópodes estendem-se através de uma camada de escamas de sílica, de diversos formatos; em alguns táxons, essa camada pode estar ausente e substituída por uma camada de muco. A maioria dos Centrohelida vive em água doce, mas alguns de seus clados colonizaram ambientes de água salobra ou marinha. Esses adoráveis unicelulares são predadores.

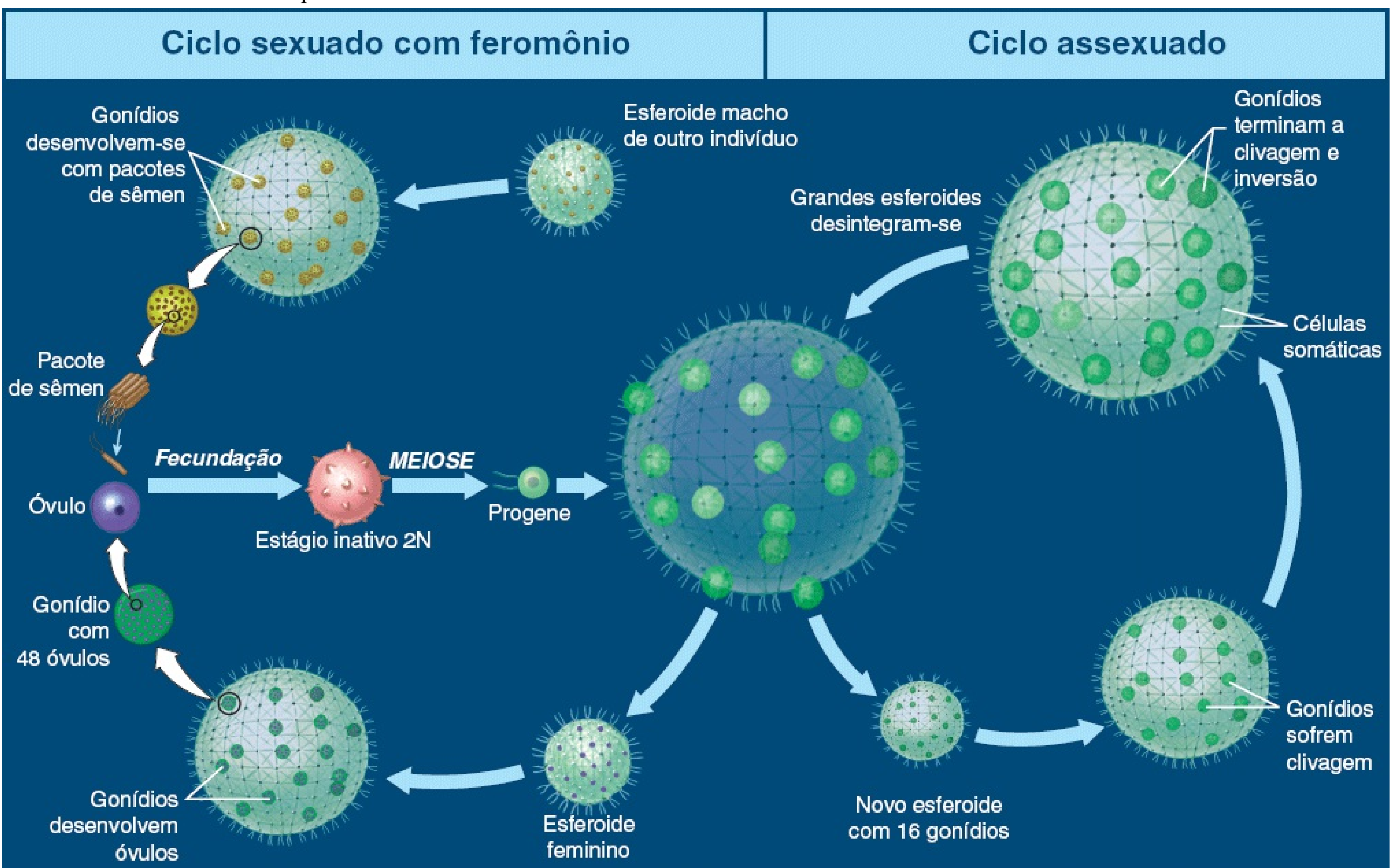


Figura 11.34 Ciclo de vida do *Volvox carteri*, mostrando as fases assexuada e sexuada. Novos esferoides desenvolvem-se de células reprodutivas chamadas gonídios. As células somáticas em esferoides sobrevivem apenas 48 h.

Amoebozoa

Os amoebozoários incluem amebas nuas e tecadas, bem como as amebas que têm estágios flagelados no ciclo de vida. Tipicamente, os amoebozoários têm cristas mitocondriais tubulares e ramificadas, mas essa característica não é exclusiva do grupo. As formas ameboides do grupo incluem os fascinantes mixomicetos plasmodiais e celulares do subgrupo Mycetozoa (p. ex., *Physarum* e *Dictyostelium*, respectivamente); amebas tecadas com pseudópodes do tipo lobópode, como *Arcella* (Figuras 11.6 e 11.16); e amebas nuas e com lobópodes, como *Chaos carolinense*, *Amoeba proteus* ou membros do gênero

Acanthamoeba (Figura 11.12). *C. carolinense* ou *A. proteus* é algumas vezes usada em aulas de Biologia, mas a *Acanthamoeba castellani* (Figura 11.35) ganhou notoriedade por seu impacto na saúde humana. *A. castellani* causa a morte de células da córnea humana e é disseminada por lentes de contato que não são desinfetadas apropriadamente.

Amoebozoa inclui também as amebas endozoicas – aquelas que vivem dentro do corpo dos humanos e de outros animais. *Entamoeba histolytica* é um importante parasito do ser humano. Vive no intestino grosso e, ocasionalmente, pode invadir a parede intestinal por meio da secreção de enzimas que atacam o revestimento intestinal. Se isso ocorrer, pode resultar em disenteria amebiana séria e, às vezes, fatal. Esses organismos podem ser levados pelo sangue para o fígado e para outros órgãos, provocando abscessos. Muitas pessoas infectadas mostram pouco ou nenhum sintoma, mas são portadoras e transmitem os cistos por meio de suas fezes. O diagnóstico é complicado por causa da existência de espécies não patogênicas, como *E. dispar*, que é morfologicamente idêntica a *E. histolytica*. A infecção é transmitida por água contaminada ou por alimentos que contenham os cistos. *E. histolytica* é encontrada no mundo inteiro, embora a amebíase clínica prevaleça em áreas tropicais e subtropicais.

Outras espécies de *Entamoeba* encontradas em humanos são *E. coli*, no intestino, e *E. gingivalis*, na boca. Nenhuma dessas espécies causa doença.

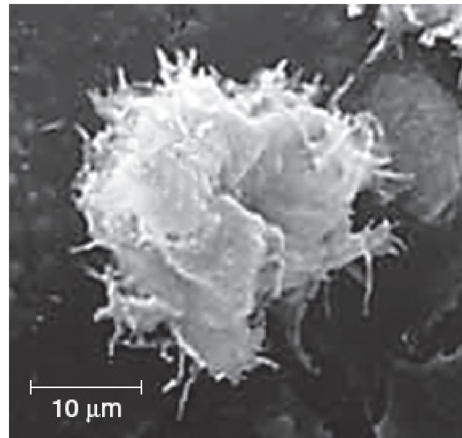


Figura 11.35 *Acanthamoeba castellani* causa a morte de células da córnea humana.

Opisthokonta

Opisthokonta é um clado caracterizado pelas cristas mitocondriais achatadas e pela presença de um flagelo posterior em células flageladas, quando essas células estão presentes. Análises recentes que comparam sequências de proteínas entre táxons também identificaram uma curta sequência de aminoácidos de uma proteína (fator 1-alfa de elongação) que é compartilhada tanto pelos membros unicelulares como pelos multicelulares. As relações entre os membros desse clado, como sugerido pelos dados de sequências de várias proteínas, são mostradas na Figura 11.36.

Os Opisthokonta compreendem os metazoários (animais), fungos e alguns táxons unicelulares considerados tradicionalmente protozoários. As formas unicelulares mais conhecidas desse grupo são os microsporídeos e os coanoflagelados. Os microsporídeos são parasitos intracelulares, hoje reconhecidos como fungos especializados. Os coanoflagelados (Figura 11.36) são protozoários solitários ou coloniais, considerados como o mais provável táxon-irmão dos animais. Com base nesse grupo, testam-se hipóteses sobre a origem da multicelularidade animal, com o objetivo de identificar as características do mais recente ancestral comum dos animais e seus parentes unicelulares mais próximos. Discutiremos esse grupo juntamente com as esponjas (filo Porifera; Capítulo 12), devido à grande semelhança entre as células dos coanoflagelados e os coanócitos das esponjas.

Opisthokonta também inclui formas unicelulares menos conhecidas, como Ichthyosporea (parasitos de animais, por vezes chamados “DRIP”), amebas do grupo Nucleariida, Corallochytrea e amebas do grupo Ministeriida.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

Evidências moleculares têm nos feito reconsiderar quase completamente nossos conceitos sobre a filogenia dos eucariotas unicelulares. Aparentemente, o ancestral eucariota diversificou-se em vários clados morfologicamente distintos, apesar de a ordem de ramificação dessa diversificação ser ainda pouco compreendida. Muitos caracteres utilizados em análises

filogenéticas provêm de características estruturais das organelas dos protozoários. Entretanto, é preciso saber distinguir uma organela primária, formada por meio de simbioses entre procariotas, de uma adquirida mais recentemente, formada por meio de simbioses secundárias entre eucariotas. A ausência de uma organela, como uma mitocôndria, pode ser informativa, mas apenas se tivermos uma maneira de distinguir se as mitocôndrias estavam presentes e foram posteriormente perdidas, ou se nunca estiveram presentes no grupo em questão. Estudos detalhados do genoma nuclear e dos produtos gênicos – por exemplo, enzimas mitocondriais codificadas por genes nucleares – podem distinguir entre a ausência primária de uma estrutura e sua perda secundária. Hoje, assume-se que todos os protozoários sem mitocôndria tiveram um ancestral com mitocôndria.

Os plastídios eram outro caráter variável dos protozoários e considerados promissores para a elucidação de suas relações filogenéticas. Entretanto, a presença de alguns plastídios particulares em uma ampla variedade de eucariotas unicelulares e multicelulares, aparentemente não relacionados, era confusa. Enfim, ficou claro que o evento de endossimbiose primária com uma cianobactéria foi seguido de eventos de endossimbiose secundária e terciária, que transferiram plastídios entre linhagens de eucariotas. O desenredo das vias de transferência endossimbiótica, em combinação com resultados de novos conjuntos de dados moleculares, sugere que muitas linhagens eucarióticas podem ser combinadas em poucos supergrupos.

Os membros de alguns desses supergrupos são mostrados na Figura 11.17. Retortamonada e Diplomonada estão reunidos no clado Fornicata. Algumas pesquisas sustentam a união de Fornicata com Parabasalea, Heterolobosea e Euglenozoa, bem como outros táxons não discutidos neste livro, no supergrupo Excavata. As células de Excavata compartilham um sulco alimentar incomum. Entretanto, o suporte para Excavata varia de acordo com os genes utilizados nas análises e, portanto, não o discutiremos. Os membros do clado Alveolata compartilham uma característica morfológica, a presença de alvéolos, e esse grupo é bem sustentado em filogenias moleculares. A maioria das pesquisas posiciona Alveolata como táxon-irmão de Stramenopila.

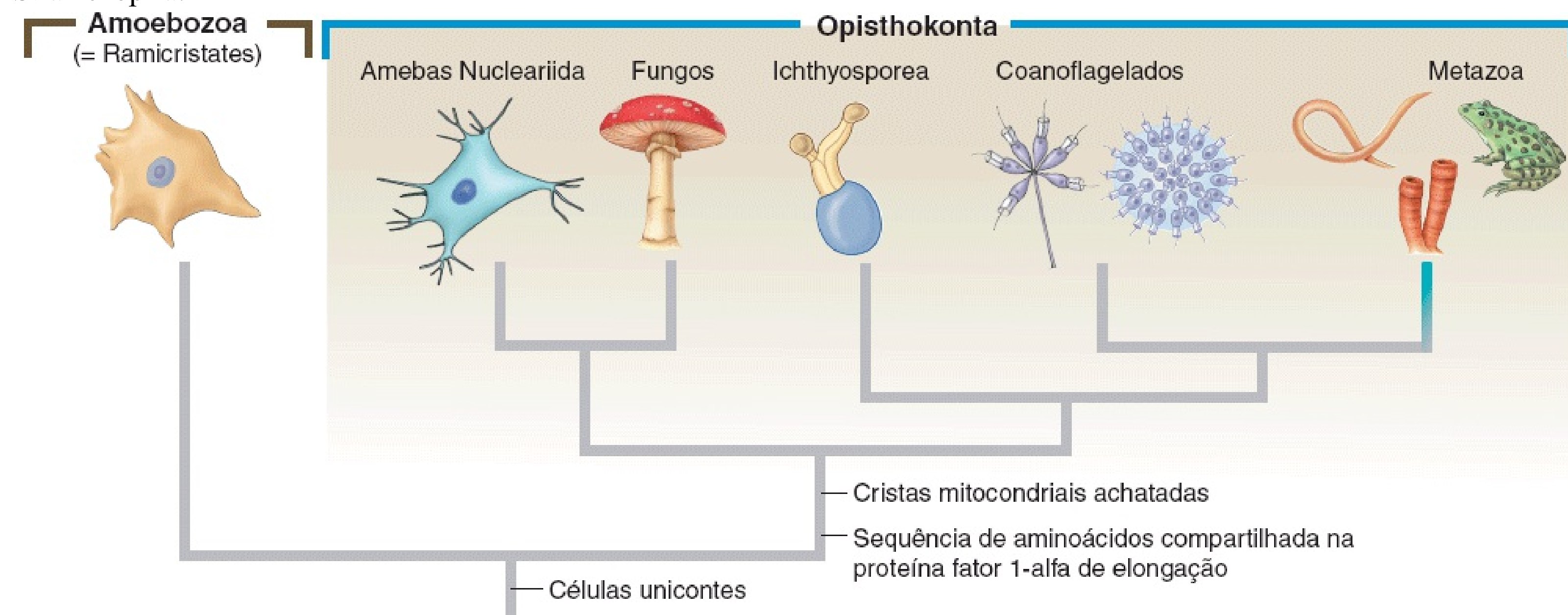


Figura 11.36 Hipótese sobre as relações de parentesco entre alguns membros de Opisthokonta, com os coanoflagelados como táxon-irmão de Metazoa. Coanoflagelados ilustrados são *Codonosiga*, à esquerda, e *Proterospongia*, à direita.

O supergrupo Rhizaria une Cercozoa, Foraminifera, “Radiolaria” e alguns outros táxons em um clado em que muitos membros são amebas tecadas, alguns com rizópodes. Entretanto, membros de Cercozoa, em particular, têm uma gama de outras formas corpóreas; além disso, amebas tecadas ocorrem em outros grupos além de Rhizaria. Rhizaria também inclui um clado de amebas tecadas do gênero *Gromia*. *Gromia sphaerica* foi manchete quando descoberta rolando sobre o fundo oceânico à profundidade de 610 m, ao largo das Bahamas. Essa ameba tem o tamanho impressionante de alguns centímetros de diâmetro, mas a parte mais emocionante dessa descoberta é que seu rastro no fundo oceânico é muito semelhante a rastros fósseis atribuídos a organismos bilateralmente simétricos. Os paleontólogos estão reavaliando algumas evidências de rastros fósseis, indagando-se sobre o papel dessas amebas gigantes.

A união de Stramenopila, Alveolata e Rhizaria no grupo SAR foi proposta. O nome desse grupo é formado pelas letras iniciais de cada superclado; algumas vezes, o grupo é denominado RAS, pois os táxons são listados na ordem inversa. Resta saber se esse agrupamento irá persistir em análises mais aprofundadas. A validade do supergrupo Plantae não está em dúvida – esse grupo é sustentado tanto por caracteres moleculares como morfológicos, embora alguns estudos incluam ou excluam táxons menores, não discutidos neste livro. Um estudo recente colocou o Plantae como um táxon-irmão do SAR. Há também forte sustentação para Unikonta. Este grupo une Amebozoa e Opisthokonta com base na presença de apenas um flagelo quando células flageladas estão presentes.

Algumas filogenias baseadas em dados moleculares colocam a raiz da árvore eucariota entre os Unikonta e todos os outros táxons unicelulares, que são agrupados como “Bikonta” devido à presença compartilhada de dois flagelos, quando estes estão presentes. A filogenia dos eucariotas é de interesse de muitos biólogos, e a pesquisa continua nesses grupos em ritmo acelerado. Parte desse interesse está relacionada à posição filogenética de táxons que causam prejuízos aos seres humanos. Isso porque tratamentos efetivos contra algumas espécies patogênicas frequentemente funcionam em organismos aparentados. Por exemplo, não havia tratamentos efetivos contra micrósporos até a descoberta de que esses organismos eram fungos altamente especializados, quando então medicamentos antifúngicos passaram a ser ministrados. Talvez o maior interesse na filogenia eucariota esteja em poder descrever todas as vias da evolução desse enorme grupo, mas muito trabalho precisa ainda ser feito para que esse objetivo seja alcançado.

Diversificação adaptativa

Neste capítulo descrevemos uma parte da ampla gama de adaptações dos grupos de protozoários. As amebas abrangem desde espécies sem carapaça que vivem sobre o fundo, até formas planctônicas, como os foraminíferos e radiolários, que possuem carapaças lindas e complexas. Há muitas espécies de amebas que são simbiontes. Do mesmo modo, as formas flageladas apresentam adaptações para uma vasta gama de *habitats*, com a adição da habilidade fotossintetizante em muitos grupos.

Dentro do plano corpóreo de uma célula única, a divisão de trabalho e a especialização de organelas é maior nos ciliados. Eles se tornaram os mais complexos, estruturalmente, de todos os protozoários. As especializações para o parasitismo intracelular foram adotadas pelos Apicomplexa.

Classificação dos eucariotas unicelulares

A classificação a seguir não é exaustiva e, com poucas exceções, apenas os táxons discutidos neste capítulo estão listados.

Filo Retortamonada (L. *retorqueo*, retorcer, + *monas*, unidade). Mitocôndrias e complexos de Golgi ausentes; três flagelos anteriores e um flagelo distendido em direção posterior e localizado em um sulco; parasitos intestinais ou organismos de vida livre em ambientes anóxicos. Exemplo: *Retortamonas*.

Filo Diplomonada (Gr. *diploos*, duplo, + L. *monas*, unidade). Um ou dois cariomastigontes (grupo de cinetossomos com um núcleo); mastigontes individuais com um a quatro flagelos; fuso mitótico dentro do núcleo; cistos presentes; organismos de vida livre ou parasitos. Exemplo: *Giardia*.

Filo Parabasala (Gr. *para*, ao lado, + *basis*, base). Complexos de Golgi muito grandes e associados ao sistema cariomastigonte; pode apresentar até milhares de flagelos. Parabasala compreende *Trichomonas* e outras duas formas.

Ordem Trichomonadida (Gr. *trichos*, pelo, + *monas*, unidade). Tipicamente, ao menos alguns cinetossomos estão associados a pequenos filamentos em forma de raízes característicos do grupo; corpo parabasal presente; fuso mitótico extranuclear; hidrogenossomos presentes; reprodução sexuada ausente; cistos verdadeiros são raros; todos parasitos. Exemplos: *Dientamoeba*, *Trichomonas*.

Filo Heterolobosea (Gr. *heteros*, diferente, + *lobos*, lóbulo). Amebas nuas com pseudópodes eruptivos; um ciclo de vida típico inclui tanto estágios ameboides quanto flagelados. Membros do grupo são às vezes chamados de ameboflagelados ou Schizopyrenida. Exemplos: *Naegleria fowleri*, *Naegleria gruberi*.

Filo Euglenozoa (Gr. *eu-*, bom, verdadeiro, + *glēnē*, cavidade, + *zōon*, animal). Com microtúbulos corticais; flagelos frequentemente com um bastão paraxial (estrutura de sustentação associada ao axonema no flagelo); mitocôndrias com cristas discoides; nucléolos persistentes durante a mitose. Esse filo corresponde ao clado Euglenozoa.

Subfilo Euglenida. Com microtúbulos que enrijecem a película.

Classe Euglenoidea (Gr. *eu-*, bom, verdadeiro, + *glēnē*, cavidade, + *ōideos*, forma de). Dois flagelos heterocontes (flagelos com estruturas

diferentes) partindo do reservatório apical; algumas espécies com estigmas fotossensíveis e cloroplastos. Exemplo: *Euglena*.

Subfilo Kinetoplasta (Gr. *kinētos*, movimento + *plastos*, moldado). Com uma mitocôndria singular que contém uma grande massa discoide de DNA; bastão paraxial.

Classe Trypanosomatidea (Gr. *trypanon*, broca, + *sōma*, corpo). Um ou dois flagelos partindo da bolsa flagelar; flagelos tipicamente com bastão paraxial disposto paralelamente ao axonema; uma única mitocôndria (não funcional em algumas formas) que se estende ao longo do comprimento do corpo como um tubo, um arco ou uma rede de tubos ramificados, geralmente com um único cinetoplasto, conspícuo, contendo concentração de DNA e localizado próximo aos cinetossomos flagelares. Complexo de Golgi tipicamente na região da bolsa flagelar, não conectado aos cinetossomos e flagelos; todos parasitos. Exemplos: *Leishmania*, *Trypanosoma*.

Filo Stramenopila (L. *stramen*, palha, + *pile*, pelo). Flagelados com dois flagelos diferentes, um longo e outro curto; o flagelo dirigido para frente é revestido por pelos tubulares tripartidos; mitocôndrias com cristas tubulares. Formas de vida livre e parasitária, semelhantes a plantas e outras a animais. Exemplos: *Phytophthora infestans*, *Actinosphaerium*, *Actinophrys*.

Filo Ciliophora (L. *cilium*, pestana, + *phora*, possuir). Cílios ou organelas ciliares em pelo menos um estágio do ciclo de vida; dois tipos de núcleos, com raras exceções; fissão binária transversal às fileiras de cílios, brotamento e fissão múltipla também ocorrem; reprodução sexuada envolvendo conjugação, autogamia e citogamia; nutrição heterotrófica; vacúolo contrátil tipicamente presente; maioria das espécies é de vida livre, mas há muitas comensais e alguns parasitos (esse é um grupo muito grande, que foi dividido pela Sociedade de Protozoologistas e classificado em três classes e numerosas ordens e subordens; as classes são separadas com base em características técnicas dos padrões ciliares, especialmente em torno do citóstoma, do desenvolvimento do citóstoma e de outras características). Exemplos: *Paramecium*, *Colpoda*, *Tetrahymena*, *Balantidium*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Epidinium*, *Euplotes*, *Vorticella*, *Carchesium*, *Trichodina*, *Podophrya*, *Ephelota*. Esse filo faz parte do clado Alveolata.

Filo Dinoflagellata (Gr. *dinos*, girando, rodando, + *flagellum*, pequeno chicote). Tipicamente, com dois flagelos, um transversal e um longitudinal; corpo geralmente com sulcos transversal e longitudinal, cada um contendo um flagelo; cromoplastos geralmente amarelos ou marrom-escuros, ocasionalmente verdes ou verde-azulados, portando clorofilas *a* e *c*; núcleo singular entre eucariotas por apresentar cromossomos que não têm histonas ou contêm baixos níveis destas; mitose intranuclear; forma do corpo às vezes unicelular e esférico colonial ou filamentoso simples; reprodução sexuada presente; representantes de vida livre, planctônicos, parasitos ou mutualistas. Exemplos: *Zooxanthella*, *Ceratium*, *Noctiluca*, *Ptychodiscus*. Esse filo faz parte do clado Alveolata.

Filo Apicomplexa (L. *apex*, ponta, topo, + *complex*, trançado). Característico conjunto de organelas (complexo apical) associado à extremidade anterior, presente em alguns estágios de desenvolvimento; ausência de cílios e flagelos, exceto por microgametas flagelados presentes em alguns grupos; cistos frequentemente presentes; todas as espécies são parasitos. Este filo faz parte do clado Alveolata.

Classe Gregarina (L. *gregarius*, pertencente a um rebanho). Gamontes (indivíduos que produzem gametas) maduros são grandes, extracelulares; gametas geralmente semelhantes em tamanho e forma; zigotos formam oocistos dentro de gamontocistos; parasitos do trato digestivo ou cavidades corpóreas de invertebrados; ciclo de vida geralmente envolve apenas um hospedeiro. Exemplos: *Monocystis*, *Gregarina*.

Classe Coccidia (Gr. *kokkos*, semente, grão). Gamontes maduros são pequenos, tipicamente intracelulares; ciclo de vida tipicamente com merogonia, gametogonia e esporogonia; maioria das espécies é parasito de vertebrados. Exemplos: *Cryptosporidium*, *Cyclospora*, *Eimeria*, *Toxoplasma*, *Plasmodium*, *Babesia*.

Filo Cercozoa (Gr. *kerkos*, cauda, + *zōon*, animal). Um diverso grupo de formas unicelulares, heterogêneo com relação ao ciclo de vida e morfologia de seus representantes; monofiletismo sustentado por dados moleculares. Maioria é de vida livre, alguns são parasitos. Exemplos: *Euglypha*, *Clathrulina*.

Filo Foraminifera (L. *foramin*, buraco, + *fero*, possuir). Amebas com carapaça e cujos finos pseudópodes prolongam-se pelas aberturas na testa formando uma rede que aprisiona suas presas. Exemplos: *Vertebralina*, *Globigerina*.

Filo "Radiolaria" (L. *radiolus*, pequeno raio de sol). Vários representantes são amebas com um esqueleto interno bem desenvolvido, composto por sulfato de estrôncio ou sílica, que forma lindas carapaças. Axópodes estão presentes. Exemplos: *Tetrapyle*, *Pterocorys*.

Filo Viridiplantae (L. *viridis*, verde, + *planto*, plantar). Formas fotoautótrofas unicelulares e multicelulares com clorofilas a e b; material de reserva é o amido. Exemplos: *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Zea mays*.

Filo Centrohelida (Gr. *kentron*, centro de um círculo, + *hēlios*, sol). Amebas com cristas mitocondriais achatadas; axonema dos axópodes apresenta arranjo hexagonal ou triangular dos microtúbulos; na maioria, os axópodes estendem-se através de uma camada de escamas de sílica, de diversos formatos. A maioria é de água doce, alguns são marinhos. Exemplos: *Acanthocystis*, *Pterocystis*, *Heterophrys*.

Filo Amoebozoa (Gr. *amoibē*, mudar + *zōon*, animal). Amebas nuas e tecadas, várias com estágios flagelados no ciclo de vida; mitocôndrias, quando presentes, têm cristas tubulares e ramificadas. Formas de vida livre ou parasitos. Exemplos: *Entamoeba*, *Dictyostelium*, *Chaos*.

Filo Opisthokonta (Gr. *opisthen*, atrás, na parte de trás + *kontos*, estaca, referindo-se ao flagelo). Muitos são flagelados com um flagelo posterior; o grupo inclui amebas do grupo Nucleariida, coanoflagelados, fungos e os animais. Exemplos: *Codonosiga*, *Penicillium*, animais.

Resumo

Eucariotas unicelulares com características semelhantes aos animais eram antigamente tratados como o filo Protozoa. Análises filogenéticas com base em dados moleculares demonstram que esse "filo" é composto por numerosos táxons que não formam um grupo monofilético. Nós utilizamos o termo *protozoário* informalmente para referirmo-nos a todos esses eucariotas unicelulares altamente diversos, os quais são algumas vezes chamados também de eucariotas microbianos. Eles demonstram o grande potencial adaptativo do plano corpóreo básico de uma única célula eucariota. Ocupam vasta gama de nichos e *habitats*. Muitas espécies têm organelas complexas e especializadas.

Todos os eucariotas unicelulares têm um ou mais núcleos que, frequentemente, têm aspecto vesicular ao microscópio de luz. Macronúcleos dos ciliados são compactos. Nucléolos estão frequentemente presentes nos núcleos. Muitos eucariotas unicelulares têm organelas similares às encontradas nas células dos metazoários.

Movimento por pseudópodes ou ameboide é empregado pelos eucariotas unicelulares na locomoção e obtenção de alimento e desempenha papel vital nos mecanismos de defesa dos metazoários. Eles são executados pela organização de subunidades de actina em filamentos e pela interação desses filamentos com a miosina e com uma proteína que adere à actina, e o processo requer gasto de energia do ATP. O movimento ciliar é igualmente importante para os eucariotas unicelulares e para os animais. O mecanismo mais amplamente aceito para explicar o movimento ciliar é a hipótese do deslizamento entre microtúbulos.

Vários eucariotas unicelulares são holofíticos, holozoicos ou saprozoicos. O excesso de água que entra em seus corpos é expelido pelos vacúolos contráteis (vesículas de expulsão de água). A respiração e a eliminação de dejetos ocorrem através da superfície corpórea. Os protozoários podem se reproduzir assexuadamente por fissão binária, fissão múltipla e brotamento; os processos sexuados são comuns. A formação de cistos para suportar condições ambientais adversas é uma adaptação importante em muitos protozoários.

A evolução de uma célula eucariota foi seguida de diversificação de linhagens, formando clados morfologicamente distintos, alguns dos quais contêm tanto formas unicelulares quanto multicelulares. Os principais táxons discutidos são identificados em parte com base em caracteres moleculares e contêm subconjuntos de espécies dos filos tradicionais. As espécies fotoautótrofas ocorrem em diversos filos, incluindo Viridiplantae, Euglenozoa e Dinoflagellata. Algumas dessas espécies são organismos planctônicos muito importantes. Euglenozoa inclui muitas espécies que não são fotossintetizantes, e algumas delas causam sérias doenças nos humanos, como a doença do sono africana e a doença de Chagas. Os Apicomplexa são todos parasitos, incluindo *Plasmodium*, que causa a malária. Os Ciliophora movimentam-se por meio de cílios ou organelas ciliares. Eles são um grupo grande e diverso, e muitos são complexos em estrutura. As amebas movimentam-se por meio de pseudópodes e, atualmente, são associadas a diversos filos.

Questões de revisão

1. Como os eucariotas unicelulares adquiriram considerável complexidade estrutural mesmo sendo compostos por apenas uma célula?
2. Diferencie os seguintes grupos: Euglenozoa, Apicomplexa, Ciliophora e Dinoflagellata.
3. Diferencie núcleos vesicular e compacto.
4. Explique as transições do endoplasma e ectoplasma no movimento ameboide. Qual é a hipótese atual sobre o papel da actina nos movimentos ameboides?

5. Diferencie lobópodes, filópodes, reticulópodes e axópodes.
6. Confronte a estrutura de um axonema de um cílio com aquela de um cinetossomo.
7. O que é a hipótese do deslizamento dos microtúbulos?
8. Explique como os protozoários se alimentam, digerem seu alimento, realizam a osmorregulação e respiram.
9. Diferencie: fissão binária, brotamento, fissão múltipla e reproduções assexuada e sexuada.
10. Qual é o valor do encistamento para a sobrevivência?
11. Compare e dê um exemplo de um eucariota unicelular autótrofo e um heterótrofo.
12. Cite três tipos de amebas e descreva seus *habitats*.
13. Esquematize o ciclo de vida geral dos organismos que causam a malária. O que poderia explicar o ressurgimento da malária nos últimos anos?
14. Qual é a importância do *Toxoplasma* para a saúde pública e como os humanos são infectados por ele? Qual a importância de *Cryptosporidium* e *Cyclospora* para a saúde pública?
15. Defina o que se segue, com relação aos ciliados: macronúcleo, micronúcleo, película, membrana ondulante, cirro, infraciliatura, tricocistos e conjugação.
16. Esquematize os passos da conjugação dos ciliados.
17. Explique por que os protozoários não são plantas nem animais.
18. Diferencie endossimbiose primária de endossimbiose secundária.

Para aprofundar seu raciocínio. Marque a distribuição dos táxons fotoautótrofos na Figura 11.17. Pesquisas sugerem que membros de Ciliophora contêm genes derivados de algas. Sob uma perspectiva evolutiva, como você explicaria a presença desses genes em Ciliophora?

Referências selecionadas

Baldauf, S. L. 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. J. Syst. Evol. **46:**263-273. *Um ótimo resumo sobre o estado atual da filogenia eucariótica.*

Baldauf, S. L., A. J. Roger, I. Senk-Siefert, and W. F. Doolittle. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. Science **290:**972-976. *Argumentam que combinar dados de sequência para genes que codificam várias proteínas indica que há 15 reinos de organismos.*

Burkholder, J. M. 2002. *Pfiesteria:* the toxic *Pfiesteria* complex. In G. Bitton (ed.), Encyclopedia of environmental microbiology pp. 2431–2447. New York, Wiley Publishers. *Um ótimo resumo do trabalho sobre o habitat e os ciclos de vida dos Pfiesteria, incluindo suas influências nos peixes, mariscos e humanos.*

Cavalier-Smith, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. J. Euk. Microbiol. **46:**347-366. *Uma célula eucariótica surgiu por simbiogênese primária, mas alguns eucariotas são produto da simbiogênese secundária, onde um eucariora fagocitou o outro, e a célula fagocitada tornou-se um simbionte. A simbiogênese terciária também ocorreu.*

Harper, J. T., E. Waanders, and P. J. Keeling. 2005. On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **55:**487-496. *Descreve o suporte a um grande clado que une estramenopilos e alveolados.*

Keeling, P. J. 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. Am. J. Bot. **91:**1481–1493. *A descrição lúcida da evolução dos plastídeos e as evidências para endossimbiogêneses primária, secundária e terciária.*

Keeling, P. J., G. Burger, D. J. Durnford, B. F. Lang, R. W. Lee, R. E. Pearlman, A. J. Roger, and M. W. Gray. 2005. The tree of eukaryotes. Trends Ecol. Evol. **20:**670-676. *Apresenta-se suporte a cinco subgrupos eucarióticos.*

Keeling, P. J., M. A. Luker, and J. D. Palmer. 2000. Evidence from betatubulin phylogeny that microsporidia evolved from within the fungi. Mol. Biol. Evol. **17:**23-31. *Demonstra-se que os microsporídeos são um subgrupo fúngico, e não uma linhagem eucariótica separada.*

Kirk, D. L. 2001. Germ-soma differentiation in *Volvox*. Developmental Biology **238:** 213-223. *Uma descrição da reprodução sexuada e assexuada nas espécies Volvox multicelulares.*

Lecroq, B., A. J. Gooday, M. Tsuchiya, and J. Pawlowski. 2009. A new genus of xenophyophores (Foraminifera) from Japan

Trench: morphological description, molecular phylogeny, and elemental analysis. Zoological Journal of the Linnean Society, 2009, **156:**455-464. *Descrições do texto e das fotografias da estrutura e da função dos seres unicelulares gigantes.*

Lee, J. J., G. F. Leedale, and P. Bradbury (eds). 2000. An illustrated guide to the protozoa, ed. 2, 1432 pp., 2 vols. Lawrence, Kansas, Society of Protozoologists. *Este guia há muito tempo esperado apareceu em 2002. É uma referência essencial para estudantes de protozoários.*

Margulis, L., and M. J. Chapman. 2009. Kingdoms and domains: an illustrated guide to life on earth, ed. 4. Boston, Academic Press/Elsevier. *Este livro possui ótimas descrições de muitos táxons, descrições claras da morfologia básica e fotografias e desenhos úteis.*

Patterson, D. J. 1999. The diversity of eukaryotes. Amer. Nat. **154** (supplement):S96–S124. *Patterson fornece descrições morfológicas e sinapomorfias para muitos clados que contêm protozoários.*

Pawlowski, J., and F. Burki. 2009. Untangling the phylogeny of amoeboid protists. J. Eukaryot. Microbiol. **56:**16-25. *Muitas amebas descobriram novas casas filogenéticas, conforme mostrado nas árvores detalhadas aqui incluídas.*

Pawlowski, J., and A. J. Gooday. 2008. Precambrian biota: protistan origin of trace fossils? Curr. Biol. **19:**R28–R30. *Uma discussão sobre o impacto das amebas gigantes de rotação na paleobiologia.*

Roberts, L. S., and J. J. Janovy, Jr. 2009. Foundations of parasitology, ed. 8. Dubuque, Iowa, McGraw-Hill Higher Education. *Informações legíveis e atualizadas sobre protozoários parasitários.*

Roger, A. J. 1999. Reconstructing early events in eukaryotic evolution. Amer. Nat. **154** (supplement):S146–S163. *São discutidos aqui métodos para determinar se a ausência de mitocôndrias é primária ou devido a uma perda secundária.*

Sachs, J. L. 2008. Resolving the first steps to multicellularity. Trends Ecol. Evol. **23:**245-248. *Um interessante resumo do trabalho sobre a evolução dos Volvox que abrange a mudança morfológica e as pressões de seleção.*

Sebé-Pedrós, A., A. J. Roger, F. B. Lang, N. King, and I. Ruiz-Trillo. 2010. Ancient origin of integrin-mediated adhesion and signaling machinery. Proceeedings of the National Academy of Sciences, **107**:10142–10147. *As células de organismos multicelulares devem interagir com a matriz extracelular (MEC). Em animais, as integrinas mediam essas interações, mas esta pesquisa mostra que partes da complexa proteína integrina estavam presentes antes da divisão entre fungos e animais. Algumas partes são predadores dos Amoebozoa. Genes antigos foram modificados para novas funções na evolução da multicelularidade.*

Steenkamp, E. T., J. Wright, and S. L. Baldauf. 2006. The protistan origins of animals and fungi. Mol. Biol. Evol. **23:**93-106. *Os Oposthokonta são um clado com bastante suporte e cujos membros compartilham uma pequena sequência de aminoácidos no fator de alongamento 1-alpha.*

[1] Roger, A. J. 1999. Amer. Nat. **154** (supplement):S146-S163.

* N.R.T.: De acordo com o *World Malaria Report 2010*, eram 225 milhões de casos e estimativa de 781.000 mortes em 2009.

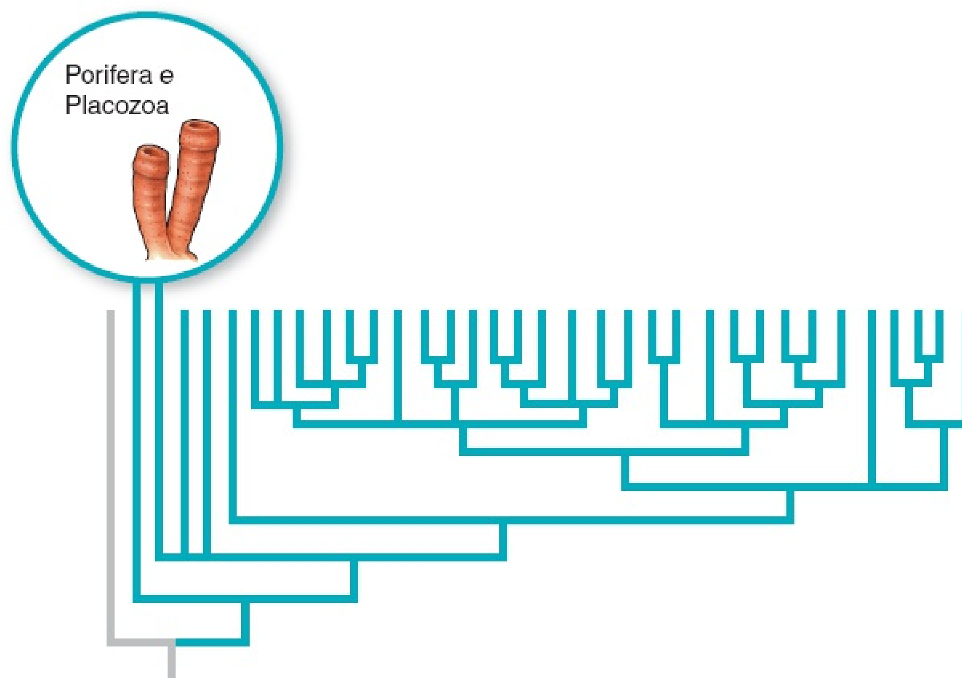
CAPÍTULO 12

Esponjas e Placozoários

- **FILO PORIFERA | ESPONJAS**
- **FILO PLACOZOA**



Uma Demospongiae caribenha, *Aplysina fistularis*.



A origem da multicelularidade

As esponjas são os animais multicelulares mais simples. Como as células são as unidades elementares da vida, a evolução de organismos maiores que aqueles unicelulares surgiu como um agregado dessas unidades de construção. A natureza "fez experiências" com a produção de organismos maiores sem uma diferenciação celular – certas algas marinhas unicelulares maiores, por exemplo – mas esses exemplos são raros. Existem muitas vantagens na multicelularidade além daquelas de, simplesmente, aumentar a massa de uma única célula. Uma vez que as trocas ocorrem nas superfícies celulares, a divisão da massa em unidades menores aumenta grandemente a superfície de área disponível para as atividades metabólicas. Uma razão operacional superfície/massa não pode ser mantida pelo aumento do tamanho de um organismo unicelular. Portanto, a multicelularidade é um meio altamente adaptativo no sentido de aumento do tamanho do corpo.

As esponjas são multicelulares, porém, estranhamente, sua organização é bastante diferente da de outros metazoários. O corpo de uma esponja é um conjunto de células embebidas em matriz extracelular e sustentadas por um esqueleto de espículas aculeiformes e proteínas. Em razão de as esponjas não se parecerem ou se comportarem como animais, elas não foram completamente aceitas como animais pelos zoólogos até o século 19. Todavia, as evidências moleculares demostram que as esponjas estão filogeneticamente agrupadas com os animais.

ORIGEM DOS ANIMAIS (METAZOÁRIOS)

A evolução da célula eucariótica foi seguida pela diversificação de muitas linhagens (ver Figura 11.1). Os descendentes modernos dessas linhagens incluem os protozoários unicelulares (ver Capítulo 11), assim como os organismos coloniais e multicelulares, plantas, animais e fungos. Os animais são tradicionalmente divididos em protozoários, ou "animais" unicelulares, e metazoários, ou "animais" multicelulares. Devido ao fato de os protozoários serem considerados fora do reino animal, os metazoários são agora sinônimos de "animais". Os animais incluem-se no clado Opisthokonta (ver Figura 11.17), junto com os fungos, coanoflagelados e poucos outros grupos. O grupo-irmão dos animais são os coanoflagelados, de acordo com várias filogenias que usam caracteres moleculares.

Os **coanoflagelados** são eucariotas aquáticos coloniais ou solitários, nos quais cada célula apresenta um flagelo envolto por um colarinho de microvilosidades. O batimento do flagelo dirige a água para dentro do colarinho, onde as microvilosidades coletam partículas diminutas, tipicamente bactérias. Muitos coanoflagelados são sésseis e se fixam a substratos duros, embora uma espécie se fixe a colônias flutuantes de diatomáceas, o que lhe permite alimentar-se na coluna d'água, mesmo sem nadar. A natação ocorre em *Proterospongia*, uma forma colonial pouco comum que propele a si mesma, através da água, usando seus flagelos.

As células de coanoflagelados são notáveis porque lembram nitidamente as células de alimentação das esponjas, chamadas de coanócitos (ver adiante). É bastante interessante encontrar células com colarinhos usadas em um protozoário colonial filtrador e em uma esponja, cuja linhagem ancestral representa uma divergência precoce da linhagem de todos os

outros animais multicelulares (ver cladograma na contracapa). Teria o coanócito da esponja sido herdado de um ancestral comum com os coanoflagelados? Argumentos contrários a essa hipótese incluem a observação de que os coanócitos ocorrem apenas nos adultos das esponjas e não tomam parte de sua sequência inicial de desenvolvimento. Em vez disso, células flageladas sem colarinho desenvolvem-se em coanócitos após a metamorfose larval. As células com colarinho também ocorrem em alguns corais e alguns equinodermos, então se elas formaram parte das primeiras linhagens de metazoários, essa morfologia foi perdida ou suprimida na maioria dos táxons. A despeito dessas objeções, existe outra ligação clara entre os coanoflagelados e os metazoários: as proteínas usadas pelos coanoflagelados coloniais para comunicação e adesão celular são homólogas àquelas que os metazoários usam para passar sinais de célula a célula.[1]

Será que o ancestral comum dos coanoflagelados e metazoários foi um organismo colonial? Os pesquisadores abordam essa questão perguntando se o ancestral dos coanoflagelados era solitário ou colonial. De maneira curiosa, a filogenia molecular mais recente mostra que os corpos coloniais evoluíram muito cedo na linhagem dos coanoflagelados, mas nós não estamos ainda seguros sobre o estado ancestral do grupo.

Abordagens recentes ao problema da origem dos metazoários envolvem inferir os componentes reguladores do primeiro genoma animal. Como já mencionado, as instruções genéticas para as proteínas sinalizadoras das células antecedem a transição desde a forma unicelular para a forma multicelular. Que outros transmissores ou morfógenos celulares possuía o primeiro animal? Uma maneira de descobrir a resposta é comparar os genomas e proteomas das esponjas com aqueles de outros animais, porque as características compartilhadas teriam sido herdadas do ancestral comum mais recente dos animais.

Esponjas adultas têm corpos simples e que enganam: elas são agregados de vários tipos celulares diferentes, incluindo os coanócitos, mantidos juntos por uma matriz extracelular. A maioria dos corpos das esponjas não é simétrica, mas alguns parecem ser radiais. O corpo de uma esponja não apresenta boca nem trato digestivo. Portanto, nós esperaríamos que eles tivessem uma arquitetura genética simples, talvez remanescente dos primeiros animais. Surpreendentemente, o genoma das esponjas contém muitos elementos que codificam para partes de vias reguladoras de metazoários mais complexos, incluindo as proteínas envolvidas no padrão espacial, como aquelas específicas dos polos anterior e posterior em uma larva. Essa descoberta levou alguns biólogos a levantarem a hipótese de que as esponjas modernas sejam morfologicamente menos complexas do que foram seus ancestrais.

Hipóteses semelhantes têm sido aplicadas a outro filo de animais simples discutido neste capítulo. Os membros de Placozoa (ver adiante) têm os menores genomas nucleares e os maiores genomas mitocondriais em relação a qualquer outro animal. Seu genoma mitocondrial circular compartilha caracteres com outros grupos externos aos animais, incluindo fungos quitrídios e coanoflagelados, mas também com algumas formas derivadas de animais.

Lembre-se de que as esponjas que vivem atualmente são produtos de milhões de anos de evolução desde que seus ancestrais divergiram daqueles dos outros animais. Nós esperamos encontrar genes únicos de cada filo, junto com outros homólogos àqueles de outros animais, e genes compartilhados com outros animais mais complexos. As funções dos genes podem ter se modificado à medida que novas morfologias evoluíram, e existe muito ainda a ser compreendido sobre as formas modernas dos dois filos aqui discutidos. O corpo de um placozoário é ao menos tão enigmático como aquele da esponja; não se pode encontrar cabeças ou caudas em nenhum deles.

FILO PORIFERA | ESPONJAS

A maioria dos animais movimenta-se para buscar sua comida, mas uma esponja séssil (Figura 12.1), em vez disso, dirige o alimento e a água para dentro de seu corpo. A entrada da água através de uma miríade de poros diminutos reflete-se no nome do filo, Porifera (L. *porus*, poro, + *fera*, portador de). Uma esponja usa uma "célula do colarinho" flagelada, o **coanócito**, para movimentar a água (Figura 12.2). O batimento de muitos flagelos diminutos, um por coanócito, faz a água passar em cada célula, trazendo para dentro alimento e oxigênio, bem como carregando os dejetos para fora. O corpo de uma esponja é projetado para uma filtragem eficiente, para remover partículas suspensas da água circundante. As esponjas filtram muitos litros de água todos os dias e são consumidores primários importantes em seus ecossistemas. Os biólogos são frequentemente fascinados pelas esponjas porque elas funcionam tão bem com tão poucas partes corpóreas.

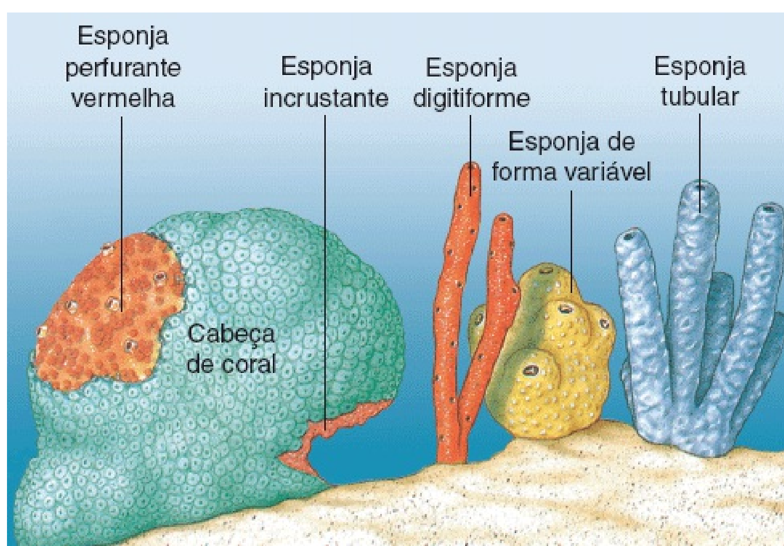


Figura 12.1 Alguns dos hábitos de crescimento e forma das esponjas.

A maioria das mais de 8.600 espécies de esponja é marinha; umas poucas habitam águas **salobras**, e cerca de 150 espécies vivem na água doce. As esponjas marinhas são abundantes em todos os mares e em todas as profundidades. As esponjas variam em tamanho desde alguns milímetros até 2 m de diâmetro; esta última dimensão é característica das grandes esponjas globosas. Estudos recentes do tamanho e taxas de crescimento da esponja de recife caribenha *Xestopongia muta* sugerem que esta pode ter impressionantes 2.300 anos de idade. Muitas espécies de esponjas são de coloridos vivos devido à presença de pigmentos em suas células dérmicas. Esponjas vermelhas, amarelas, laranja, verdes e púrpura não são incomuns.

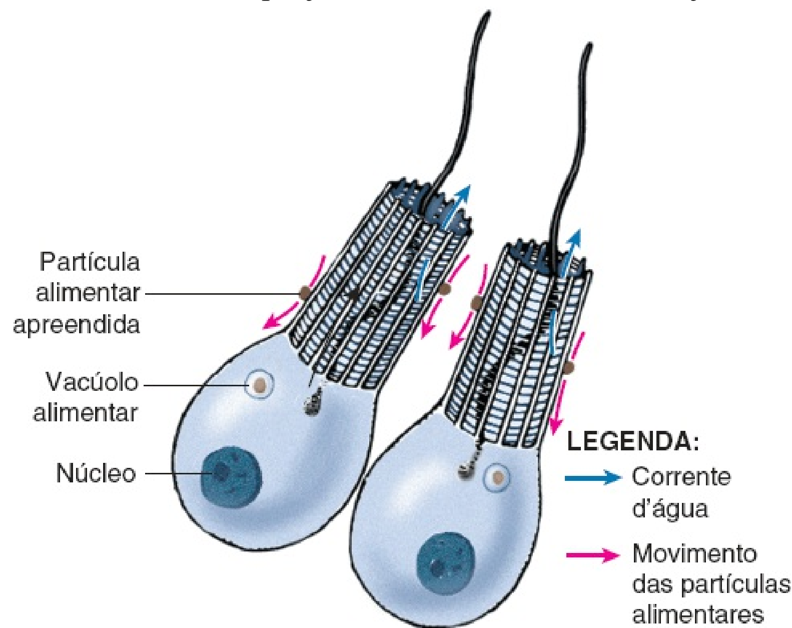


Figura 12.2 Os coanócitos das esponjas têm um colar de microvilosidades ao redor de um flagelo. O batimento do flagelo faz com que a água passe através do colarinho (*setas azuis*), local onde o alimento é apreendido nas microvilosidades (*setas vermelhas*).

Embora seus embriões sejam livre-nadantes, os adultos são sempre fixos, normalmente sobre rochas, conchas, corais ou outros objetos submersos. Algumas ainda são perfuradoras de conchas ou rochas; outras crescem até mesmo sobre areia ou lama. Algumas esponjas, incluindo as mais simples, parecem ser radialmente simétricas, mas muitas são bastante irregulares em sua forma. Algumas se mantêm eretas, algumas são ramificadas ou lobadas, enquanto outras são pequenas e até mesmo são formas incrustantes (Figura 12.1). Seus padrões de crescimento dependem frequentemente da forma do substrato, direção e velocidade das correntes de água, e da disponibilidade de espaço, de tal modo que, sob condições ambientais diferentes, a mesma espécie pode também diferir de modo marcante em sua aparência. As esponjas de águas tranquilas podem crescer mais em altura e ser mais retilíneas que aquelas que vivem em águas mais hidrodinâmicas.

Muitos animais (caranguejos, nudibrânquios, ácaros, briozoários e peixes) vivem como comensais ou parasitos dentro das esponjas ou sobre estas. As esponjas maiores particularmente tendem a abrigar uma grande variedade de invertebrados

comensais. Esponjas também crescem sobre muitos outros animais vivos, como moluscos, cracas, braquiópodes, corais ou hidroides. Alguns caranguejos prendem pedaços de esponja sobre suas carapaças para camuflagem e proteção contra predadores. Alguns peixes de recifes pastam as esponjas de águas rasas, e elas são uma parte importante na dieta das tartarugas-de-pente. É surpreendente que os nudibrânquios (ver Figura 16.1) comam esponjas-de-vidro.

Esponjas, assim como os microrganismos que vivem dentro delas ou sobre elas, produzem uma grande variedade de substâncias químicas bioativas. Um extrato de esponja marinha parece eficaz contra a leishmaniose, uma doença causada por um parasito Kinetoplastida (ver Capítulo 11), e outro extrato mostra-se promissor para o tratamento das infecções herpéticas. Muitas bactérias isoladas de táxons marinhos também têm efeitos antimicrobianos e antivirais: por exemplo, algumas inibem infecções de *Staphylococcus aureus* e outras são ativas contra algumas cepas de *Escherichia coli*, que podem causar doenças devido à intoxicação alimentar. Estes e outros resultados têm aumentado o interesse no cultivo de esponjas como uma fonte valiosa de produtos farmacêuticos.

Características do filo Porifera

- Multicelulares; o corpo é um agregado de vários tipos de células diferenciadas para várias funções, algumas das quais organizadas em **tecidos incipientes** com alguma integração
- Corpo com poros (óstios), canais e câmaras que formam um sistema único de **correntes d'água** do qual as esponjas dependem para alimentação e oxigênio
- Maioria marinha, todas aquáticas
- Simetria radial ou sem simetria
- Superfície externa de pinacócitos achatados; a maior parte das superfícies interiores forrada por células flageladas com colarinho (coanócitos) que geram correntes d'água; matriz proteica gelatinosa chamada meso-hilo contém amebócitos de vários tipos e elementos esqueléticos
- Estrutura esquelética constituída por colágeno fibrilar (uma proteína) e espículas cristalinas silicosas ou calcárias, frequentemente combinadas com uma variedade de colágenos modificados (espongina)
- Sem órgãos ou tecidos verdadeiros; digestão intracelular; excreção e respiração por difusão
- Reações aos estímulos são aparentemente locais e independentes nas esponjas celulares, mas há sinais elétricos nas esponjas-de-vidro sinciciais; sistema nervoso provavelmente ausente
- Todos os adultos são sésseis e fixos a um substrato
- Reprodução assexuada por brotos ou gêmulas e sexuada por óvulos e espermatozoides; larva flagelada livre-nadante na maioria

A estrutura do esqueleto de uma esponja pode ser fibrosa e/ou rígida. Quando presente, o esqueleto rígido consiste em estruturas de suporte calcárias ou silicosas chamadas **espículas** (Figura 12.3). A parte fibrosa do esqueleto vem de fibrilas proteicas de colágeno da matriz intercelular de todas as esponjas. O colágeno aparece em vários tipos diferentes no que se refere a composição química e forma (p. ex., fibras, filamentos ou massas que envolvem espículas). Uma forma de colágeno é tradicionalmente chamada **espongina** (Figura 12.3).

As esponjas hospedam microalgas e cianobactérias na superfície ou internamente no corpo, às vezes profundamente neste. A presença de organismos fotossintéticos dentro da esponja levou alguns cientistas a propor que as espículas seriam capazes de transmitir luz dentro do corpo. A fibra óptica das espículas silicosas já foi confirmada. Essas propriedades têm suscitado o interesse dos cientistas e engenheiros de materiais sobre a maquinaria enzimática necessária para formar as nanopartículas de sílica e fundi-las em espículas dentro ou fora das células da esponja. Em muitos casos, a simplicidade exterior de uma esponja mascara sua sofisticação química e funcional.

As esponjas são um grupo antigo, com um registro fóssil abundante que se estende desde o Cambriano Inferior ou, de acordo com alguns autores, até mesmo desde o Pré-Cambriano. Sua classificação é baseada na forma e composição química das espículas. Os poríferos atuais são tradicionalmente atribuídos a três classes: Calcarea, Hexactinellida e Demospongiae (Figura 12.4). Os membros de Calcarea têm espículas tipicamente cristalinas de carbonato de cálcio com um, três ou quatro raios. Hexactinélidos são esponjas-de-vidro com espículas silicosas de seis raios, os quais são organizados em três planos

dispostos perpendicularmente entre si. Os membros de Demospongiae têm um esqueleto de espículas silicosas que se desenvolvem ao redor de um filamento axial, ou fibras de espongina, ou ambos. Um quarto clado, Homoscleromorpha, contém esponjas que não têm um esqueleto ou têm espículas silicosas sem um filamento axial.

Forma e função

As esponjas alimentam-se primariamente coletando partículas suspensas na água bombeada através de seu sistema interno de canais. A água entra por uma infinidade de minúsculos poros inalantes na camada externa de células, a **pinacoderme**. Poros inalantes, chamados **óstios dérmicos** (Figura 12.5), têm um diâmetro médio de 50 μm. Dentro do corpo, a água é direcionada a passar pelos coanócitos, onde as partículas alimentares são coletadas no colarinho dos coanócitos (Figura 12.2). O colarinho compreende muitas projeções digitiformes, chamadas de microvilosidades, espaçadas cerca de 0,1 μm umas das outras. O uso de colarinhos como um filtro é uma forma de **alimentação de suspensão**. Alguns podem ficar surpresos em descobrir que esponjas maiores podem filtrar até 1.500 ℓ de água por dia.

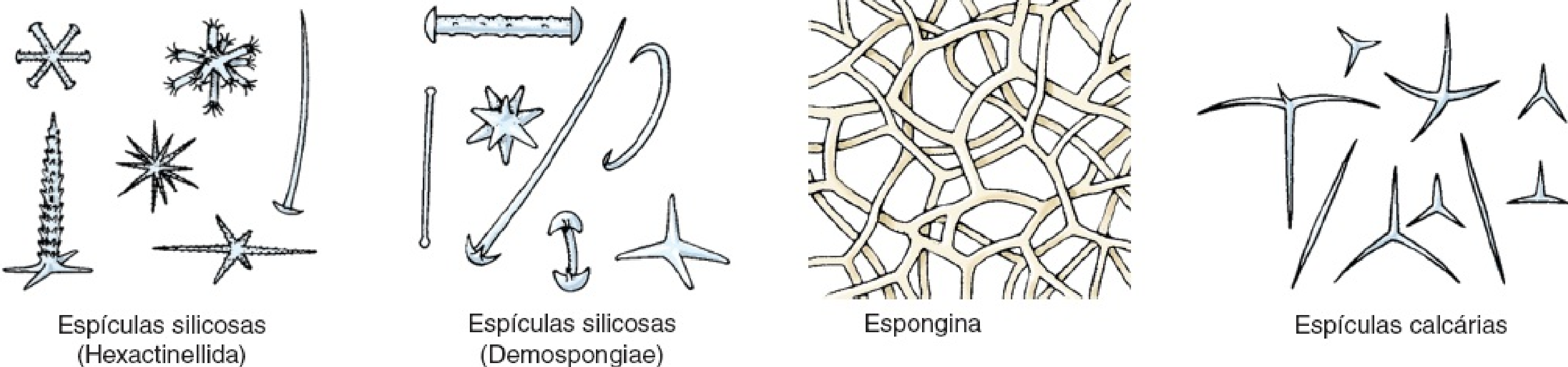


Figura 12.3 Formas diversas de espículas, muitas impressionantemente complexas e belas, sustentam o corpo da esponja. Fibras de espongina proveem a sustentação em algumas esponjas.

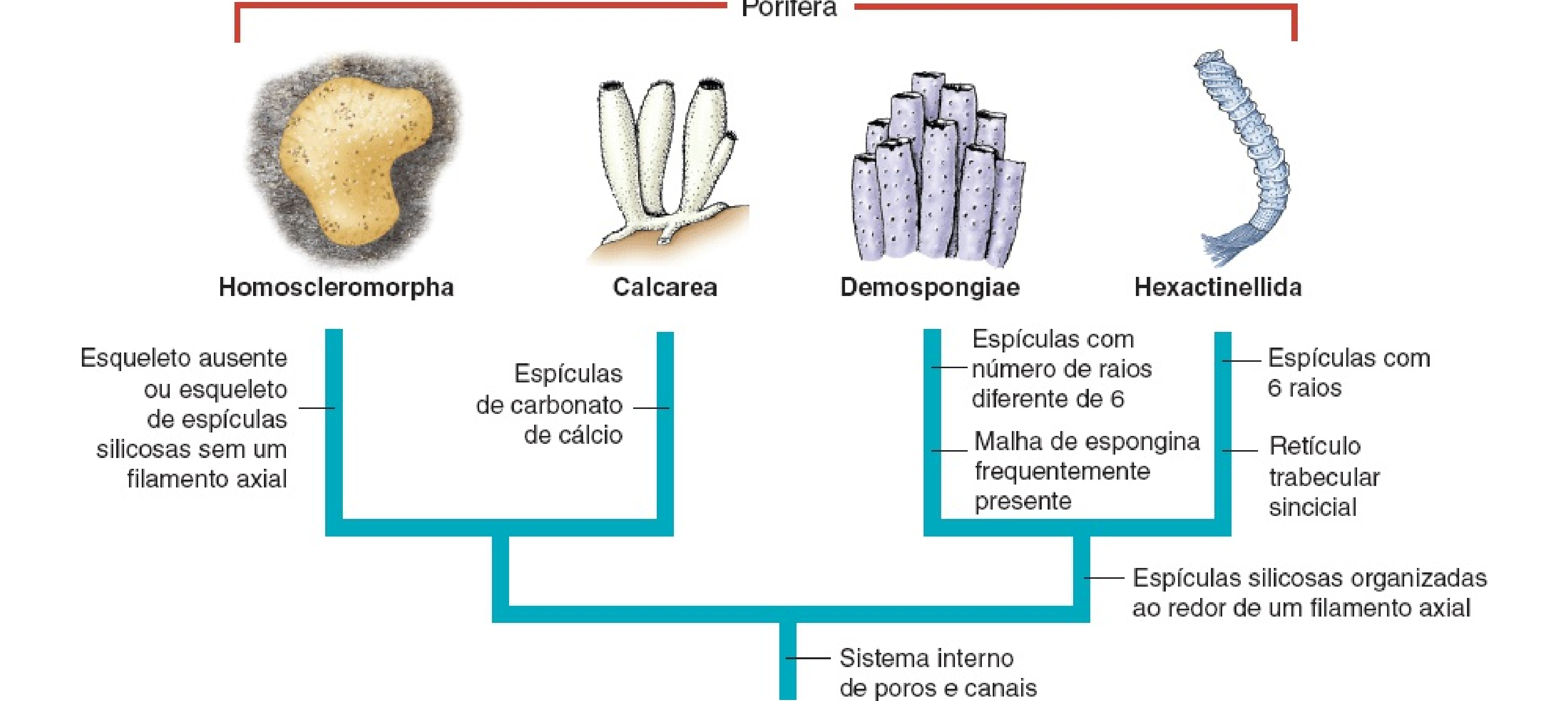


Figura 12.4 Cladograma esboçando as relações evolutivas entre as quatro classes de esponjas que contam com representantes atuais.

As esponjas consomem partículas alimentares com dimensões entre 0,1 e 50 μm (pedaços de detritos, organismos planctônicos e bactérias), de maneira não seletiva. As partículas menores, que somam cerca de 80% do carbono orgânico particulado, são capturadas nos coanócitos por **fagocitose** (ver Capítulo 3). Coanócitos podem capturar moléculas proteicas por **pinocitose** (ver Capítulo 3). Dois outros tipos celulares, **pinacócitos** e **arqueócitos**, têm um papel na alimentação da esponja (ver adiante). As esponjas também podem absorver da água os nutrientes dissolvidos.

A captura de alimentos depende do movimento da água através do corpo. Como o fluxo de água é controlado em um

animal com um corpo tão simples? Existem três projetos principais do corpo de uma esponja, diferindo quanto à posição dos coanócitos. No sistema mais simples, o **asconoide**, os coanócitos ficam em um grande compartimento chamado **espongiocele**; no sistema **siconoide**, os coanócitos revestem canais; e, no sistema **leuconoide**, os coanócitos ocupam câmaras claras (Figura 12.5). Esses três projetos mostram um aumento em complexidade e eficiência do sistema de bombeamento de água, mas eles não significam uma sequência evolutiva. O grado leuconoide de construção apresenta claro valor adaptativo, uma vez que tem a maior proporção de área com superfície flagelada por determinado volume de tecido celular, por isso atende eficientemente às demandas alimentares. Esse grado leuconoide evoluiu muitas vezes de modo independente nas esponjas.

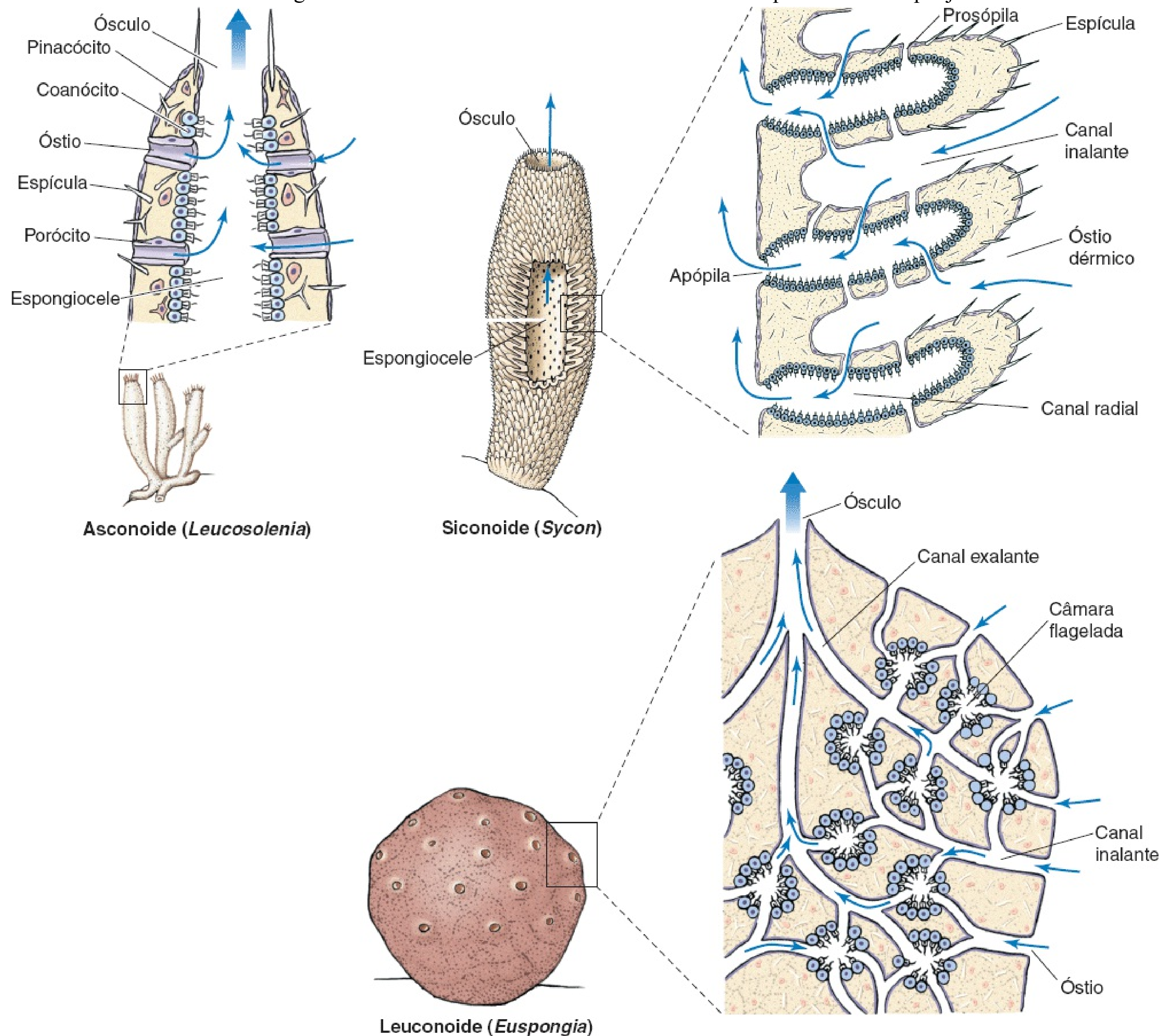


Figura 12.5 Três tipos de estrutura das esponjas. O grau de complexidade desde simples asconoide até o complexo tipo leuconoide envolveu principalmente os sistemas esqueléticos e de canais de água, acompanhados por um dobramento para fora e ramificações da camada de coanócitos. O tipo leuconoide é considerado o plano principal para as esponjas por permitir maior tamanho e eficiência na circulação d’água.

Tipos de sistemas de canais

Asconoides. As esponjas asconoides apresentam a organização mais simples. A esponja movimenta a água para dentro de seus microscópicos poros dérmicos por meio do batimento do grande número de flagelos dos coanócitos. Esses coanócitos

revestem a cavidade interna chamada espongiocele. Enquanto os coanócitos filtram a água e extraem partículas alimentares desta, a água utilizada é expelida por meio do único ósculo maior (Figura 12.5). Essa forma estrutural tem claras limitações porque os coanócitos revestem a espongiocele e só podem coletar o alimento da água diretamente adjacente à parede dessa espongiocele. Caso as espongioceles fossem grandes, a maior parte da água e alimentos em sua cavidade central posicionar-se-ia em um "espaço morto", inacessível aos coanócitos. Portanto, esponjas asconoides são pequenas e tubulares. Como um exemplo, examine *Leucosolenia* (Gr. *leukos*, branco, + *solen*, cano) em que indivíduos tubulares e afilados crescem em grupos, presos por um estolão comum, ou ramo, a objetos em águas marinhas rasas (Figura 12.5). *Clathrina* (L. *clathri*, treliça), outra asconoide, tem tubos entrelaçados de coloração amarela luminosa (Figura 12.6). As asconoides são encontradas apenas na classe Calcarea.

Siconoides. As esponjas siconoides se parecem com edições maiores das asconoides. Elas têm um corpo tubular e ósculo único, mas a parede do corpo, que é um revestimento de espongiocele, é mais espessa e mais complexa que aquela das asconoides. O revestimento foi dobrado em projeções para formar os canais forrados por coanócitos (Figura 12.5). O dobramento da parede do corpo em canais aumenta a área de superfície de parede e, assim, aumenta a área coberta por coanócitos. Os canais são de diâmetro pequeno, se comparados com a espongiocele das asconoides; então, a maior parte da água do canal é acessível aos coanócitos.

A água entra no corpo da siconoide através de óstios dérmicos que levam aos canais inalantes. A água então é filtrada por pequenas aberturas, ou **prosópilas**, para os **canais radiais** (Figura 12.7). Nos canais radiais, o alimento é ingerido pelos coanócitos. O batimento dos flagelos dos coanócitos força a água por poros internos, ou **apópilas**, para dentro da espongiocele. Note que a captura do alimento não ocorre na espongiocele da esponja siconoide, a qual é então revestida por células do tipo epitelial, em vez das células flageladas presentes nas asconoides. Depois de a água já utilizada chegar à espongiocele, ela sai do corpo por meio de um **ósculo**. Como um exemplo, examine a *Sycon* (Gr. *sykon*, figo) da Figura 12.5.



Figura 12.6 *Clathrina canariensis* (classe Calcarea) é comum nas cavernas e sob substratos nos recifes caribenhos.

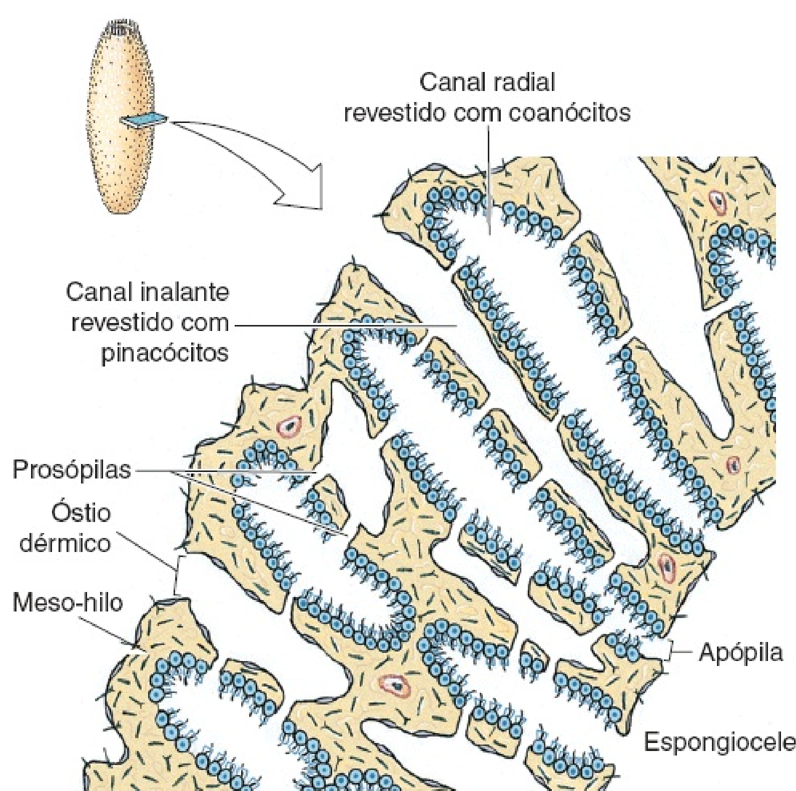


Figura 12.7 Corte transversal através da parede da esponja *Sycon*, mostrando os coanócitos em sistemas de canais dentro da parede. Note que os coanócitos não revestem a espongiocele.

Durante seu desenvolvimento, as esponjas siconoides passam por um estágio asconoide, seguindo então a formação dos canais flagelados por evaginação da parede de corpo. Esse padrão de desenvolvimento fornece evidências de que a condição siconoide das esponjas derivou de um ancestral com um plano corpóreo asconoide, mas a condição siconoide não é homóloga entre todas as esponjas que a apresentam. As siconoides ocorrem na classe Calcarea e em alguns membros da classe Hexactinellida.

Leuconoides. A organização leuconoide é a mais complexa dentre os tipos estruturais e permite um aumento no tamanho da esponja. No tipo leuconoide, a área de superfície das regiões com coanócitos e coletoras de alimento é enormemente aumentada; aqui, os coanócitos cobrem as paredes de pequenas câmaras onde eles efetivamente filtram toda a água presente (Figura 12.5). O corpo da esponja contém um enorme número dessas diminutas câmaras. Os agrupamentos de câmaras flageladas são preenchidos por canais inalantes e descartam a água nos canais exalantes que, finalmente, conduzem ao ósculo (Figura 12.8).

Uma esponja bombeia uma quantidade considerável de água. *Leuconia* (Gr. *leukos*, branco), por exemplo, é uma pequena esponja leuconoide com cerca de 10 cm de altura e 1 cm de diâmetro. É estimado que a água entre por 81.000 canais inalantes a uma velocidade de 0,1 cm/s em cada canal. Entretanto, como a água passa pelas câmaras flageladas, que contam com uma área de seção transversal maior que aquelas dos canais de entrada, o fluxo de água através das câmeras se reduz para 0,001 cm/s. Essa taxa de fluxo proporciona uma grande oportunidade de captura de alimentos pelos coanócitos. *Leuconia* tem mais de 2 milhões de câmaras flageladas nas quais ocorre a coleta de alimento.

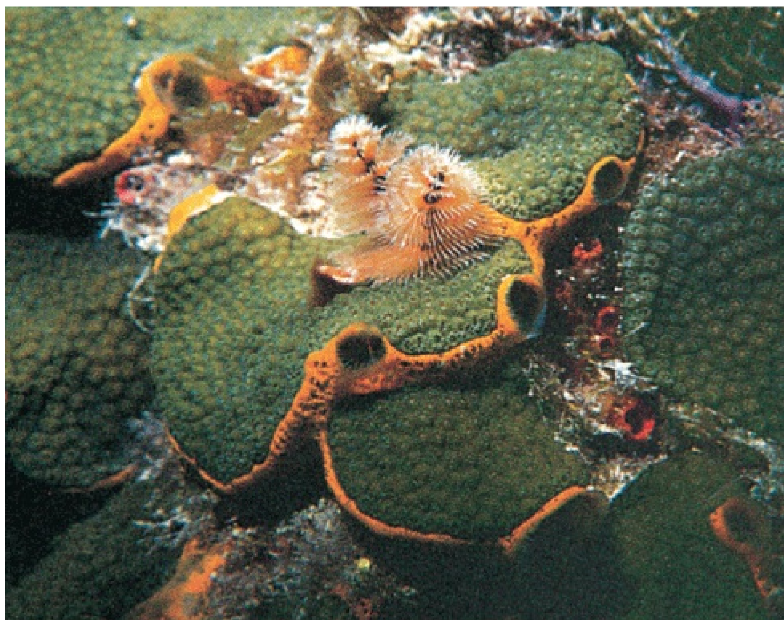


Figura 12.8 Essa esponja alaranjada, *Mycale laevis*, frequentemente cresce sob colônias discoides do coral pétreo *Montastrea annularis*. Os grandes ósculos do sistema leuconoide de canais são vistos na borda dos discos. Diferente de outras esponjas, *Mycale* não se enterra no esqueleto do coral e, na realidade, pode proteger o coral contra a invasão de espécies mais destrutivas. Radíolos róseos de *Spirobranchus giganteus* (filo Annelida, classe Polychaeta) também se projetam a partir da colônia do coral. Uma esponja avermelhada não identificada pode ser vista à direita do poliqueta.

Depois que o alimento é removido, a água utilizada é represada para formar uma corrente de saída. Essa corrente de saída, que contém o volume total da água que entrou na esponja por uma infinidade de canais inalantes, deixa a esponja por meio de um poro de saída cuja área de seção transversal é muitas vezes menor que a área total das seções transversais de todos os canais inalantes. O tamanho relativamente pequeno do poro de saída, junto com o grande volume de água utilizada, produz uma alta velocidade de saída. Em *Leuconia*, toda a água é expelida por um ósculo único à impressionante velocidade de 8,5 cm/s – uma força de jato capaz de levar água e dejetos longe o suficiente da esponja para evitar a refiltragem dessa água.

Algumas esponjas maiores podem filtrar 1.500 ℓ de água por dia, mas, diferentemente de *Leuconia*, a maioria das leuconoides forma grandes massas com ósculos numerosos (Figuras 12.5 e 12.8), de tal maneira que a água sai por muitos locais da esponja. A maioria das esponjas é do tipo leuconoide; corpos leuconoides também ocorrem na maioria das espécies dentro da classe Calcarea e são os tipos mais comuns nas outras classes.

Tipos de células no corpo da esponja

As células das esponjas estão organizadas de maneira frouxa em uma matriz gelatinosa extracelular denominada **meso-hilo**, ou **mesênquima** (Figura 12.9). O meso-hilo é o tecido conjuntivo das esponjas; nele se encontram várias fibrilas, elementos esqueléticos e células ameboides. A ausência de órgãos significa que todos os processos fundamentais devem ocorrer no nível de células individuais. A respiração e a excreção ocorrem por difusão em cada célula, e, nas esponjas de água doce, a água em excesso é expelida por vacúolos contráteis nos arqueócitos e coanócitos.

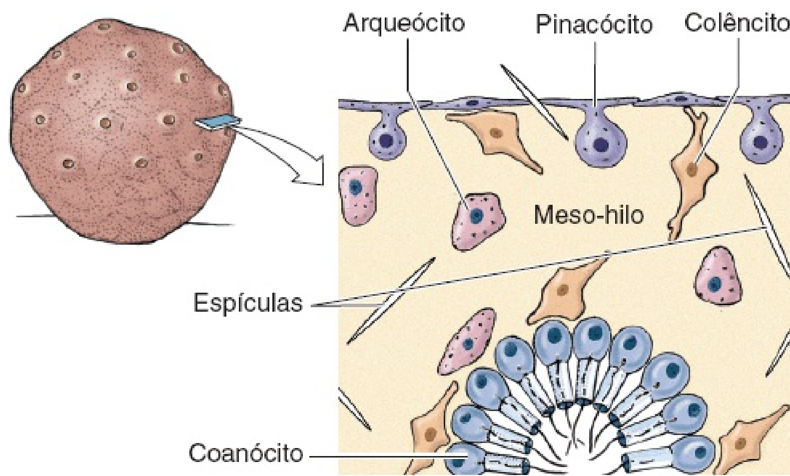


Figura 12.9 Pequeno corte através da parede de uma esponja, mostrando os tipos de células. Pinacócitos são protetores e contráteis; coanócitos criam correntes d'água e apreendem partículas alimentares; arqueócitos apresentam uma variedade de funções; colêncitos secretam colágeno.

As atividades visíveis e respostas nas esponjas, além da propulsão da água, são alterações na forma, contrações locais, contrações propagadas e fechamento e abertura de poros inalantes e exalantes. Poros inalantes podem fechar-se em resposta à presença de sedimento pesado na água ou outras condições que reduzem a eficiência da alimentação. A resposta mais comum é o fechamento do ósculo. Esses movimentos são muito lentos, mas o fato de que essas são respostas do corpo como um todo, em animais que não apresentam organização além do nível celular, é enigmático. Aparentemente, a excitação espalha-se de célula para célula por um mecanismo desconhecido; mecanismos sugeridos incluem estímulos mecânicos e moléculas de sinalização, possivelmente hormônios. A comunicação elétrica ao longo do tecido sincicial das esponjas hexactinélidas (ver adiante) já foi demonstrada, mas nada similar foi encontrado em esponjas celulares. Alguns zoólogos apontam a possibilidade de coordenação por meio de substâncias carreadas nas correntes de água, e outros pesquisadores tentaram, sem muito sucesso, demonstrar a presença de células nervosas. Embora células nervosas não tenham sido encontradas, ocorrem muitos outros tipos de células.

Coanócitos. Os coanócitos, que revestem os canais e câmaras flageladas, são células ovoides com uma extremidade embebida no meso-hilo e a outra exposta. Essa extremidade exposta apresenta um flagelo circundado por um colarinho (Figuras 12.9 e 12.10). O colarinho tem microvilosidades adjacentes, conectadas umas às outras por miofibrilas delicadas, formando um fino dispositivo de filtragem de partículas alimentares da água (Figura 12.10B). O batimento de um flagelo empurra a água através de um colarinho em forma de peneira, forçando-a a sair pela abertura superior desse colarinho. As partículas que são muito grandes para entrar no colarinho são aprisionadas em um muco secretado e deslizam na direção inferior do colarinho até sua base, onde elas serão fagocitadas pelo corpo da célula. Partículas ainda maiores já teriam sido excluídas pelos tamanhos diminutos dos poros dérmicos e das prosópilas. O alimento engolfado pelas células é passado para os arqueócitos vizinhos para a digestão. Portanto, a digestão é **intracelular** (ver Capítulo 32), e então não há nenhuma cavidade de aparelho digestivo extracelular. Os coanócitos também apresentam um papel na reprodução sexuada.

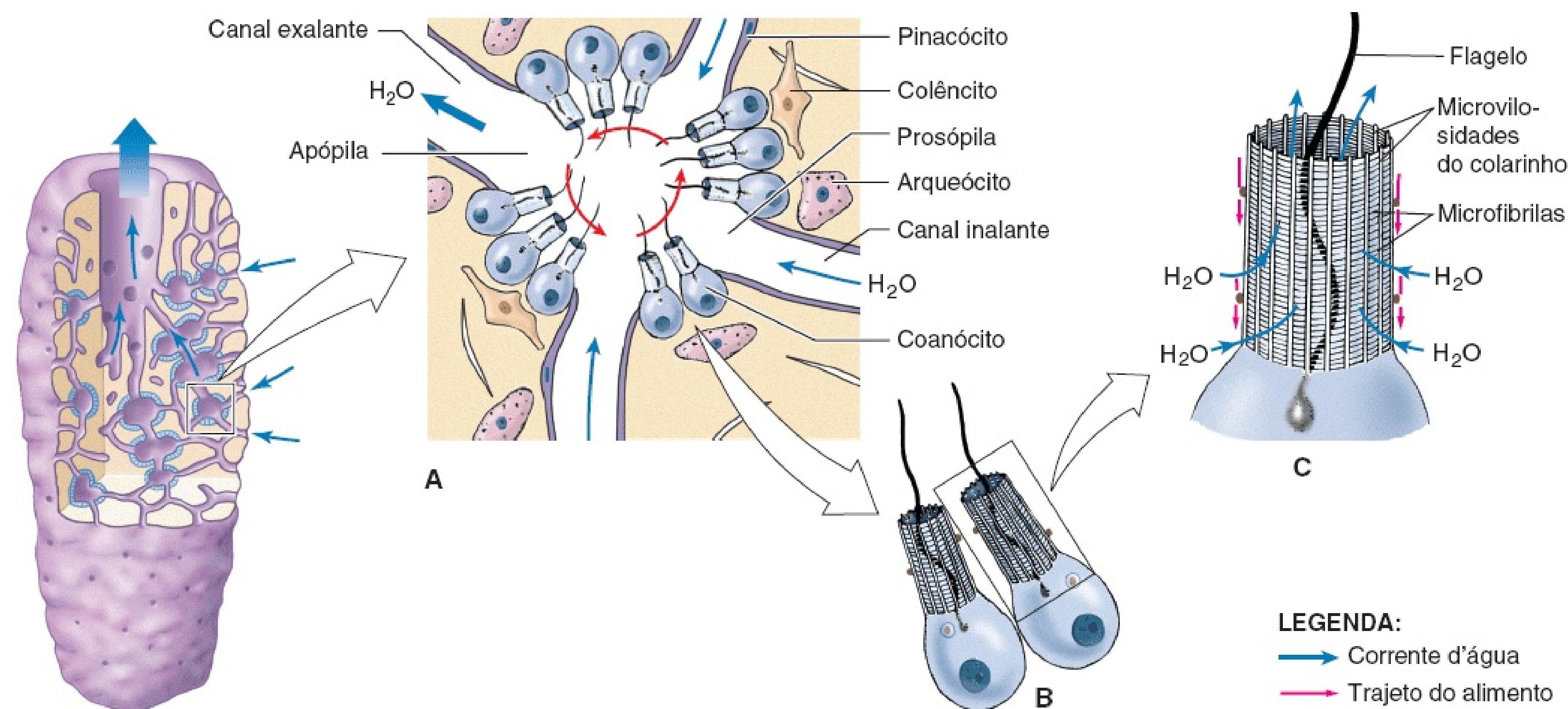


Figura 12.10 Captura de alimento por células da esponja. **A.** Corte em perspectiva dos canais da esponja, mostrando a estrutura celular e a direção da corrente d'água. **B.** Dois coanócitos. **C.** A estrutura dos colarinhos. Na parte **C**, as pequenas *setas vermelhas* indicam o movimento das partículas alimentares.

Arqueócitos. Os **arqueócitos** são células ameboides que se deslocam no meso-hilo (Figuras 12.9 e 12.10) e executam diversas funções. Eles podem fagocitar partículas na pinacoderme e receber partículas dos coanócitos para digestão. Os arqueócitos, aparentemente, podem diferenciar-se em qualquer um dos tipos celulares mais especializados de uma esponja. Alguns, chamados **esclerócitos**, secretam as espículas. Outros, chamados **espongiócitos**, secretam as fibras de espongina do esqueleto, e os **colêncitos** secretam o colágeno fibrilar (Capítulo 9). Os **lofócitos** secretam uma grande quantidade de colágeno, mas são distintos morfologicamente dos colêncitos.

Pinacócitos. A maior aproximação de um tecido verdadeiro que ocorre em esponjas é a organização das células do **pinacócito** da **pinacoderme** (Figuras 12.9 e 12.10). Um tecido verdadeiro é um agrupamento de células especializadas para uma função; um epitélio tecidual verdadeiro consiste em uma camada de células especializadas com junções intercelulares particulares apoiadas sobre uma membrana basal fibrosa. Os pinacócitos são células do tipo epitelial afiladas e achatadas, que cobrem a superfície exterior e parte das superfícies interiores de uma esponja. Algumas são em forma de T, com seus corpos celulares estendendo-se para dentro do meso-hilo. Uma camada de pinacócitos não constitui um epitélio porque uma membrana basal está ausente na maioria das esponjas. No entanto, uma lâmina basal ocorre de fato nas esponjas do grupo Homoscleromorpha, junto com um tipo distinto de colágeno encontrado em outros metazoários. As células da pinacoderme também têm uma variedade de junções intercelulares, fazendo a pinacoderme suficientemente especializada para ser chamada de tecido incipiente por alguns autores (ver quadro, Capítulo 9), e um epitélio tissular verdadeiro para outros.

Os pinacócitos podem ingerir partículas alimentares por fagocitose na superfície da esponja. Os pinacócitos são um pouco contráteis e auxiliam a regular a área de superfície de uma esponja. Alguns pinacócitos são modificados em **miócitos** contráteis, os quais estão geralmente organizados em bandas circulares ao redor dos ósculos ou poros, onde eles auxiliam a regular a taxa de entrada de água.

Independência celular | Regeneração e embriogênese somática

As esponjas têm uma extraordinária habilidade para reparar suas lesões e restabelecer as partes perdidas, em um processo chamado regeneração. A regeneração não implica uma reorganização de todo o animal, mas apenas das partes feridas. No entanto, uma reorganização completa da estrutura e função das células participantes ou partes do tecido de fato ocorre na embriogênese somática. Se uma esponja é cortada em pequenos fragmentos, ou se as células são inteiramente dissociadas e se permite que se agrupem em pequenas porções ou agregados, novas esponjas inteiras podem se desenvolver desses fragmentos ou agregados de células. Esse processo tem sido denominado de **embriogênese somática**. A embriogênese somática envolve

uma completa reorganização da estrutura e funções das células participantes ou partes de tecido. Isoladas da influência das células que se juntam, elas podem expressar seu potencial de mudança na forma ou função enquanto se desenvolvem em um novo organismo.

Uma grande quantidade de trabalhos experimentais foi realizada nesse campo. O processo de reorganização parece diferir nas esponjas de complexidades diferentes. Existe ainda alguma controvérsia a respeito de que mecanismos causam a adesão das células e o papel que cada tipo de célula apresenta no processo de formação.

A regeneração que se segue à fragmentação é um dos modos de reprodução assexuada: na fragmentação, uma esponja divide-se em partes que são cada uma capaz de formar uma nova esponja (ver Capítulo 7). A reprodução assexuada pode também ocorrer por formação de brotos. Os **brotos externos**, depois de atingirem um certo tamanho, podem destacar-se da esponja parental e flutuar ao léu para formar novas esponjas, ou podem persistir junto da esponja parental e formar colônias. Os **brotos internos**, ou **gêmulas** (Figura 12.11), são formados nas esponjas de água doce e em algumas esponjas marinhas. Nesses, os arqueócitos juntam-se no meso-hilo e são envoltos por uma camada enrijecida de espongina incorporada com espículas silicosas. Quando a esponja parental morre, as gêmulas sobrevivem e persistem dormentes, preservando a espécie durante os períodos de congelamento ou secas graves. Posteriormente, as células nas gêmulas saem por aberturas especiais, as **micrópilas**, e se desenvolvem em novas esponjas. A gemulação nas esponjas de água doce (Spongillidae) é, portanto, uma adaptação às mudanças sazonais. As gêmulas são também um meio de colonizar novos *habitats*, desde que elas se espalhem por rios ou sejam carregadas por animais. O que evitaria que as gêmulas eclodissem durante sua estação de formação em vez de se manterem dormentes? Algumas espécies secretam uma substância que inibe a germinação precoce das gêmulas, e estas não germinam enquanto mantidas dentro do corpo da esponja parental. Outras espécies sofrem maturação em baixas temperaturas (como no inverno) antes de germinarem. As gêmulas de esponjas marinhas também parecem ser uma adaptação para atravessar o frio do inverno; elas são a única maneira pela qual *Haliclona loosanoffi* consegue sobreviver durante os períodos frios do ano nas regiões mais ao norte de sua área de distribuição.

Reprodução sexuada

Na **reprodução sexuada**, a maioria das esponjas é **monoica** (há células sexuais femininas e masculinas em um único indivíduo). Algumas vezes, os espermatozoides surgem da transformação dos coanócitos. Nas Calcarea e, pelo menos, em algumas Demospongiae, os oócitos também se desenvolvem de coanócitos; em outras Demospongiae, os gametas aparentemente são derivados dos arqueócitos. A maioria das esponjas é vivípara; depois da fertilização, o zigoto é retido e recebe nutrientes da esponja parental até que uma larva ciliada seja liberada. Nessas esponjas, os espermatozoides são liberados na água por um indivíduo e são capturados pelo sistema de canal de um outro indivíduo. Os coanócitos deste último indivíduo fagocitam o espermatozoide; então os coanócitos transformam-se em células portadoras, as quais levam o espermatozoide através do meso-hilo até os oócitos. Outras esponjas são ovíparas e tanto os oócitos como os espermatozoides são expelidos na água ao redor. A larva livre-nadante da maioria das esponjas é uma **parenquímula** de corpo sólido (Figura 12.12A), embora existam seis outros tipos larvais, e algumas esponjas apresentam desenvolvimento direto. As células flageladas da parenquímula, dirigidas para o exterior, migram para o interior quando a larva assenta e se tornam os coanócitos nas câmaras flageladas.

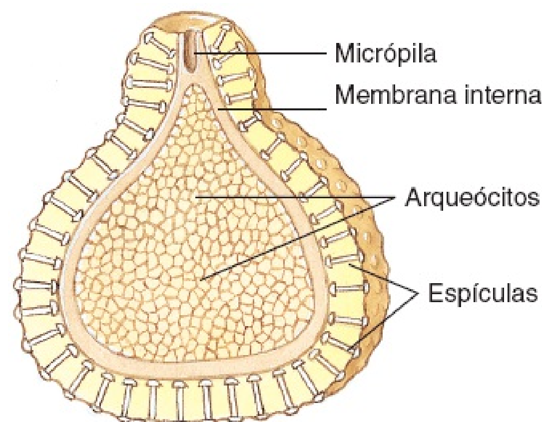


Figura 12.11 Corte através de uma gêmula de uma esponja de água doce (Spongillidae). As gêmulas são um mecanismo de sobrevivência às condições adversas do inverno. Com o retorno das condições favoráveis, os

arqueócitos saem através da micrópila para formar uma nova esponja. Os arqueócitos da gêmula dão origem a todos os tipos de células da estrutura da nova esponja.

Classificação do filo Porifera

Classe Calcarea (L. *calcis*, calcário) (**Calcispongiae**). Apresenta espículas de carbonato de cálcio que, frequentemente, formam uma franja ao redor do ósculo (saída principal de água); espículas aculeiformes ou com três ou quatro raios; todos os três tipos de sistemas de canais (asconoide, siconoide, leuconoide) estão representados; todas marinhas. Exemplos: *Sycon*, *Leucosolenia*, *Clathrina*.

Classe Hexactinellida (Gr. *hex*, seis, + *aktis*, raio, + L. *-ellus*, sufixo diminutivo) (**Hyalospongiae**). Apresenta espículas silicosas de seis raios que se estendem em ângulos retos de um ponto central; espículas frequentemente unidas formando uma malha; corpo frequentemente cilíndrico ou em forma de funil; câmaras flageladas em arranjo siconoide simples ou leuconoide; maioria com *habitat* de águas profundas; todas marinhas. Exemplos: a cesta-de-vênus (*Euplectella*), *Hyalonema*.

Classe Demospongiae (Gr. *demos*, povo, + *spongos*, esponja). Apresenta espículas silicosas que não têm seis raios, ou espongina, ou ambos; sistema de canais do tipo leuconoide; uma família encontrada em água doce; todas as outras marinhas. Exemplos: *Amphimedon*, *Cliona*, *Spongilla*, *Myenia*, *Poterion*, *Callyspongia* e todas as esponjas-de-banho.

Classe Homoscleromorpha (Gr. *homos*, igual, + *skleros*, duro, + *morphe*, forma). Previamente considerado como um subgrupo de Demospongiae; espículas podem estar ausentes como em *Oscarella*; se presentes, as espículas são pequenas, simples em relação à sua forma, e não se formam ao redor de um filamento axial; pinacoderme com uma clara membrana basal. Exemplos: *Oscarella*, *Corticium*.

As Calcarea e algumas poucas Demospongiae têm um padrão de desenvolvimento muito estranho. Uma blástula oca, denominada estomoblástula (Figura 12.12B), desenvolve-se, com as células flageladas dirigidas para o interior. A blástula então se *invagina* (**inversão**), com as extremidades flageladas das células tornando-se dirigidas para o exterior! As células flageladas (**micrômeros**) da larva anfiblástula estão na extremidade anterior, e as células maiores não flageladas (**macrômeros**) estão na extremidade posterior. Em contraste com outros embriões de metazoários, os micrômeros invaginam e são rodeados pelos macrômeros na metamorfose durante o assentamento. Os micrômeros flagelados tornam-se os coanócitos, arqueócitos e colêncitos da nova esponja, e as células não flageladas dão origem à pinacoderme e aos esclerócitos.

Classe Calcarea (Calcispongiae)

As Calcarea (também conhecidas por Calcispongiae) são esponjas calcárias, assim denominadas porque suas espículas são compostas de carbonato de cálcio. As espículas são retilíneas (monáxonas) ou têm três ou quatro raios. Essas esponjas tendem a ser pequenas – 10 cm ou menos em altura – e tubulares ou vasiformes. Elas podem ser asconoides, siconoides ou leuconoides em sua estrutura. Embora muitas sejam de coloração pardacenta, algumas são de coloração amarela, vermelha, verde ou lilás brilhante. *Leucosolenia* e *Sycon* (frequentemente chamada *Scypha* ou *Grantia* por companhias de suprimentos biológicos) são formas marinhas de águas rasas frequentemente estudadas em laboratório (Figura 12.5). *Leucosolenia* é uma esponja asconoide pequena que cresce em colônias ramificadas, geralmente surgindo de uma malha de tubos estoloniformes horizontais (Figura 12.13). *Clathrina* é uma esponja pequena com os tubos entrelaçados (ver Figura 12.6). *Sycon* é uma esponja solitária que pode viver assim solitariamente ou formar agrupamentos por brotamento. Esse animal vasiforme tipicamente siconoide varia de 1 a 3 cm em comprimento, com uma franja de espículas retilíneas ao redor do ósculo para desencorajar que pequenos animais entrem.

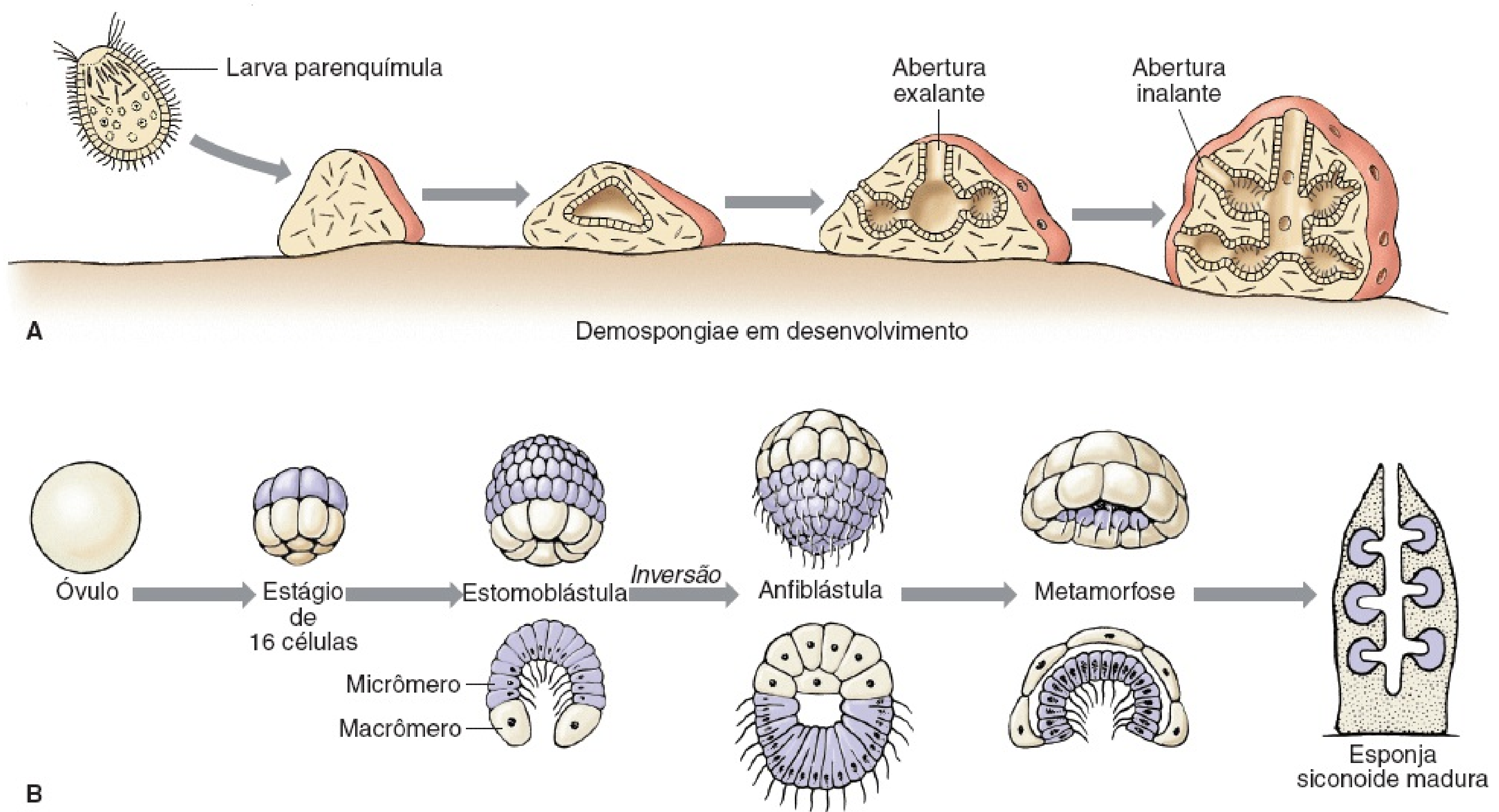
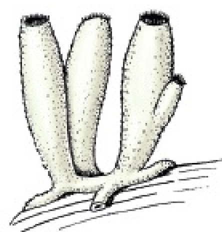


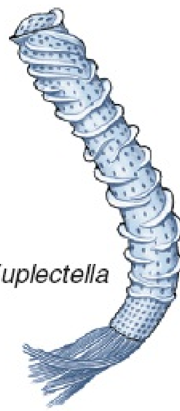
Figura 12.12 A. Desenvolvimento de Demospongiae. **B.** Desenvolvimento da esponja calcária siconoide *Sycon*.

Classe Hexactinellida (Hyalospongiae) | Esponjas-de-vidro

As esponjas-de-vidro constituem a classe Hexactinellida (ou Hyalospongiae). Quase todas são formas de mar profundo que são coletadas por dragagem. A maioria é radialmente simétrica, com corpos em forma de vaso ou funil, geralmente fixas a um substrato por bases de espículas da raiz (Figura 12.13, *Euplectella*) (N.L. do Gr. *euplektos*, bem entrançado). Elas variam em tamanho desde 7,5 cm a mais de 1,3 m em comprimento. Suas características distintivas incluem um esqueleto de espículas silicosas de seis raios que estão geralmente fundidas em uma malha, formando uma estrutura semelhante a vidro.

A estrutura de seu tecido, sincicial, difere nitidamente daquelas das outras esponjas – existem muitos núcleos dentro de uma única célula muito grande. Os sincícios são produzidos pela fusão de muitas células, ou por divisões repetidas do núcleo celular sem a divisão do citoplasma da célula. O corpo da esponja Hexactinellida é composto por um único tecido sincicial contínuo denominado **retículo trabecular**. Uma esponja-de-vidro de 1 m de diâmetro constitui o maior sincício registrado pelo reino animal.







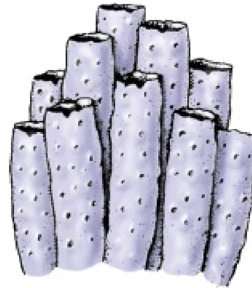


Figura 12.13 Algumas formas corpóreas de esponjas. *Leucosolenia* é incluída em Calcarea. *Euplectella* é uma Hexactinellida, *Poterion* e *Callyspongia* são membros de Demospongiae.

O retículo trabecular tem duas camadas e pode ser laminar ou tubular. Entre as camadas das lâminas, ou dentro dos tubos, há um meso-hilo de colágeno fino no qual as células, como arqueócitos ou coanoblastos, ocorrem (Figura 12.14). Os coanoblastos e outras células estão conectados uns aos outros, assim como ao retículo trabecular, por pontes citoplasmáticas. Os coanoblastos são células incomuns que apresentam duas ou mais expansões flageladas chamadas **corpos em colarinho**. O flagelo de um corpo do colarinho bate para direcionar a corrente de água na mesma direção que faria um coanócito.

Uma associação de corpos do colarinho forma a câmara flagelada. Nesta, o retículo trabecular ramifica-se para se tornar duas lâminas distintas: um retículo primário e um retículo secundário fino que não apresenta meso-hilo. As duas camadas fazem um sanduíche ao redor do centro do corpo do colarinho (Figura 12.14). Os corpos dos colarinhos estendem-se entre as aberturas de ambas as camadas, mas as aberturas envolvem os corpos de colarinho apertadamente. Existe um espaço entre as duas camadas. Para capturar comida, a água inalada é direcionada ao retículo primário, onde poros a levam para dentro do espaço entre as camadas reticulares primária e secundária. A água que entra nesse espaço deve sair por movimentação através da malha de microvilosidades dos corpos do colarinho; a água não pode ir a qualquer outro local por causa da presença do retículo secundário. As partículas alimentares capturadas nas microvilosidades são compartilhadas em todo o sincício.

A natureza sincicial destas esponjas pouco usuais pode sugerir uma origem sincicial para os metazoários, mas os detalhes sobre seu desenvolvimento refutam esta ideia. O tecido do retículo é formado após uma clivagem embrionária típica e a formação de uma blástula. Seguindo-se o estágio de clivagem de 32 células, novas células permanecem conectadas por meio de pontes citoplasmáticas, e o sincício é formado pela combinação de fusão celular e envelopamento. Portanto, o animal é inicialmente celular.

A malha de espículas em forma de treliça encontrada em muitas esponjas-de-vidro é de beleza primorosa, como a de *Euplectella*, ou cesta-de-flor-de-vênus (Figura 12.13), um exemplo clássico de Hexactinellida.

Classe Demospongiae

Esse grupo contém 95% das espécies de esponjas atuais e inclui a maioria das esponjas maiores. As espículas são silicosas, mas não no formato de seis raios. As espículas podem estar ligadas umas às outras por espongina ou estar ausentes. As esponjas chamadas de esponjas-de-banho, *Spongia* e *Hippospongia*, pertencem ao grupo denominado esponjas córneas. Todos os membros da classe são leuconoides e marinhos, exceto pelos membros de água doce da família Spongillidae.

As Demospongiae marinhas são bastante variadas e podem ser impressionantes em cor e forma (Figura 12.15). Algumas são incrustantes, algumas são altas e digitiformes, algumas são baixas e esparramadas pelo substrato, algumas perfuram

conchas e algumas apresentam forma de leque, vasos, almofadas, bolas (Figura 12.15). Esponjas globosas podem crescer até vários metros em diâmetro.

As esponjas de água doce estão distribuídas amplamente em lagoas e riachos bem oxigenados, onde elas incrustam talos de plantas e pedaços envelhecidos de madeira submersa. Elas podem assemelhar-se um pouco a uma lâmina enrugada, apresentar-se perfuradas com poros e ter coloração acastanhada ou esverdeada. Os gêneros comuns são *Spongilla* (L. *spongia*, do Gr. *spongos*, esponja) e *Myenia*. As esponjas de água doce são muito comuns no alto verão, embora algumas sejam encontradas mais facilmente no outono. Elas também se reproduzem sexuadamente, mas os genótipos existentes podem reaparecer anualmente de gêmulas. Elas morrem e se desintegram no fim do outono, formando gêmulas para sobreviver no inverno e produzir a população do próximo ano.

Prosópila
Membrana dérmica
Óstio
Câmaras flageladas
Sifão exalante
Apópila
Retículo trabecular
Retículo secundário
Retículo primário
Retículo trabecular
Coanoblasto
Meso-hilo
H_2O
Espaço inalante
Corpos do colarinho
Núcleo do retículo trabecular
Prosópila

Figura 12.14 Diagrama de parte de uma câmara flagelada em uma esponja Hexactinellida. Os retículos primário e secundário são ramos do retículo trabecular, que é sincicial. Os corpos celulares dos coanoblastos e seus processos surgem do retículo primário e estão embebidos em um meso-hilo fino composto de colágeno. Os processos dos coanoblastos terminam nos corpos do colarinho, e os colarinhos estendem-se através do retículo secundário. A ação flagelar impele a água (*setas*) a ser filtrada através da malha de microvilosidades do colarinho (Figura 12.10).

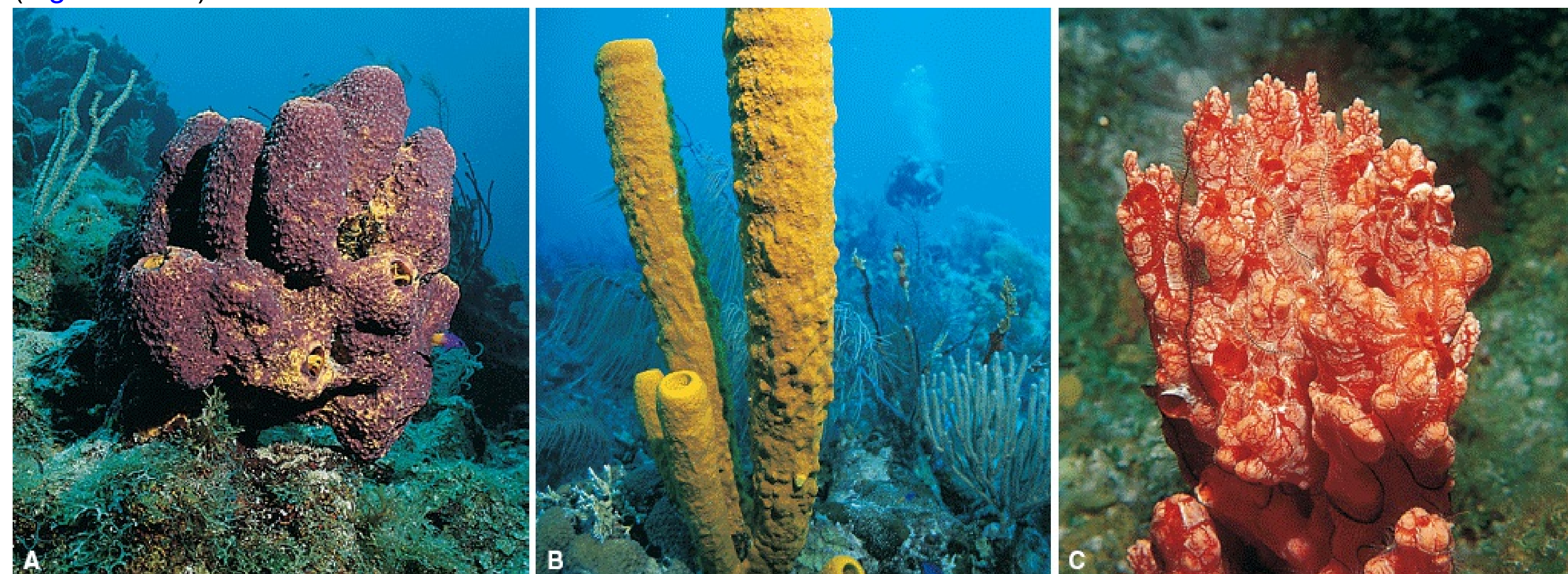


Figura 12.15 Demospongiae marinhas nos recifes de corais do Caribe. **A.** *Pseudoqueratina crassa* é uma

esponja colorida que cresce em profundidades moderadas. **B.** *Aplysina fistularis* é alta e tubular. **C.** *Monanchora unguifera* com o ofiuroide comensal, *Ophiothrix suensoni* (filo Echinodermata, classe Ophiuroidea).

Classe Homoscleromorpha

Os homoscleromorfos são esponjas marinhas existentes em muitas cores diferentes, mas, vivem em *habitats* crípticos, e assim não são percebidas com frequência. Apesar de serem comuns em *habitats* costeiros, são encontrados em águas profundas. As esponjas dessa classe eram originalmente consideradas como pertencendo à classe Demospongiae, mas foram separadas por possuírem características únicas, como uma camada pinacoderme com uma membrana basal verdadeira ou MEC (ver anteriormente). As células dessa camada também diferem das células de outras esponjas, pois elas se unem umas às outras com junções celulares de aderência. Assim, a pinacoderme é de fato um tecido neste grupo. A classe divide-se em dois clados, um cujos membros não apresentam qualquer espícula e outro com espículas que não se formam ao redor de um filamento longitudinal central (axial). Os gêneros representantes são: *Plakina, Oscarella* e *Corticium.*

Filogenia e diversificação adaptativa

Filogenia

As esponjas originaram-se antes do período Cambriano. Dois grupos de organismos calcários espongiformes ocuparam desde cedo os recifes paleozoicos. O período Devoniano viu o rápido desenvolvimento de muitas esponjas-de-vidro. As esponjas são o táxon-irmão de um grupo composto por todos os outros filos de animais, como mostrado no cladograma na contracapa. As estruturas corporais simples da maioria das esponjas, além das da classe Hexactinellida, poderiam sugerir que as esponjas compartilhariam algumas características com outros animais, mas esse não é o caso. Para formar um corpo multicelular, as células devem aderir umas às outras de maneira estável. As proteínas usadas na adesão celular e na sinalização celular em esponjas são homólogas àquelas em outros animais; na verdade, muitas delas estão presentes nos coanoflagelados, evoluindo antes do ancestral comum de outros animais. O epitélio animal é uma estrutura única em que as células aderem umas às outras em uma camada única ligada a uma membrana basal que contém colágeno tipo IV. As junções de aderência, nas quais as moléculas de caderina funcionam como adesivos,[2] conectam as células umas às outras em um epitélio. Presumia-se que as esponjas não possuíssem um epitélio verdadeiro até que os homoscleromorfos foram analisados detalhadamente. Sabemos que os epitélios estão presentes em pelo menos algumas esponjas e são elaborados em outros animais. O desenvolvimento das esponjas inclui o estágio animal característico de blástula, e algumas esponjas na verdade desenvolvem-se até o estágio de gástrula de duas camadas antes da reorganização de seus corpos em adultos assimétricos. É possível que o estilo de vida séssil dessas esponjas tenha favorecido um corpo simples de aparência enganosa na maioria das espécies e que um olhar mais atento para as esponjas revelaria mais características típicas dos animais.

Os estudos filogenéticos[3] usando dados da sequência das subunidades grande e pequena do RNAr e a proteinoquinase C indicam que as esponjas com espículas calcárias, da classe Calcarea, pertencem a um clado separado daquelas com espículas feitas de sílica nas classes Demospongiae e Hexactinellida. Duas posições potenciais emergem para as esponjas calcárias: em uma, as esponjas calcárias são táxon-irmão do clado das esponjas silicosas, como observamos na Figura 12.4, e, na outra, o filo Porifera é parafilético porque as “esponjas” calcárias são mais proximamente aparentadas a outros táxons de animais do que com as esponjas silicosas.

Diversificação adaptativa

Os Porifera constituem um grupo de grande sucesso que inclui vários milhares de espécies e uma grande variedade de formas marinhas e de água doce. Sua diversificação centra-se amplamente em seu singular sistema de corrente de água e em seus vários graus de complexidade. No entanto, dentre as Demospongiae silicosas, uma nova estratégia alimentar evoluiu para uma família de esponjas que habitam cavernas submarinas profundas, localizadas em águas com poucos nutrientes. Essas esponjas de águas profundas têm uma cobertura fina de pequenas espículas em forma de gancho sobre seus corpos altamente ramificados. A camada de espículas faz um emaranhado com os apêndices de pequenos crustáceos que nadam próximo à superfície da esponja. Posteriormente, os filamentos do corpo da esponja crescem sobre a presa, envelopando-a e digerindo-a. Essas esponjas são carnívoras, não comedoras de suspensão, embora algumas delas possam potencializar suas dietas com nutrientes obtidos de bactérias simbióticas metanotróficas. A presença de espículas silicosas típicas claramente identifica esses animais como esponjas, mas elas não têm coanócitos e canais internos.

Sem dúvida, a perda de coanócitos nessas espécies dificulta aos alunos aprender a identificar as esponjas, mas os estudantes de evolução são fascinados por esse fato. O caminho complicado tomado por um ramo da linhagem das esponjas ilustra claramente a natureza não direcional da evolução. Para colonizar um *habitat* tão pobre em nutrientes, os ancestrais desse grupo inicialmente devem ter tido pelo menos um sistema de alimentação alternativo em vigor, seja carnivoria ou quimioautotrofia. Presumivelmente, depois que o método alternativo de captura de alimento estava em uso, os coanócitos e canais internos já não eram mais formados. Se houvesse mais modificações corpóreas nessa linhagem, poderíamos eventualmente não reconhecer seus descendentes como esponjas. Imagine como a linhagem se pareceria se as espículas fossem perdidas em favor de uma dependência maior de simbiontes bacterianos, e você vai começar a entender por que, às vezes, é difícil traçar a evolução morfológica ou identificar os parentes mais próximos de certos animais.

Na verdade, a descoberta de esponjas-harpa de águas profundas, *Chondrocladia lyra* (Figura 12.16), mostra a morfologia impressionante de uma esponja predatória. Esse animal possui várias palhetas, cada um delas com estolhos basais de aproximadamente 40 cm de comprimento, ancoradas por rizoides. Acima dos estolhos, estendem-se ramos verticais com cerca de 20 cm. Pequenas presas, normalmente copépodes (ver Capítulo 20), são capturadas em seus ramos e ingeridas por fagocitose. Esferas terminais em cada ramo contêm espermatóforos; e óvulos ficam suspensos na metade superior dos ramos. A forma dos corpos varia de pediculado e esférico a ramificado nas outras 36 espécies desse gênero.

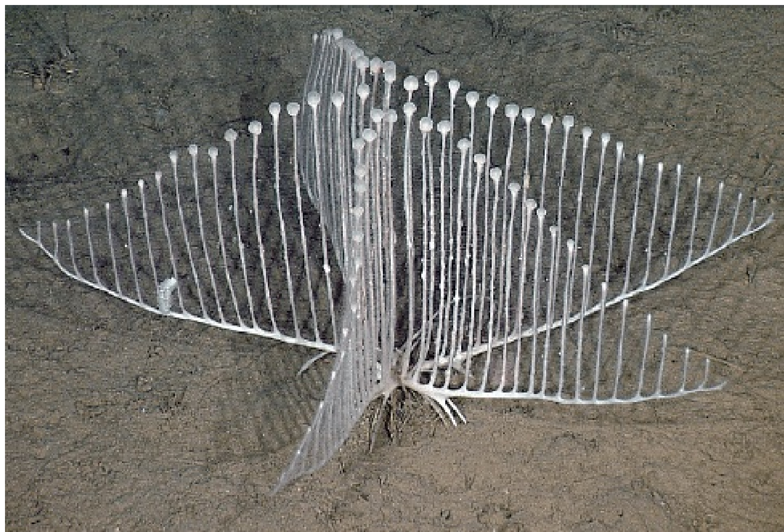


Figura 12.16 A esponja carnívora, *Chondrocladia lyra,* é normalmente chamada de “esponja-harpa”. Ela habita a costa da Califórnia em profundidades abaixo de 3.500 metros, onde foi descoberta em 2012 por pesquisadores usando robôs submarinos operados pelo Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI). Imagem: © 2012 MBARI.

FILO PLACOZOA

O filo Placozoa (Gr. *plax, plakos*, tablete, placa, + *zōon*, animal) foi proposto em 1971 por K. G. Grell para conter uma única espécie, *Trichoplax adhaerens* (Figura 12.17A), uma minúscula (2 a 3 mm) forma marinha. O corpo é achatado e não tem simetria, órgãos, sistemas muscular ou nervoso. Ele também não apresenta uma lâmina basal sob a epiderme e uma matriz extracelular (MEC), duas características que foram consideradas marcas dos animais. Entretanto, seu genoma contém muitos genes que codificariam potencialmente as proteínas da MEC. O corpo de um placozoário é composto por um epitélio dorsal de células de revestimento e esferas brilhantes, um epitélio ventral espesso, o qual contém células monociliadas (células cilíndricas) e células glandulares aciliadas (Figura 12.17B). O espaço entre os epitélios contém células fibrosas multinucleadas contráteis. Existem quatro tipos celulares que se distinguem morfologicamente, mas estudos de expressão gênica sugerem a presença de um quinto tipo.

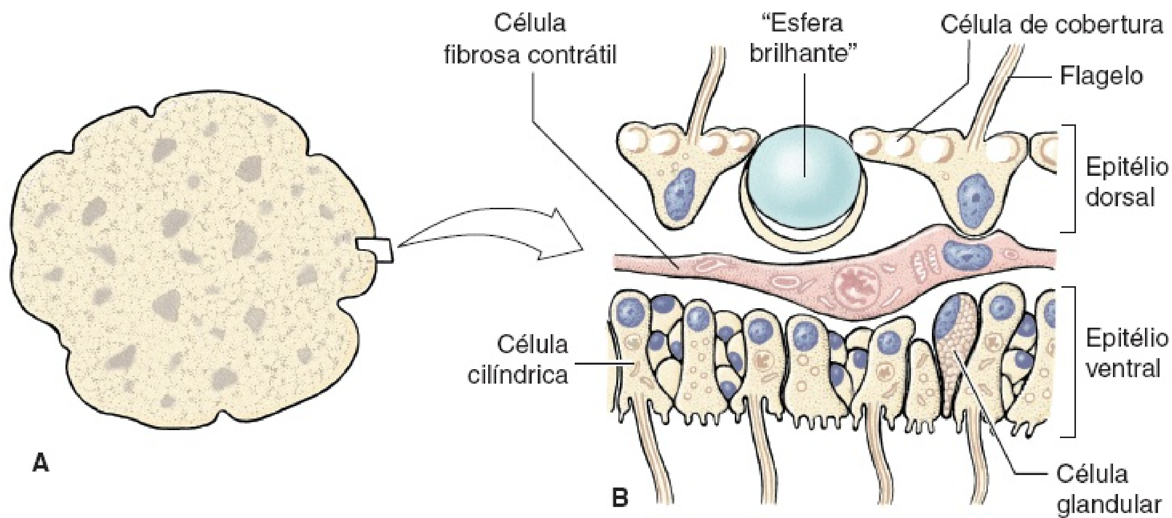


Figura 12.17 A. *Trichoplax adhaerens* é um animal marinho discoide de apenas 2 a 3 mm de diâmetro. **B.** Corte através de *Trichoplax adhaerens*, mostrando sua estrutura histológica.

Os placozoários deslizam sobre seu alimento, secretando enzimas digestivas sobre este e, então, absorvem seus produtos. No laboratório, eles se alimentam de matéria orgânica e pequenas algas.

O ciclo de vida dos placozoários não é completamente conhecido. Eles se dividem assexuadamente e produzem estágios "propagadores" por brotamento. Embora a reprodução sexuada não tenha sido observada, ocorrem ovos em animais de laboratório. Estudos genéticos de placozoários do mundo todo mostram que há oito linhagens distintas que são equivalentes a espécies, embora estas não possam ser distinguidas morfologicamente. A reprodução sexuada foi inferida a partir de evidências moleculares de diversidade genética dentro de um clado.

Grell considerou *Trichoplax* como diploblástico (ver Capítulo 9), com um epitélio dorsal representando um ectoderma e o epitélio ventral representando um endoderma devido à sua função nutritiva. Estudos de expressão gênica suportam essas homologias. A origem da camada fibrosa mediana encontra-se atualmente em estudo. À medida que esse grupo se torna melhor compreendido, a ordem de ramificação para os Placozoa e os dois filos diploblásticos (ver Capítulo 13) poderá ser esclarecida em breve. Atualmente, consideramos o aparecimento dos ramos dos placozoários, cnidários e ctenóforos como uma politomia (ver cladograma na contracapa).

Resumo

As esponjas (filo Porifera) são um grupo marinho abundante com uns poucos representantes de água doce. Elas contêm várias células especializadas, mas estas não formam órgãos. Elas dependem do batimento flagelar de seus coanócitos para fazer circular a água através de seus corpos e, assim, poderem elas capturar seu alimento e realizar suas trocas gasosas. Elas são sustentadas por esqueletos secretados de colágeno fibrilar, colágeno na forma de grandes fibras ou filamentos (espongina), espículas calcárias ou silicosas, ou uma combinação de espículas e espongina na maioria das espécies.

As esponjas reproduzem-se assexuadamente por brotamento, fragmentação e gêmulas (brotos internos). A maioria das esponjas é monoica, mas produz espermatozoides e oócitos em épocas diferentes. A embriogênese é incomum, com a migração das células flageladas da superfície para o interior (parenquímula) ou a produção de uma larva anfiblástula com a inversão e crescimento dos macrômeros sobre os micrômeros. As esponjas têm grande capacidade regenerativa.

As esponjas constituem um grupo antigo, parecendo ser filogeneticamente remotas dos outros metazoários, mas evidências moleculares sugerem que elas sejam o grupo-irmão de todos os Eumetazoa. Sua diversificação adaptativa está centrada na elaboração dos sistemas filtradores e de circulação de água, exceto por uma família de esponjas em que a alimentação por filtração foi substituída pela carnivoria e pela dependência de bactérias simbiontes para uma nutrição extra.

O filo Placozoa é representado por um pequeno organismo marinho discoide. Ele apresenta apenas duas camadas de células com uma camada de células sinciciais fibrosas entre elas. Alguns pesquisadores levantam a hipótese de que essas camadas sejam homólogas a ectoderma e endoderma dos animais mais complexos. Estudos genéticos indicaram que há oito espécies de placozoários.

Questões de revisão

1. O termo “metazoário” é sinônimo de “animal multicelular”. Existe algum animal com apenas uma célula? Como são classificados os eucariotas com uma célula?
2. Mencione oito características das esponjas.
3. Descreva sucintamente os tipos corpóreos asconoide, siconoide e leuconoide das esponjas.
4. Qual o tipo corpóreo das esponjas parece mais eficiente e permite tamanhos corpóreos maiores?
5. Defina: óstios, ósculo, espongiocele, apópilas, prosópilas e espículas.
6. Defina: pinacócitos, coanócitos, arqueócitos, esclerócitos, espongiócitos e colêncitos.
7. Que material é encontrado no esqueleto de todas as esponjas?
8. Descreva os esqueletos de cada uma das classes de esponjas.
9. Descreva como se dá a alimentação, respiração e excreção das esponjas.
10. O que é uma gêmula?
11. Por que as esponjas-de-vidro são distintas das esponjas com corpos celulares?
12. Descreva os possíveis ancestrais das esponjas. Justifique sua resposta.
13. Descreva o plano corpóreo de Placozoa.
14. Que formas fazem os placozoários interessantes a partir de uma perspectiva filogenética?

Para aprofundar seu raciocínio. Os mutualismos são interações de duas espécies em que ambas se beneficiam. Como uma relação entre uma esponja com espículas de sílica e microalgas ou cianobactérias poderia ser um mutualismo?

Referências selecionadas

Abedin, M., and N. King. 2010. Diverse evolutionary paths to cell adhesion. Trends in Cell Biology **20**:734-742. *Uma descrição clara das maneiras como as células se ligam umas às outras.*

Brummer, F., M. Pfannkuchen, A. Baltz, T. Hauser, and V. Thiel. 2008. Light inside sponges. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **367:**61-64. *Medição da transmissão de luz através de espículas em esponjas.*

Carr, M., B. S. C. Leadbeater, R. Hassan, M. Nelson, and S. L. Baldauf. 2008. Molecular phylogeny of choanoflagellates, the sister group to Metazoa. PNAS **105:**16641–16646. *Discussão sobre colonialidade e sobre a natureza do ancestral comum dos coanoflagelados e metazoários.*

Dohrmann, M., D. Janussen, J. Reitner, A. G. Collins, and G. Worheide. 2008. Phylogeny and evolution of glass sponges (Porifera, Hexactinellida). Syst. Biol. **57:**388-405. *Os Homoscleromorpha formam um clado dentro das esponjas monofiléticas.*

Grell, K. G. 1982. Placozoa. In S. P. Parker (ed.), Synopsis and classification of living organisms, vol. 1. New York, McGraw-Hill Book Company. *Sinopse das características dos placozoários.*

Hooper, J. N. A., and R. W. M. van Soest (eds.). 2002. Systema Porifera: a guide to the classification of sponges. New York, Kluwer Academic/Plenum. *Um grande e abrangente trabalho sobre a sistemática e biologia das esponjas.*

King, N., C. T. Hittinger, and S. B. Carroll. 2003. Evolution of key cell signaling and adhesion protein families predates the origin of animals. Science **301:**361-363. *As células nos animais multicelulares devem se agregar e se comunicar. As proteínas responsáveis por essas funções nos metazoários são homólogas àquelas nos coanoflagelados.*

Lee, W. M., H. M. Reiswig, W. C. Austin, and I. Lundsen. 2012. An extraordinary new carnivorous sponge, *Chondrocladia lyra*, in the new subgenus, Symmetrocladia (Demospongaie, Cladorhizidae), from off of northern California, EUA. Invertebrate Biology **131**:259-284. *Uma descrição fascinante da morfologia e biologia desse animal.*

Leys, S. P., and A. E. Ereskovsky. 2006. Embryogenesis and larval differentiation in sponges. Can. J. Zool. **84:**262-287. *Uma análise do desenvolvimento da esponja usando termos explicados com clareza e fotomicrografias excelentes.*

Leys, S. P., G. O. Mackie, and H. M. Reiswig. 2007. The biology of glass sponges. Advances in Marine Biology **52**:1-145. *Fornece descrições, fotos e desenhos desses animais fascinantes.*

Leys, S. P., and R. W. Meech. 2006. Physiology of coordination in sponges. Can. J. Zool. **84:**288-306. *A pesquisa mostra como as células da esponja comunicam-se.*

Leys, S. P., S. A. Nichols, and E. D. M. Adams. 2009. Epithelia and integration in sponges. Integ. Comp. Biol. **49:**167-177. *Uma ótima discussão sobre a natureza dos epitélios e sua existência nas esponjas.*

McMurray, S. E., J. E. Blum, and J. R. Pawlik. 2008. Redwood of the reef: growth and age of the giant barrel sponge *Xestospongia muta* in the Florida Keys. Marine Biology **155**:159-171. *Algumas esponjas gigantes podem ter 2300 anos de idade.*

Reiswig, H. M., and D. Mehl. 1991. Tissue organization of *Farrea occa* (Porifera, Hexactinellida). Zoomorphology **110**:301-311. *Uma descrição do corpo inteiro da esponja, bem como do sincício e das espículas, para uma esponja-de-vidro.*

Schierwater, B. 2005. My favorite animal, *Trichoplax adhaerens.* Bioessays **27:**1294–1302. *Uma descrição pessoal da fascinação do autor por esse animal.*

Srivastava, M., E. Begovic, J. Chapman, N. H. Putman, U. Hellsten, T. Kawashima, A. Kuo, T. Mitros, A. Salamov, M. L. Carpenter, A. Y. Signorovitch, M. A. Moreno, K. Kamm, J. Grimwood, J. Schmutz, H. Shapiro, I. V. Grigoriev, L. W. Buss, B. Schierwater, S. L. Dellaporta, and D. S. Rokhsar. 2008. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans. Nature **454:**955-960. *O conteúdo do gene dos placozoários é surpreendentemente diverso para um animal com uma morfologia tão simples. Estão presentes os genes para muitos tipos de fatores de transcrição e caminhos de sinalização, mas a função de seu produto não é conhecida nos Trichoplax. Os Trichoplax são considerados aqui o táxon-irmão para os cnidários e bilaterianos, mas outra filogenia recente mostra os Trichoplax como os primeiros metazoários divergentes.*

Vogel, S. 1981. Life in moving fluids: the physical biology of flow. Princeton, Princeton University Press. *Uma clara discussão geral de como o fluxo de água influencia o design do animal, com referência específica ao movimento da água no corpo da esponja.*

[1] Abedin, M., and N. King. 2010. Trends in Cell Biology **20**:732-742.

[2] Abedin, M., and N. King. 2010. Diverse evolutionary paths to cell adhesion. Trends in Cell Biology **20**:734-742.

[3] Borchiellini, C., M. Manuel, E. Alivon, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, and Y. Le Parco. 2001. J. Evol. Biol. **14:**171-179; Medina, M., A. G. Collins, J. D. Silberman, and M. L. Sogin. 2001. Proc. Nat. Acad. Sci., USA **98:**9707–9712.

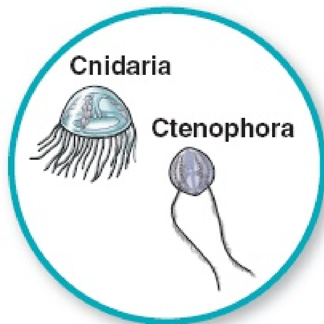
CAPÍTULO 13

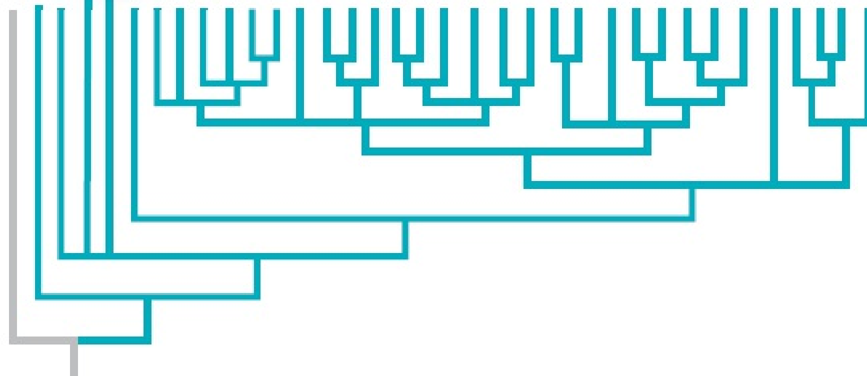
Animais Radiais

- **FILO CNIDARIA**
- **FILO CTENOPHORA**



O coral *Tubastraea coccinea* do Caribe.





Uma arma minúscula aterrorizante

Embora os representantes do filo Cnidaria sejam mais organizados que as esponjas, eles ainda são animais relativamente simples. A maioria é séssil. As formas móveis, como as águas vivas, tendem a ser nadadores fracos, com a notável exceção dos cubozoários. De fato, nós facilmente poderíamos ter a falsa impressão de que os cnidários proveem refeições fáceis para os outros animais. A verdade é, no entanto, que muitos cnidários são predadores muito eficientes, aptos a matar e ingerir presas muito mais organizadas, ágeis e inteligentes do que eles próprios. Eles têm essa habilidade porque possuem tentáculos que se ouriçam com armas minúsculas, notavelmente sofisticadas, denominadas nematocistos.

À medida que é secretado na célula que o contém, um nematocisto é dotado de energia potencial para dar força ao seu disparo. Ele é como uma arma sendo feita por uma fábrica, ficando pronta e preparada com uma bala em sua câmara enquanto passa pela linha de montagem. Como uma arma pronta, um nematocisto completo requer apenas um pequeno estímulo para disparar. Em vez de um projétil, um pequeno filamento sai do nematocisto. Atingindo uma velocidade de 2 m/s e uma aceleração de 40.000 vezes a da gravidade, ele instantaneamente penetra na presa e injeta uma toxina paralisante. Um animal pequeno, desafortunado o suficiente para se aproximar de um dos tentáculos, é subitamente perfurado por centenas ou mesmo milhares de nematocistos e rapidamente imobilizado. Alguns filamentos de nematocistos podem penetrar a pele humana, resultando em sensações desde pequenas irritações a uma grande dor, ou mesmo a morte, dependendo da espécie. Um nematocisto é uma arma minúscula assustadora, mas maravilhosa.

Os dois filos discutidos neste capítulo são diblásticos (ver cladograma na contracapa), o que significa que eles têm duas camadas celulares embrionárias, o ectoderma e o endoderma, das quais as estruturas do adulto se desenvolvem. As duas camadas são produzidas quando o embrião se desenvolve de uma blástula com apenas uma camada em uma gástrula (ver Capítulos 8 e 9). Nos animais diblásticos adultos, a epiderme desenvolve-se do ectoderma, e o revestimento da cavidade intestinal, ou gastroderme, desenvolve-se do endoderma; esse plano corpóreo está em contraste marcante com aquele das esponjas adultas, em que não há camadas celulares nem uma cavidade gástrica.

Um novo estágio de desenvolvimento, a gastrulação, caracteriza os diblásticos e produz as camadas de células dos animais adultos. As esponjas e placozoários estão normalmente excluídos dos animais diblásticos. Entretanto, como mencionado no Capítulo 12, trabalhos sobre o desenvolvimento de esponjas sugerem que as camadas celulares de fato se desenvolvem nas larvas das esponjas, mas desaparecem quando os adultos se tornam um agregado de tipos de células diferentes não organizados em camadas. A sequência de desenvolvimento para os placozoários não é conhecida, mas alguns biólogos consideram as duas camadas do adulto equivalentes aos derivados do ectoderma e endoderma. Assim, pode ser apropriado adicionar mais filos à categoria dos animais diblásticos se outros estágios, além do adulto, forem considerados, ou se novas homologias forem estabelecidas. Atualmente, os filos diblásticos são Cnidaria e Ctenophora, embora alguns possam argumentar que esses grupos contêm membros triploblásticos (ver Capítulo 9). Os organismos adultos de ambos os grupos apresentam simetria radial ou birradial (ver Capítulo 9) e não se observa cefalização.

Os cnidários conhecidos são as anêmonas-do-mar e águas-vivas, e alguns leitores podem conhecer os ctenóforos como nozes-do-mar ou águas-vivas-de-pente. Os animais gelatinosos estão aparecendo mais frequentemente nos últimos anos à medida que suas populações causam impacto nos seres humanos. Os problemas causados por abundantes águas-vivas incluem praias fechadas para banhistas, períodos de pesca reduzidos e redes de pesca, tomadas d'água para dessalinização e tomadas d' água para usinas de energia bloqueadas ou entupidas são exemplos desses efeitos. Esse grande número deve-se a fatores abióticos, como ciclos solares, bem como a efeitos antropogênicos, como aquecimento dos oceanos, adição de nutrientes, sobrepesca, que reduz a abundância dos competidores e as reduções diretas nas populações de predadores, como as tartarugas-de-couro.

FILO CNIDARIA

O filo Cnidaria (Gr. *knide*, irritante + L. *aria* [sufixo plural], como ou conectado com) é um grupo interessante, com mais de 9.000 espécies. O grupo inclui algumas das criaturas mais estranhas e encantadoras da natureza: hidroides ramificados parecidos com plantas; anêmonas-do-mar parecidas com flores; águas-vivas; e os arquitetos do assoalho oceânico, os corais-córneos (gorgônias e outros) e os corais-pétreos, cujos milhares de anos de construção de edifícios calcários produziram os grandes recifes e ilhas de coral (adiante).

O nome do filo vem das células chamadas **cnidócitos**, as quais podem conter organelas (cnidas) características do filo. O tipo mais comum de cnida é o **nematocisto**, descrito no ensaio de abertura. Apenas os cnidários produzem os cnidócitos, mas alguns ctenóforos, moluscos e platelmintos ingerem os hidroides e passam a portar os nematocistos, estocando e usando essas células urticantes para a sua própria defesa.

Os cnidários são um grupo antigo, com a história fóssil mais antiga que qualquer outro animal, alcançando mais de 700 milhões de anos atrás. Eles estão distribuídos por todos os *habitats* marinhos, e alguns poucos habitam a água doce. Os cnidários são encontrados abundantemente em *habitats* marinhos de águas rasas, especialmente em temperaturas mais quentes e regiões tropicais. Não há nenhuma espécie terrestre. Os hidroides coloniais são normalmente encontrados presos às conchas de moluscos, rochas, pilastras e outros animais de águas costeiras rasas, mas algumas espécies vivem em grandes profundidades. As medusas flutuantes e livre-nadantes são encontradas no mar aberto e em lagos, frequentemente longe da costa. Os animais como a caravela-do-mar e *Velella* (L. *velum*, véu + *ellus*, sufixo diminutivo) têm flutuadores ou velas por meio dos quais são levadas pelo vento. Embora eles sejam principalmente sésseis ou, na melhor das possibilidades, de locomoção lenta ou de natação lenta, os cnidários são predadores bastante eficientes, inclusive de organismos que são muito mais rápidos e mais complexos.

Os cnidários às vezes vivem em simbiose com outros animais, frequentemente como comensais em conchas ou outras superfícies de seus hospedeiros. Certos hidroides (Figura 13.1) e anêmonas-do-mar geralmente vivem sobre conchas de gastrópodes, as quais são habitadas por paguros ermitões, provendo aos paguros alguma proteção contra os predadores. As algas frequentemente vivem como mutualísticas em tecidos de cnidários, notavelmente em algumas hidras de água doce e corais construtores de recifes. A presença das algas em corais construtores de recifes limita a ocorrência dos recifes de coral a águas relativamente rasas e claras, onde há luz suficiente para as exigências fotossintéticas das algas. Esses tipos de corais são um componente essencial dos recifes de coral e os recifes são *habitats* extremamente importantes para muitas outras espécies de invertebrados e vertebrados em águas tropicais. Os recifes de coral serão mais discutidos adiante.

Embora muitos cnidários tenham pouca importância econômica, os corais construtores de recifes constituem uma exceção importante. Os peixes e outros animais associados aos recifes proveem quantidades significativas de alimento para os seres humanos, e os recifes têm valor econômico como atrações turísticas. O coral precioso é utilizado em joias e ornamentos, e as rochas coralíneas servem para construções.

Quatro classes de Cnidaria eram tradicionalmente reconhecidas (Figura 13.2): os Hydrozoa (a classe com maior variação, incluindo hidroides, corais-de-fogo, caravelas-do-mar e outros), os Scyphozoa águas-vivas “verdadeiras”), os Cubozoa (águas-vivas cúbicas) e os Anthozoa (maior classe, incluindo as anêmonas-do-mar, corais-pétreos, corais-moles e outros). Uma quinta classe, os Staurozoa, foi proposta porque as filogenias recentes mostram que as estauromedusas não pertencem aos Scyphozoa. Esses animais estranhos não formam uma medusa livre-nadante, mas o corpo do pólipo tem uma região na forma de medusa em seu ápice (ver adiante).

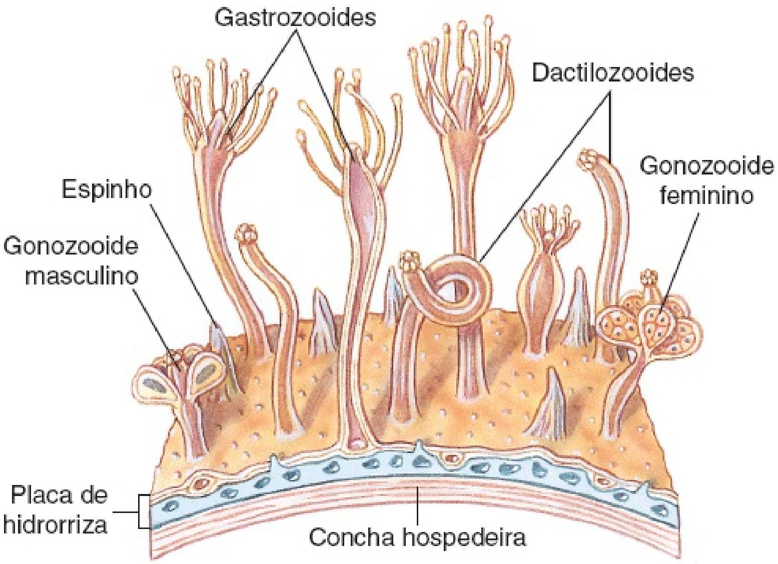
Forma e função

Dimorfismo e polimorfismo em cnidários

Um dos mais interessantes – e por vezes mais enigmáticos – aspectos desse filo é o dimorfismo exibido por muitos de seus membros. Todas as formas de cnidários se encaixam em um dentre dois tipos morfológicos **(dimorfismo)**: um **pólipo**, ou forma hidroide, o qual é adaptado a uma vida sedentária ou séssil, e uma **medusa**, ou forma de água-viva, que é adaptada para uma existência flutuante ou livre-nadante (Figura 13.3). O nome comum “água-viva” está amplamente sendo substituído pelo termo “gelatinoso” ou “gelatina-do-mar”.



A



B

Figura 13.1 A. Um paguro ermitão com seus cnidários mutualísticos. A concha é coberta por pólipos do hidrozoário *Hydractinia symbiolongicarpus*. O paguro obtém dos cnidários um pouco de proteção contra a predação e os cnidários obtêm um transporte gratuito e pedaços de alimentos que sobram das refeições de seu hospedeiro. **B.** Porção de uma colônia de *Hydractinia*, mostrando os tipos de zooides e o estolão (hidrorriza) do qual eles crescem.

Cnidaria

Medusozoa

Anthozoa
Staurozoa
Scyphozoa
Cubozoa
Hydrozoa

Hidrozoário semelhante a traquilino
Hidroides
Caravela
Outros Hydrozoa

Tubo digestivo com filamentos septais
Sifonoglife
Faringe de Anthozoa
Simetria hexarradial e octorradial

Plânula rastejante sem cílios

Estrobilação

Olhos complexos
Velário
Medusa com corpo cúbico

Ropálio
Pólipo reduzido ou perdido

Perda do pólipo

Véu na medusa
Medusas produzidas por brotamento lateral e entocódio

Forma do corpo medusoide
Rede nervosa motora

Pólipo primário com tentáculos ocos

Boca circundada por tentáculos sólidos
Larva plânula
Cnidócitos
Forma do corpo polipoide radial

Figura 13.2 Cladograma mostrando relações hipotéticas de classes de cnidários com alguns dos caracteres

derivados compartilhados (sinapomorfias) indicados. As relações são de acordo com os dados de Collins *et al*. (2006, Syst. Biol. **55**: 97-115). As sinapomorfias são adaptadas de Brusca e Brusca (1990, Invertebrates. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.).

Características do filo Cnidaria

- **Cnidócitos** presentes, tipicamente abrigando organelas urticantes chamadas **nematocistos**
- Completamente aquáticos, alguns de água doce, mas a maioria marinha
- **Simetria radial** ou simetria birradial ao redor de um eixo longitudinal com extremidades oral e aboral, sem cabeça definida
- Dois tipos de indivíduos, **pólipos** e **medusas**
- Corpo do adulto com duas camadas (**diblástico**), com a epiderme e a gastroderme derivadas do ectoderma e endoderma embrionários, respectivamente
- Mesogleia, uma matriz extracelular ("gelatinosa") localizada entre as camadas corpóreas; a quantidade de mesogleia é variável; mesogleia com células e tecido conjuntivo originado do ectoderma em alguns
- Cavidade digestiva incompleta chamada **cavidade gastrovascular**; frequentemente ramificada ou dividida por septos
- **Digestão extracelular** em uma cavidade gastrovascular e digestão intracelular nas células gastrodérmicas
- Tentáculos extensíveis geralmente ao redor da boca ou região oral
- Contrações musculares via **células epitélio-musculares**, as quais formam uma camada externa de fibras longitudinais na base da epiderme e uma camada interna de fibras circulares na base da gastroderme; modificações desse plano nas medusas de hidrozoários (fibras musculares ectodérmicas independentes) e outros cnidários complexos
- Órgãos dos sentidos incluem estatocistos bem desenvolvidos (órgão de equilíbrio) e ocelos (órgãos fotossensíveis); olhos complexos em membros de Cubozoa
- **Rede nervosa** com sinapses simétricas e assimétricas; condução difusa; dois anéis nervosos nas medusas de hidrozoários
- Reprodução assexuada por brotamento (em pólipos) forma clones e colônias; algumas colônias exibem **polimorfismo**[1] (tipos de pólipos diferentes em uma mesma colônia)
- Reprodução sexuada por gametas em todas as medusas e alguns pólipos; monoicos ou dioicos; clivagem indeterminada holoblástica; forma larval plânula
- Sem sistema excretor ou respiratório
- Sem cavidade celomática

[1] Note que o polimorfismo aqui se refere a mais de uma forma estrutural de indivíduo dentro de uma mesma espécie, em contraposição ao uso da palavra em genética (Capítulo 6), na qual se refere às diferentes formas de alelo de um gene em uma população.

Superficialmente, o pólipo e a medusa parecem ser muito diferentes, mas na realidade cada um reteve o plano corpóreo saculiforme básico para o filo (Figura 13.3). Uma medusa é essencialmente um pólipo solto, com a porção tubular alargada e achatada em uma forma de sino.

Pólipos. A maioria dos pólipos tem os corpos tubulares. Uma boca cercada por tentáculos define a extremidade oral do corpo. A boca leva a uma cavidade intestinal em fundo cego, a **cavidade gastrovascular** (Figura 13.3). A extremidade aboral está geralmente fixa a um substrato por um disco pedal ou outro dispositivo.

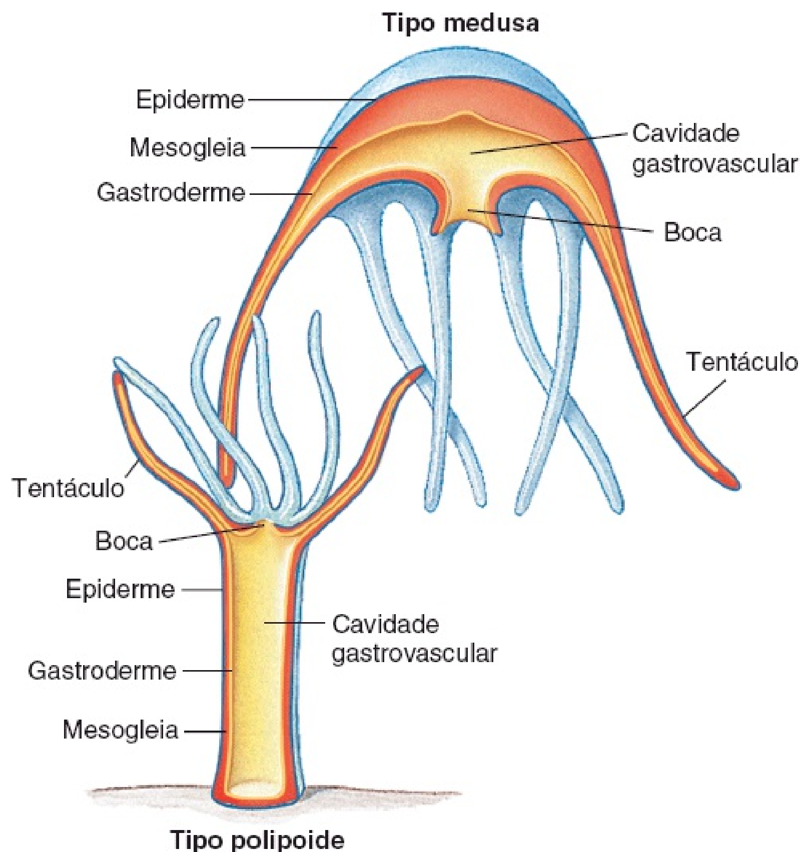


Figura 13.3 Comparação entre os tipos polipoide e medusa de indivíduos.

Os pólipos podem se reproduzir assexuadamente por brotamento, fissão ou laceração pedal. No **brotamento**, um botão de tecido forma-se na lateral de um pólipo existente e desenvolve uma boca funcional e tentáculos (Figura 13.14). Se um broto se separa do pólipo que o gerou, um clone é formado. Se um broto permanece ligado ao pólipo que o gerou, uma colônia formar-se-á e os alimentos poderão ser compartilhados através de uma cavidade gastrovascular comum (Figuras 13.1 e 13.7). Os pólipos que não brotam são solitários; os pólipos que brotam são clonais ou coloniais. A distinção entre colônias e clones é pouco clara quando uma colônia se fragmenta.

Uma cavidade gastrovascular compartilhada permite a especialização dos pólipos. Muitas colônias incluem vários pólipos morfologicamente distintos, cada um deles especializado em determinada função, como alimentação, reprodução ou defesa (Figura 13.1). Tais colônias exibem **polimorfismo** (não confundir com o uso em genética de populações desse termo, introduzido no Capítulo 6). O **polimorfismo** ocorre quando um único genótipo pode expressar mais do que uma forma do corpo, por exemplo, quando um indivíduo produz assexuadamente outros indivíduos com diferentes morfologias. Na classe Hydrozoa, pólipos de alimentação, ou **hidrantes**, são facilmente distinguidos dos pólipos reprodutivos, ou **gonângios**, pela ausência de tentáculos nos gonângios. Gonângios normalmente produzem medusas.

Outros métodos de reprodução assexuada nos pólipos são a fissão, em que um indivíduo se divide ao meio como se um lado do pólipo se afastasse do outro lado, ou laceração pedal, em que o tecido rasgado a partir do disco pedal se transforma em minúsculos pólipos novos. A laceração pedal e a fissão são comuns em anêmonas-do-mar na classe Anthozoa.

Medusas. As medusas são geralmente livre-nadantes e têm o corpo na forma de guarda-chuva ou de sino (Figuras 13.3 e 13.10). Elas frequentemente exibem uma simetria tetrâmera, em que as partes do corpo estão organizadas em quartetos. A boca é geralmente central no lado côncavo (subumbrelar) e pode ser projetada para baixo nos lobos frisados que se estendem razoavelmente em relação à umbrela ou sino (Figura 13.17). Os tentáculos se estendem para fora do bordo do sino. As medusas têm estruturas sensoriais para orientação (estatocistos) e para a recepção luminosa (ocelos). As informações sensoriais são integradas com uma resposta motora por um anel nervoso na base do sino; dois desses anéis ocorrem nas medusas dos hidrozoários (Figura 13.11).

As medusas da classe Scyphozoa são, frequentemente, chamadas de cifomedusas, enquanto aquelas da classe Hydrozoa são hidromedusas. As hidromedusas diferem das cifomedusas pela presença de um véu, uma dobra em forma de prateleira do tecido do fundo do sino que se estende para dentro do sino. Reduzindo a área de seção transversal da parte inferior do sino

(Figura 13.11), o véu aumenta a velocidade de saída de água do sino, fazendo com que cada pulsação seja mais eficiente.

Ciclos de vida

No ciclo de vida dos cnidários, os pólipos e as medusas desempenham papéis diferentes. A sequência particular das formas no ciclo de vida varia entre as classes de cnidários, mas, de maneira geral, um zigoto desenvolve-se em uma larva plânula móvel. A plânula assenta-se sobre uma superfície dura e metamorfoseia-se em um pólipo. O pólipo pode produzir outros pólipos assexuadamente, mas em algum momento acaba por produzir uma medusa livre-nadante por reprodução assexuada (Figuras 13.7 e 13.19). Os pólipos produzem as medusas por meio de brotamento, ou por outros métodos especializados, como a **estrobilação** (ver adiante). As medusas se reproduzem sexuadamente e são dioicas.

Um ciclo de vida que contém tanto um pólipo fixo como uma medusa nadante permite aos organismos ocupar tanto os ambientes pelágicos (águas abertas) quanto bentônicos (fundo). Esses ciclos de vida ocorrem em águas-vivas-verdadeiras da classe Scyphozoa, em que as medusas são grandes e conspícuas, e os pólipos são tipicamente diminutos. A maioria dos hidroides da classe Hydrozoa também apresenta uma fase de pólipo séssil, que muitas vezes é colonial, e uma fase de medusa pelágica.

No entanto, existem muitas variações sobre o padrão típico. Em alguns hidrozoários, a colônia de pólipos não é séssil, mas vagueia por toda a superfície do oceano. A caravela, *Physalia*, é um desses vagantes, utilizando um pólipo inflado como se fosse uma boia flutuante cheia de gás (ver Figura 13.15). Outras colônias são conjuntos de pólipos e medusas, nos quais os sinos pulsantes impulsionam a colônia através da água.

Em vários ciclos de vida não há medusas. Os antozoários são uma linhagem que, provavelmente, se separou a partir de um ancestral dos cnidários antes que o outro ramo tivesse a evolução da medusa (Figura 13.2), mas outros cnidários, incluindo a *Hydra*, provavelmente perderam a medusa secundariamente. O mecanismo da perda na *Hydra* não é claro, mas, em outros hidrozoários, um padrão de perda pode ser inferido a partir de uma comparação das formas modernas. A maioria dos hidrozoários libera medusas que, mais tarde, produzem os gametas, mas algumas formas geram medusas sem liberá-las da colônia. Os gametas, então, se formam nas gônadas ou nessas medusas que ficam retidas nas colônias de pólipos. Em algumas espécies, apenas uma fase curta na forma de copo rodeia as gônadas (Figura 13.9), em outras as gônadas se desenvolvem na colônia de pólipos sem vestígios de um corpo medusoide. Esses organismos provavelmente representam uma forma extrema de retenção e redução da medusa.

Parede corpórea

O corpo de um cnidário compreende uma epiderme externa, derivada do ectoderma, e uma gastroderme interna, derivada do endoderma, com uma mesogleia entre elas (Figura 13.3). A gastroderme reveste a cavidade gastrovascular e funciona principalmente na digestão. Nos pólipos do hidrozoário solitário, *Hydra*, a camada epidérmica contém vários tipos celulares (Figura 13.4), incluindo células epitélio-musculares, intersticiais, glandulares, sensoriais e nervosas (ver adiante), bem como cnidócitos (ver a seguir). O corpo dos cnidários estende-se, contrai-se, curva-se e pulsa, tudo isso sem células musculares derivadas de um mesoderma verdadeiro. Em vez disso, as células epitélio-musculares compõem a maior parte da epiderme e servem tanto como cobertura como para contração muscular (Figura 13.5). As bases da maioria dessas células estão estendidas paralelamente aos tentáculos ou ao eixo do corpo, e contêm miofibrilas; elas formam o equivalente funcional de uma camada muscular longitudinal próxima à mesogleia. A contração dessas fibrilas encurta o corpo ou os tentáculos.

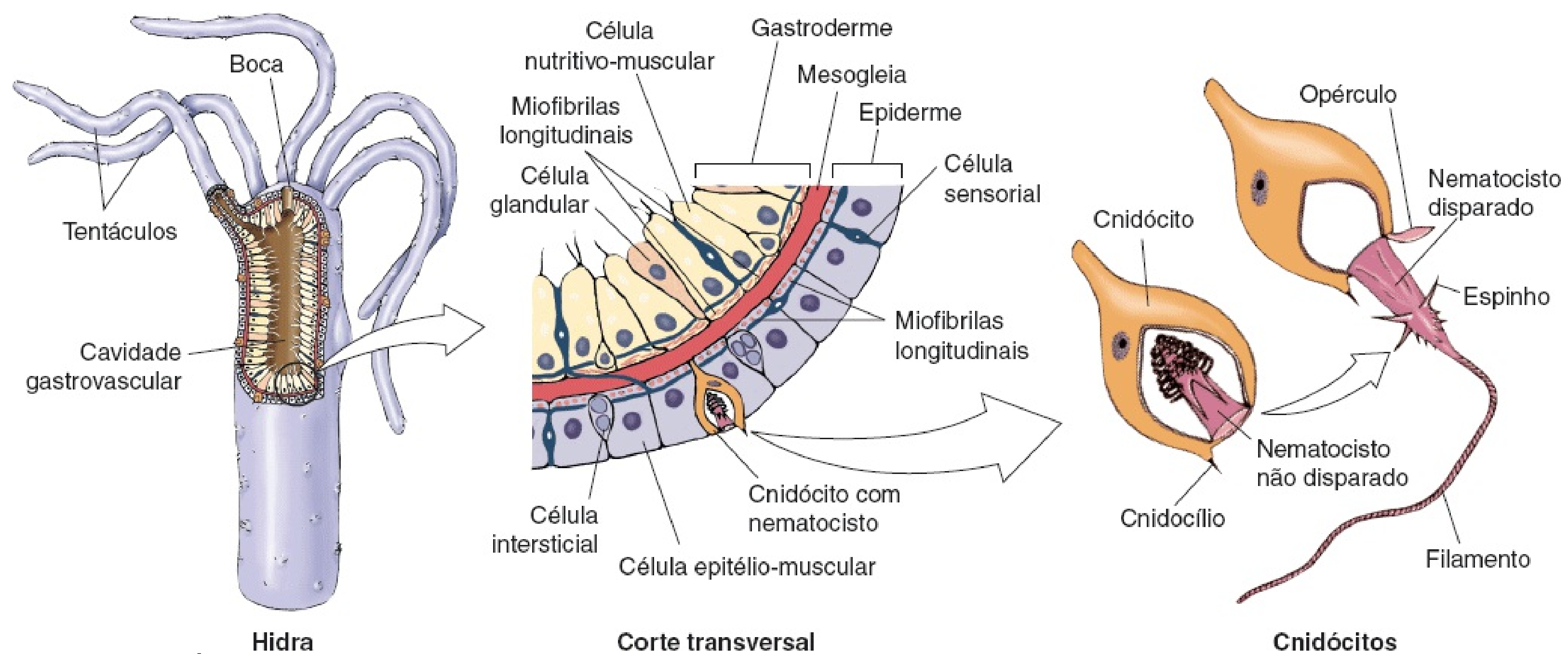


Figura 13.4 À direita, a estrutura de uma célula urticante. Ao centro, uma porção da parede do corpo de uma hidra. Os cnidócitos, que contêm os nematocistos, surgem na epiderme a partir das células intersticiais. À esquerda, um pólipo de *Hydra* mostrando seu revestimento gastrovascular.

A mesogleia situa-se entre a epiderme e a gastroderme e é presa a essas duas camadas (Figura 13.3). Ela é gelatinosa, e tanto as células epidérmicas como as gastrodérmicas têm seus processos passando por ela. Em pólipos, ela é uma camada contínua que se estende sobre o corpo e os tentáculos, mais espessa na porção do pedúnculo e mais delgada nos tentáculos. Esse arranjo permite à região pedal resistir a uma grande tensão mecânica e dá mais flexibilidade para os tentáculos.

A mesogleia ajuda a suportar o corpo e age como um tipo de esqueleto elástico. Na classe Anthozoa, a mesogleia é substancial e apresenta células ameboides. A camada da mesogleia também é muito espessa nas medusas de cifozoários, e contém células ameboides e fibras. O sino da medusa tem uma consistência bem firme, apesar de a mesogleia ter entre 95 e 96% de água. A massa flutuante da gelatinosa mesogleia proporciona à medusa o nome comum de água-viva. A mesogleia é muito mais fina nos sinos de hidromedusas, em que carece de células ameboides ou fibras.

Cnidócitos

Como ressaltado no ensaio de abertura deste capítulo, vários cnidários são predadores muito eficientes de presas maiores e mais inteligentes do que eles mesmos. Essa predação eficiente é possível graças aos tentáculos amplamente armados de um tipo celular único, os cnidócitos (Figura 13.4). Os cnidócitos originam-se de invaginações das células ectodérmicas (Figura 13.4) e, em algumas formas, das células endodérmicas. Cada cnidócito produz até 20 tipos de organelas distintas chamadas **cnidas** (Figura 13.6), que são disparadas a partir dessa célula. Durante seu desenvolvimento, um cnidócito é mais apropriadamente denominado um **cnidoblasto**. Uma vez que a cnida foi disparada, um cnidócito é absorvido e reposto.

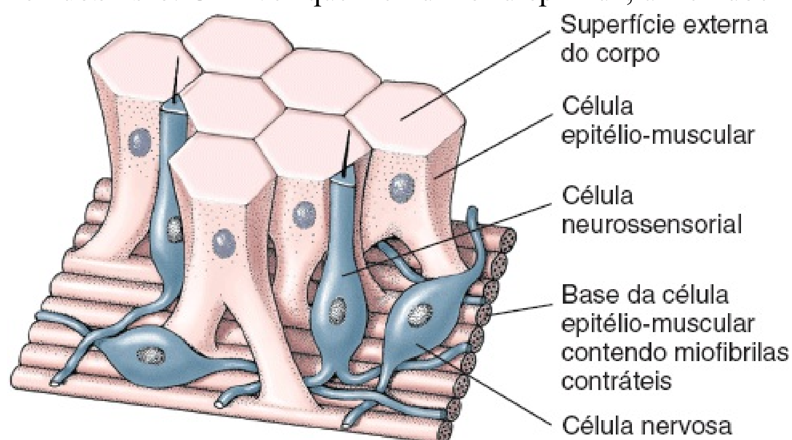


Figura 13.5 Células epitélio-musculares e nervosas em hidra.

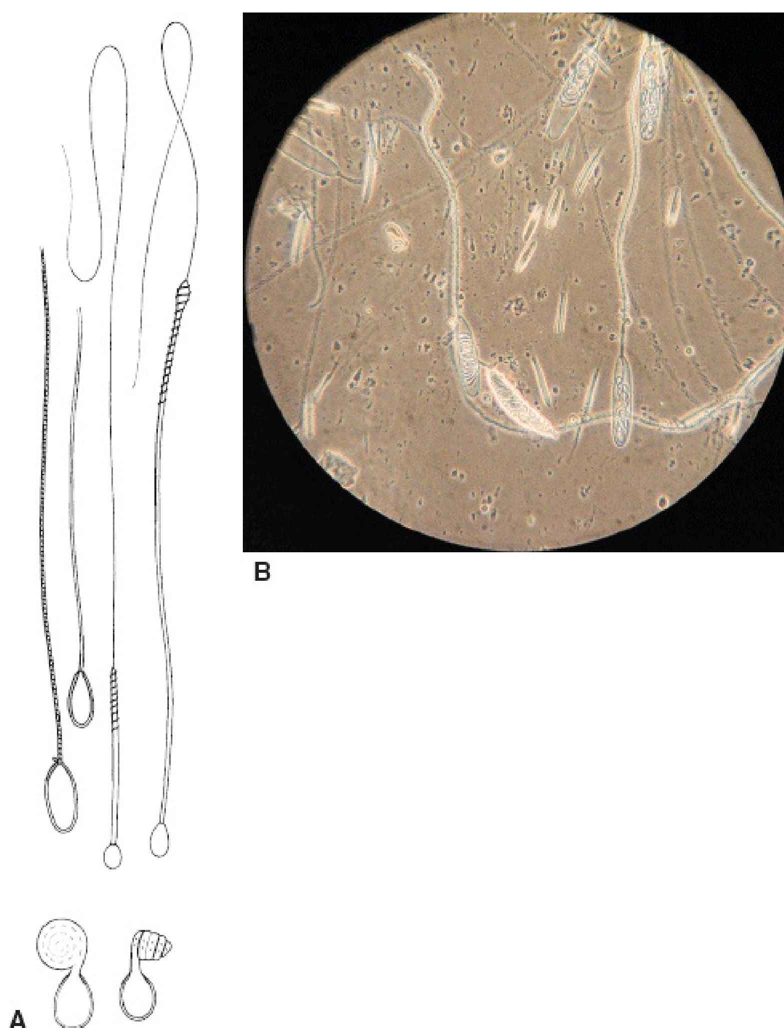


Figura 13.6 A. Vários tipos de cnidas representados após o disparo. Na parte inferior estão duas representações de um tipo que não perfura a presa, mas, em vez disso, a envolve como uma mola, capturando qualquer pequena parte da presa que esteja no caminho do filamento que se enovela. **B.** Cnidas disparadas e não disparadas de *Corynactis californica*.

Um tipo especial de cnida, o **nematocisto** (Figura 13.4), é usado para injetar uma toxina visando capturar a presa ou agir como defesa. Os nematocistos são minúsculas cápsulas compostas por um material semelhante à quitina, e contêm um tubo enrolado, o filamento, o qual é uma continuação da extremidade afilada da cápsula. Essa extremidade da cápsula é coberta por uma tampa, ou **opérculo**. O interior de um filamento não disparado pode conter dardos minúsculos, ou espinhos. Nem todas as cnidas têm espinhos ou injetam veneno. Alguns tipos, por exemplo, não penetram na presa, mas rapidamente se enovelam como uma mola após disparados, agarrando e segurando qualquer parte da presa que seja detida pela mola (Figura 13.6). Cnidas adesivas geralmente não disparam para a captura de alimento, mas são usadas para adesão e locomoção.

Exceto em Anthozoa, os cnidócitos são equipados com uma estrutura semelhante a um gatilho, o **cnidocílio**, que na realidade é um cílio modificado. Os cnidócitos de antozoários têm um mecanorreceptor ciliar um pouco diferente. Em algumas anêmonas-do-mar, e talvez em outros cnidários, as pequenas moléculas orgânicas da presa dão o sinal aos mecanorreceptores, sensibilizando-os à frequência de vibração causada pela natação da presa. A excitação tátil faz o nematocisto disparar.

O mecanismo de disparo do nematocisto é notável. As evidências indicam que o disparo é devido a uma combinação de forças tensionais geradas durante a formação do nematocisto e de uma pressão osmótica incrivelmente alta dentro do nematocisto: 140 atmosferas. Quando estimulados para o disparo, a alta pressão osmótica interna faz com que a água entre em alta velocidade na cápsula. O opérculo abre-se e a *pressão hidrostática* rapidamente crescente na cápsula força o filamento para o exterior com uma grande força, virando-o do avesso conforme se exterioriza. Na extremidade final do filamento evertido, os espinhos estão expostos para o exterior como pequenas lâminas de canivetes. Essa pequena mas maravilhosa arma então injeta seu veneno quando penetra na presa.

Note novamente a distinção entre pressão osmótica e pressão hidrostática (Capítulo 3). Ao nematocisto nunca é exigido de fato conter 140 atmosferas de pressão

hidrostática dentro de si; tal pressão hidrostática o faria explodir indubitavelmente. À medida que a água invade a cápsula durante a descarga, a pressão osmótica cai rapidamente, ao passo que a pressão hidrostática aumenta rapidamente.

Os nematocistos da maioria dos cnidários não são prejudiciais aos seres humanos e, na pior das hipóteses, são um incômodo. Porém, as ferroadas de uma caravela (Figura 13.15) e de certas águas-vivas são bastante dolorosas e, às vezes, perigosas (ver nota em destaque mais adiante).

Alimentação e digestão

Os pólipos são tipicamente carnívoros, capturam as presas com seus tentáculos, e as ingerem pela boca para chegar à cavidade gastrovascular para a digestão. Na *Hydra*, os tentáculos são ocos e as cavidades dos tentáculos comunicam-se com a cavidade gastrovascular. No interior da cavidade gastrovascular, células glandulares descarregam enzimas sobre o alimento para começar a digestão extracelular, mas a digestão intracelular ocorre nas células da gastroderme (ver adiante).

Os pólipos de uma colônia de hidrozoário capturam uma presa e começam sua digestão na boca. Eles então passam um caldo digestivo para a cavidade gastrovascular comum, onde a digestão intracelular ocorre nas células que revestem essa cavidade gastrovascular (ver adiante). Nas hidromedusas, tanto os tipos de alimento como o sistema digestivo são semelhantes aos dos pólipos. No entanto, seu corpo é orientado com a boca virada para baixo, posicionada no centro do sino; a boca encontra-se no final de um tubo chamado **manúbrio** (Figura 13.11).

As cifomedusas são geralmente maiores que as hidromedusas, mas suas formas básicas são semelhantes. A borda da boca é estendida como um manúbrio, geralmente com quatro braços orais com franjas, algumas vezes chamados lobos orais, que são usados na captura e ingestão de presas (Figura 13.19).

Os pólipos de antozoários, como as anêmonas-do-mar, são carnívoros e alimentam-se de peixes ou de praticamente qualquer outro animal de tamanho adequado. Eles podem expandir e estender os seus tentáculos em busca de pequenos vertebrados e invertebrados, os quais eles dominam com seus tentáculos e nematocistos e levam à boca. Algumas poucas espécies alimentam-se de formas diminutas capturadas por correntes ciliares, em vez de ingerirem presas grandes. Os corais complementam sua nutrição por meio da coleta de carboidratos de suas algas simbiontes (ver adiante).

Rede nervosa

A rede nervosa dos cnidários é um dos melhores exemplos de um sistema nervoso difuso. Esse plexo de células nervosas é encontrado tanto na base da epiderme como na base da gastroderme, formando duas redes nervosas interconectadas. Os processos dos nervos (axônios) terminam em outras células nervosas nas sinapses ou em junções com células sensoriais ou órgãos efetores (nematocistos ou células epitélio-musculares). Os potenciais de ação dos nervos movem-se de uma célula para outra através da liberação de um neurotransmissor por pequenas vesículas que estão em um lado da sinapse ou da junção (Capítulo 33). A transmissão em mão única entre células nervosas em animais mais complexos é assegurada porque essas vesículas ficam situadas somente em um dos lados da sinapse. Porém, as redes nervosas de cnidários são peculiares porque a maioria das sinapses tem vesículas de neurotransmissores em ambos os lados, permitindo a transmissão pela sinapse em qualquer direção. Outra peculiaridade dos nervos de cnidários é a ausência de qualquer material de isolamento (mielina) nos axônios.

As células da rede nervosa têm sinapses com células sensoriais afiladas, que recebem os estímulos externos, e as células nervosas têm sinapses com as células epitélio-musculares e com os nematocistos. Junto com as fibras contráteis das células epitélio-musculares, a combinação com a rede de células nervosas sensoriais é frequentemente denominada como **sistema neuromuscular**, um importante marco na evolução do sistema nervoso. Essa rede nervosa surgiu cedo na evolução dos animais e nunca foi completamente perdida filogeneticamente. Os anelídeos a possuem no sistema digestivo. No sistema digestivo de seres humanos, ela aparece como plexos nervosos na musculatura. Os movimentos peristálticos rítmicos do estômago e do intestino são coordenados por essa contraparte da rede nervosa dos cnidários (Capítulo 32).

Os cnidários não têm um local com concentração de células nervosas que se aproxime de um sistema nervoso central. Porém, alguns pesquisadores argumentam que a rede nervosa e o sistema de anéis nas medusas de cnidários são tão efetivos como um sistema nervoso central no processamento e respostas a estímulos que chegam de todas as direções. Nas cifomedusas e nas medusas de cubozoários, os nervos estão agrupados em órgãos sensoriais marginais, chamados **ropálios**, que abrigam quimiorreceptores, estatocistos e, frequentemente, ocelos. As redes nervosas formam dois ou mais sistemas, incluindo um

sistema de condução rápida, para coordenar os movimentos natatórios, e um mais lento, para coordenar os movimentos dos tentáculos. Nas hidromedusas, dois anéis nervosos que estão na margem do sino são formados pela concentração da rede nervosa epidérmica. Os anéis nervosos processam a informação dos órgãos sensoriais e respondem por mudanças da direção da natação, taxa de pulsação e posição dos tentáculos.

Classe Hydrozoa

A maioria dos Hydrozoa é de formas coloniais e marinhas, e um ciclo de vida típico inclui um pólipo assexuado e uma fase de medusa sexuada, como exemplificado pelos hidroides coloniais marinhos, como *Obelia* (Gr. *obelias*, bolo arredondado).

Colônias de hidroides

Um hidroide típico tem uma base, um pedúnculo e um ou mais zooides terminais. A base pela qual o hidroide colonial se prende ao substrato é um estolão na forma de raiz, ou **hidrorriza** (Figura 13.1), a qual origina um ou mais ramos chamados **hidrocaules**. A parte celular viva do hidrocaule é um **cenossarco** tubular (Figura 13.7), composto de três camadas típicas dos cnidários, que se estende ao redor do celênteron (cavidade gastrovascular). A cobertura protetora do hidrocaule é uma lâmina quitinosa não viva, ou **perissarco**. Presos ao hidrocaule estão os pólipos individuais, ou zooides. A maioria dos zooides são pólipos de alimentação, chamados **hidrantes**, ou **gastrozooides**. Eles podem ser tubulares, na forma de garrafa ou vasiformes, mas todos têm uma boca terminal e um círculo de tentáculos. Em formas **tecadas**, como *Obelia*, o perissarco continua como uma taça protetora ao redor do pólipo, que pode recolher-se para proteção (Figura 13.7). Em outros, o pólipo é **atecado** (nu) (Figura 13.8). Em algumas formas, o perissarco é um filme imperceptível e fino.

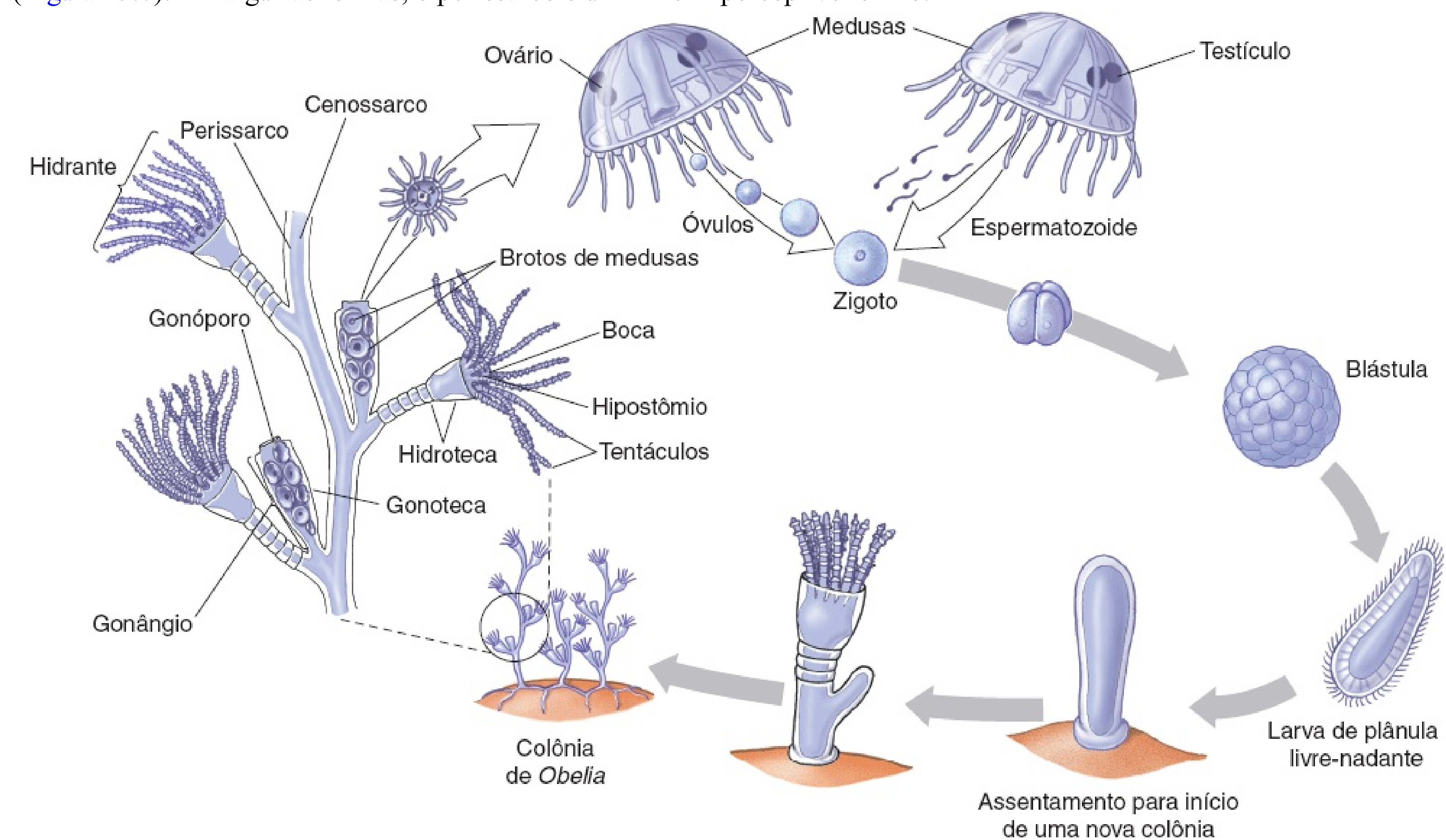


Figura 13.7 Ciclo de vida de *Obelia*, mostrando a alternância das fases de pólipo (assexuado) e de medusa (sexuada). *Obelia* é um hidroide tecado; seus pólipos, assim como seus ramos, são protegidos por continuações de uma cobertura não viva.

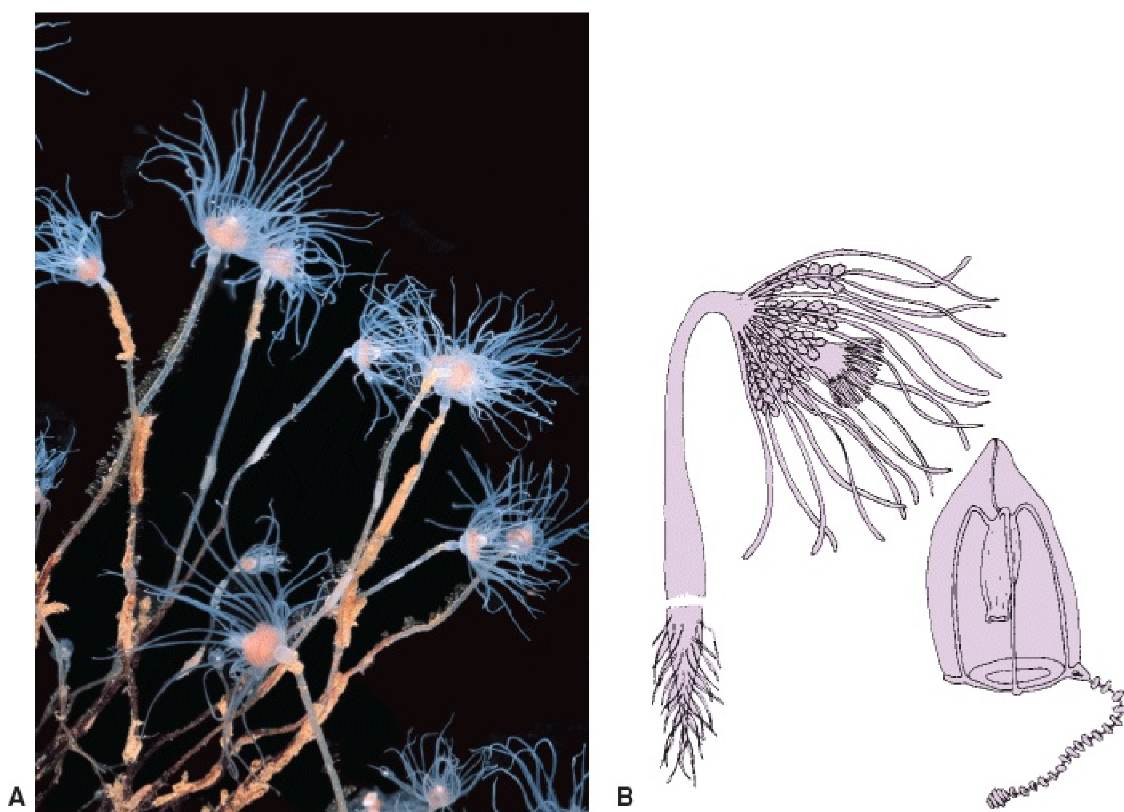


Figura 13.8 Hidroides atecados. **A.** *Ectopleura integra*, um pólipo solitário com hidrantes e gonóforos nus. **B.** *Corymorpha* é um hidroide solitário que produz medusas livre-nadantes, cada uma com um único tentáculo presente.

Os hidrantes capturam e ingerem as presas, como crustáceos minúsculos, vermes e larvas, provendo assim a nutrição para toda a colônia. Depois da digestão extracelular parcial em um hidrante, o conteúdo digestivo passa para a cavidade gastrovascular comum, onde é absorvido pelas células gastrodérmicas, ocorrendo assim a digestão intracelular.

A circulação dentro da cavidade gastrovascular é uma função da gastroderme ciliada, mas que também é ajudada por contrações rítmicas e pulsações do corpo que acontecem nos hidroides.

Os hidroides coloniais brotam novos indivíduos, aumentando assim o tamanho da colônia. Os novos pólipos de alimentação surgem por brotamento, e os brotos de medusa também surgem na colônia. Em *Obelia*, essas medusas brotam de um pólipo reprodutivo chamado **gonângio**. As medusas jovens deixam a colônia como indivíduos livre-nadantes que amadurecem e produzem gametas (óvulos e espermatozoides) (Figura 13.7). Em algumas espécies, a medusa permanece fixa à colônia e aí libera seus gametas. Em outras espécies, as medusas nunca se desenvolvem e os gametas são liberados pelos gonóforos masculino e feminino (Figura 13.9). A embriogênese do zigoto resulta em uma larva plânula ciliada que nada durante um tempo. Então, essa larva se anexa a um substrato para desenvolver-se em um pequeno pólipo que dará origem, por brotamento assexuado, a uma colônia de hidroides, completando assim o ciclo de vida.

As medusas de hidroides são normalmente menores que as medusas de cifozoários, variando entre 2 e 3 mm até vários centímetros de diâmetro (Figura 13.10). A margem do sino projeta-se para dentro como uma prateleira, o **véu**, que fecha em parte o lado aberto do sino e é utilizado na natação (Figura 13.11). As pulsações musculares que alternadamente enchem e esvaziam o sino impelem o animal para frente, com o lado aboral primeiro, por meio de uma fraca "propulsão a jato". Os tentáculos presos à margem do sino são ricos em nematocistos.

A abertura da boca na extremidade do **manúbrio** suspenso leva a um estômago e quatro canais radiais que se conectam com um canal anelar ao redor da margem. Esse canal anelar se conecta com os tentáculos ocos. Assim, a cavidade gastrovascular é contínua desde a boca até os tentáculos e a gastroderme reveste todo o sistema. A nutrição é semelhante àquela dos hidrantes.

A rede nervosa está normalmente concentrada em dois anéis nervosos localizados na base do véu. A margem do sino tem uma provisão de células sensoriais. Ela normalmente também tem dois tipos de órgãos sensoriais especializados: os **estatocistos**, que são pequenos órgãos de equilíbrio (Figura 13.11B) (ver também Capítulo 33), e os **ocelos**, que são órgãos

fotossensíveis.

Os papéis desempenhados pelo ectoderma e o endoderma durante a formação das hidromedusas foram investigados em uma espécie (*Podocoryne carnea*). Nesta, como é típico para um hidrozoário, os brotos de medusa surgiram nas laterais dos gonângios por brotamento lateral. Esses botões têm três camadas de células: ectoderma, endoderma e um derivado único do ectoderma chamado de **entocódio**. Porções do entocódio diferenciam-se em músculos estriados e lisos. Músculos lisos adicionais no véu e nos tentáculos se originam do ectoderma. O leitor deve se lembrar que os cnidários não têm músculos verdadeiros derivados do mesoderma, e que usam células epitélio-musculares para a contração dos pólipos e das medusas não hidrozoários. Assim, a presença de músculos lisos e estriados nas medusas de hidrozoários é surpreendente, bem como é a origem ectodérmica desses músculos. Discutiremos a importância potencial desse achado mais adiante.

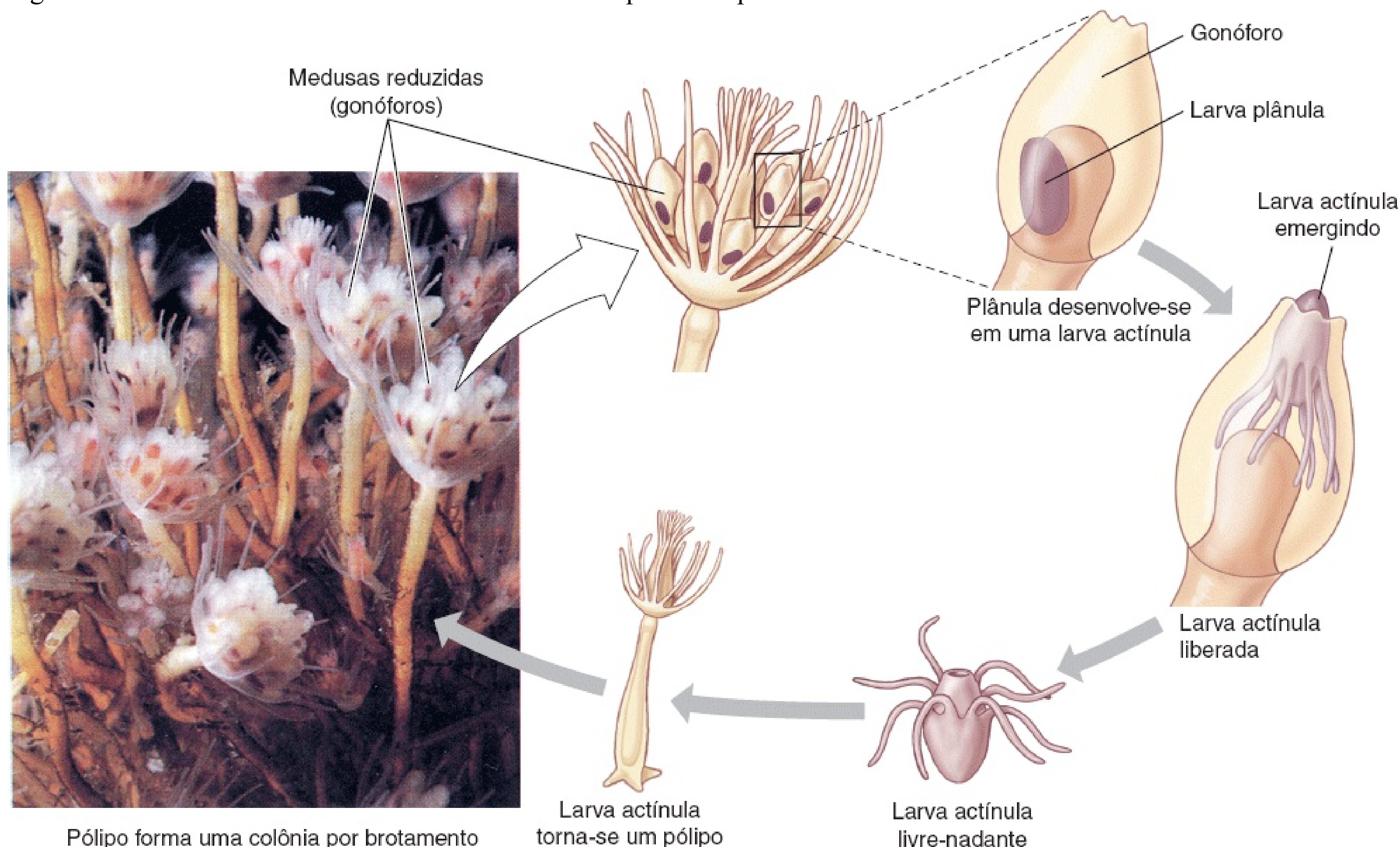


Figura 13.9 Em alguns hidroides, como essa *Tubularia crocea*, as medusas são reduzidas a um tecido gonádico e não se separam. Essas medusas reduzidas são conhecidas como gonóforos.



Figura 13.10 A medusa-sino, *Polyorchis penicillatus*, estágio de medusa de pólipo desconhecido anexado.

Medusas de água doce

A medusa de água doce *Craspedacusta sowberii* (Figura 13.12) (ordem Hydroida) muito provavelmente evoluiu de ancestrais marinhos no Rio Yangtzé, China. Provavelmente introduzida juntamente com remessas de plantas aquáticas, essa interessante forma agora ocorre em muitas partes da Europa, por todos os EUA e em partes do Canadá. As medusas podem atingir um diâmetro de 20 mm.

A fase de pólipo desse animal é minúscula (2 mm) e tem uma forma muito simples, sem perissarco nem tentáculos. Ocorre em colônias com alguns pólipos. Por muito tempo não foi reconhecida a sua relação com a medusa, e o pólipo era assim determinado por um nome próprio, *Microhydra ryderi*. Com base em sua relação com a medusa e na lei da prioridade, tanto pólipo e medusa devem ser chamados de *Craspedacusta* (N. L. *craspedon*, véu, + Gr. *kystis*, bexiga).

O pólipo tem três métodos de reprodução assexuada, como mostrado na Figura 13.12.

Hidra | Hidrozoário de água doce

As hidras comuns de água doce (Figura 13.13) vivem no lado inferior de folhas de plantas aquáticas em águas limpas e frescas de lagos e pequenos fluxos. A família da hidra é encontrada em todo o mundo, com 16 espécies ocorrendo na América do Norte. Os membros dessa família têm sido bem estudados, e muito é sabido sobre seus hábitos e plano corpóreo.

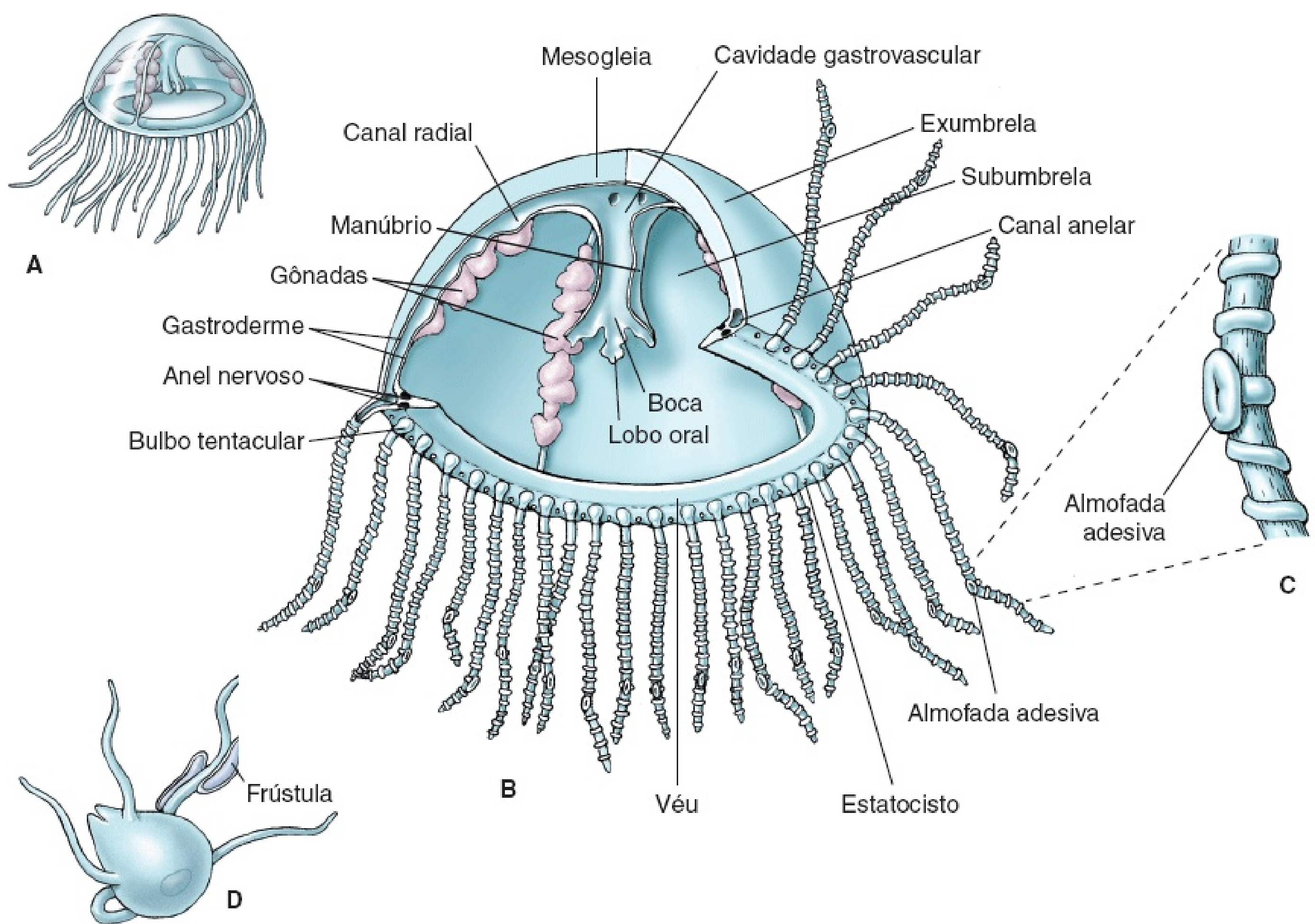


Figura 13.11 Estrutura de *Gonionemus*. **A.** Medusa com organização tetrâmera típica. **B.** Corte mostrando a morfologia. **C.** Porção de um tentáculo com sua almofada adesiva e cristas de nematocistos. **D.** Pólipo minúsculo, ou fase de hidroide, que se desenvolve a partir da larva plânula. Eles podem produzir mais pólipos por brotamento (frústulas) ou produzir brotos de medusa.

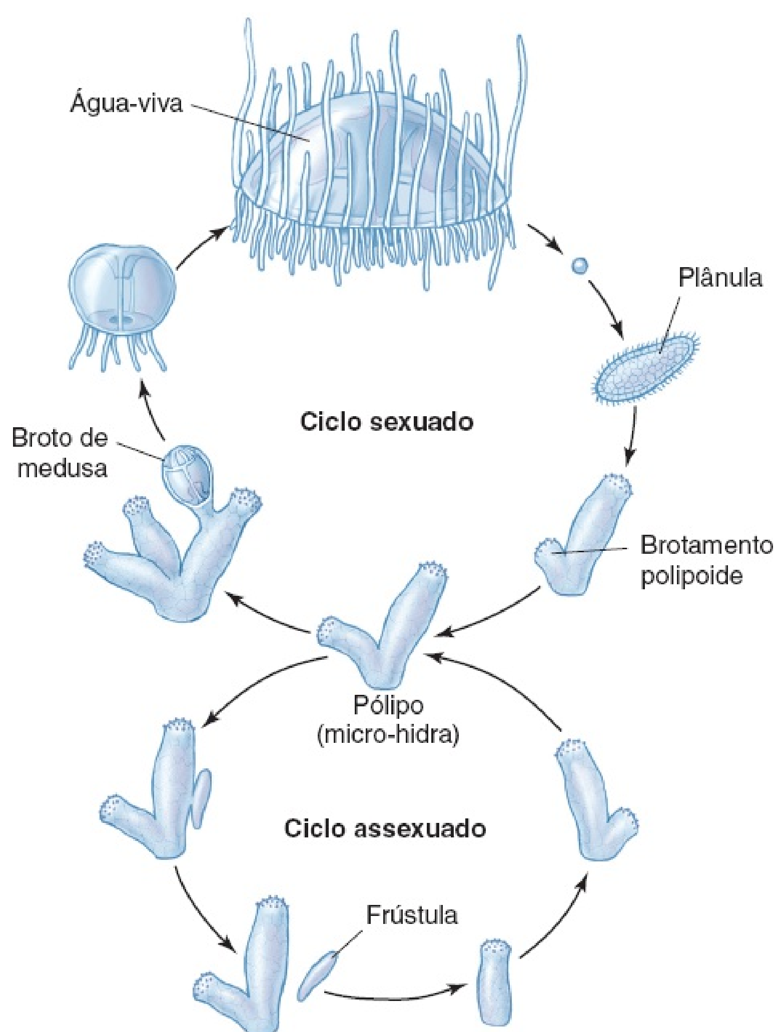


Figura 13.12 Ciclo de vida de *Craspedacusta*, um hidrozoário de água doce. O pólipo tem três formas de reprodução assexuada: por brotamento de novos indivíduos, que podem permanecer fixados ao indivíduo parental (formação de colônia); por constrição de larvas não ciliadas semelhantes às plânulas (frústulas), que podem deslocar-se e dar origem a novos pólipos; e pela produção de brotos de medusas que se desenvolvem em águas-vivas sexuadas.

O corpo de uma hidra pode estender-se até um comprimento de 25 a 30 mm ou pode contrair-se em uma pequena massa gelatinosa. Trata-se de um tubo cilíndrico com a extremidade aboral projetada em um pedúnculo afilado, terminando em um **disco basal** (ou pedal) para fixação.

Alimentação e digestão. As hidras alimentam-se de uma variedade de pequenos crustáceos, larvas de insetos e vermes anelídeos. A boca, situada em uma elevação cônica denominada **hipostômio**, é cercada por 6 a 10 tentáculos ocos que, como o corpo, podem se estender enormemente quando o animal está faminto.

A boca abre-se na **cavidade gastrovascular**, que se comunica com as cavidades dos tentáculos. A hidra aguarda sua presa com os tentáculos estendidos (Figura 13.13). O organismo que é alimento, ao roçar seus tentáculos, pode ser arpoado por dezenas de nematocistos que o tornam impotente, embora possa ser maior que a hidra. Os tentáculos movem-se em direção à boca, que lentamente se amplia. A boca, bem umedecida com secreções mucosas, desliza sobre e ao redor da presa, engolindo-a totalmente.



Figura 13.13 Hidra captura, com os nematocistos de seus tentáculos, uma pulga-d'água imprudente. Essa hidra já contém uma pulga d'água previamente ingerida.

No interior da cavidade gastrovascular, células glandulares despejam enzimas sobre o alimento. A digestão é extracelular, mas muitas partículas alimentares são envolvidas por pseudópodes de células nutritivo-musculares da gastroderme, onde a digestão intracelular ocorre.

As **células nutritivo-musculares** são geralmente células colunares altas e têm bases lateralmente estendidas que contêm miofibrilas. As miofibrilas estão dispostas em ângulo reto em relação ao corpo ou ao eixo do tentáculo, e assim formam uma camada muscular circular. No entanto, essa camada muscular em hidras é muito fraca, e a extensão longitudinal do corpo e tentáculos é alcançada, principalmente, pelo aumento do volume de água na cavidade gastrovascular. A água é trazida para dentro através da boca pelo batimento dos cílios das células nutritivo-musculares. Assim, a água na cavidade gastrovascular funciona como um **esqueleto hidrostático**. As células gastrodérmicas em hidras verdes (*Chlorohydra*) (Gr. *chloros*, verde, + *hydra*, um monstro mítico de nove cabeças morto por Hércules) têm algas verdes (zooclorelas), que dão a cor a essas hidras. Trata-se, provavelmente, de um mutualismo simbiótico, porque as algas usam o dióxido de carbono da respiração da hidra para formar compostos orgânicos úteis para o hospedeiro. As algas recebem em troca, provavelmente, abrigo e outras necessidades fisiológicas.

As **células intersticiais** estão espalhadas entre as bases das células nutritivas. Elas se transformam em outros tipos de células, quando a necessidade surge.

Os cnidócitos não estão presentes na gastroderme.

Epiderme. A camada epidérmica contém células epitélio-musculares, glandulares, cnidócitos, sensoriais e nervosas. As **células epitélio-musculares** compõem a maior parte da epiderme e servem igualmente como cobertura e contração muscular (Figura 13.5). As bases da maioria dessas células estão estendidas paralelamente aos tentáculos ou ao eixo do corpo, e contêm miofibrilas, formando assim uma camada muscular longitudinal próxima à mesogleia. A contração dessas fibrilas encurta o corpo ou os tentáculos.

As **células intersticiais** são células-tronco indiferenciadas encontradas entre as bases das células epitélio-musculares. A diferenciação das células intersticiais produz cnidoblastos, células sexuais, brotos, células nervosas e outras, mas geralmente não produz células epitélio-musculares (as quais reproduzem a si mesmas).

As **células glandulares** são células altas localizadas ao redor do disco basal e da boca, que secretam uma substância adesiva para aderência e, às vezes, uma bolha de gás para flutuação (Figura 13.4).

Os **cnidócitos** ocorrem em toda a epiderme. As hidras têm três tipos funcionais de cnidas: aquelas que penetram na presa e injetam veneno (penetrantes, Figura 13.4), aquelas que envolvem e emaranham a presa (volventes) e aquelas que secretam uma substância adesiva utilizada para locomoção e adesão (glutinantes).

As **células sensoriais** espalham-se entre as outras células epidérmicas, especialmente próximas à boca e tentáculos e no disco basal. A extremidade livre de cada célula sensorial tem um flagelo que é o receptor sensorial para os estímulos químicos e táteis. A outra extremidade ramifica-se em processos finos que fazem sinapses com células nervosas.

As **células nervosas** da epiderme são geralmente multipolares (têm muitos processos), embora, em alguns cnidários, as células possam ser bipolares (com dois processos). Seus processos (axônios) formam sinapses com as células sensoriais, outras células nervosas, células epitélio-musculares e cnidócitos. Existem tanto sinapses de mão única (morfologicamente assimétricas) como de mão dupla com outras células nervosas.

Reprodução. As hidras reproduzem-se sexuada e assexuadamente. Na reprodução assexuada, brotos aparecem como extrusões da parede do corpo e desenvolvem-se em hidras jovens que, eventualmente, se separam do indivíduo parental. A maioria das espécies é dioica. As gônadas temporárias (Figura 13.14) normalmente aparecem no outono, estimuladas pelas temperaturas mais baixas e, talvez, também por uma aeração reduzida das águas paradas. Os testículos e ovários, quando presentes, aparecem como projeções arredondadas sobre a superfície do corpo (Figura 13.14). Os óvulos no ovário geralmente amadurecem um de cada vez e são fertilizados pelo esperma liberado na água.



Figura 13.14 Hidra com broto em desenvolvimento e ovário.

Os zigotos sofrem uma clivagem holoblástica para formar uma blástula oca. A parte interna da blástula sofre delaminação para formar o endoderma, e a mesogleia é formada entre o ectoderma e o endoderma. Um cisto forma-se ao redor do embrião antes de ele se desprender da mãe, permitindo que sobreviva durante o inverno. As hidras jovens eclodem na primavera quando o tempo é favorável.

Outros hidrozoários

Os membros das ordens Siphonophora e Chondrophora estão entre os Hydrozoa mais especializados. Eles formam colônias polimórficas que nadam ou flutuam e contêm vários tipos de medusas e pólipos modificados.

Há vários tipos de indivíduos polipoides. Os gastrozooides são os pólipos alimentadores, com um único tentáculo longo que surge da base de cada um. Alguns desses tentáculos urticantes longos tornam-se separados do pólipo de alimentação e são chamados **dactilozooides**, ou tentáculos pescadores. Esses tentáculos paralisam as presas e as trazem aos pólipos de alimentação. Entre os indivíduos medusoides modificados estão os **gonóforos**, os quais são pouco mais que sacos que contêm ovários ou testículos.

Physalia (Gr. *physallis*, bexiga), a caravela-do-mar (Figura 13.15), é uma colônia com um flutuador arco-íris em tons de azul e cor-de-rosa, que a transporta ao longo das águas de superfície dos mares tropicais. Muitas são sopradas às praias na costa oriental dos EUA. Os tentáculos longos e graciosos, na realidade zooides, estão carregados com nematocistos e são capazes de infligir ferroadas dolorosas. Acredita-se que o flutuador, denominado **pneumatóforo**, tenha se expandido a partir do pólipo larval original. Ele contém um saco que surge da parede corporal e está preenchido por um gás semelhante ao ar. O flutuador age como um tipo de provedor para gerações futuras de indivíduos que brotam dele e ficam nele pendurados, suspensos na água. Alguns sifonóforos, como *Stephalia* e *Nectalia*, têm sinos natatórios além de um flutuador.



Figura 13.15 Uma colônia da caravela-do-mar, *Physalia physalis* (ordem Siphonophora, classe Hydrozoa). As colônias frequentemente vagueiam nas praias ao Sul dos EUA, onde representam um perigo para os banhistas. Cada colônia de tipos de medusa e pólipo está integrada para agir como um único indivíduo. Até 1.000 zooides podem ser encontrados em uma colônia. Os nematocistos secretam uma neurotoxina poderosa.

As espécies invasoras criam problemas para os ecossistemas existentes em todo o mundo. Os invasores aquáticos, em geral, atingem novos *habitats* através da descarga de água de lastro de navios transoceânicos. Os biólogos pensavam que poucos cnidários pelágicos invadiriam dessa maneira, porque a captação da água de lastro e descarga prejudicaria as frágeis medusas. No entanto, *Turritopsis dohrnii*, um hidrozoário com uma distribuição mundial, demonstra o potencial surpreendente de evolução adaptativa do ciclo de vida. As medusas danificadas ou famintas dessa espécie não morrem; em vez disso, elas se transdiferenciam em cistos bentônicos altamente resistentes que contêm tecido vivo. Os cistos são depositados em novas localidades, abrindo-se para liberar pequenos pólipos, que começam o ciclo de vida de novo. Amostras genéticas mostram que populações dessa espécie estreitamente aparentadas agora ocorrem em partes bastante separadas do mundo.

Outros hidrozoários secretam esqueletos calcários maciços que se assemelham aos corais verdadeiros (Figura 13.16). Eles às vezes são denominados **hidrocorais**.

Classe Scyphozoa

A classe Scyphozoa (Gr. *skyphos*, taça) inclui a maioria das águas-vivas maiores. Alguns cifozoários, como *Cyanea* (Gr. *kyanos*, substância azul-escura), podem atingir um diâmetro do sino que excede os 2 m e tentáculos com 60 a 70 m de extensão (Figura 13.17), mas a maioria varia de 2 a 40 cm de diâmetro. A maioria flutua ou nada no mar aberto, algumas até mesmo a profundidades de 3.000 m. O movimento é provido por pulsações rítmicas do sino.

Os sinos das diferentes espécies variam desde uma forma rasa de pires até um capacete fundo ou forma de cuia, mas um véu nunca está presente. Os tentáculos ao redor do sino, ou umbrela, podem ser numerosos ou poucos, e curtos, como em *Aurelia* (L., *aurum*, ouro; Figura 13.18), ou longos, como em *Cyanea*. A margem da umbrela é lobada, normalmente com cada entalhe, ou nó, com um par de **lóbulos** ou **abas**, e entre eles há um órgão dos sentidos denominado **ropálio** (tentaculocisto). *Aurelia* tem 8 desses entalhes. Alguns cifozoários têm 4, outros 16. Cada ropálio é arredondado e contém um estatocisto oco, utilizado para equilíbrio, e um ou dois poros forrados com epitélio sensorial. Em algumas espécies, os ropálios também têm ocelos.

O **sistema nervoso** em cifozoários é uma rede nervosa, com uma rede subumbrelar, que controla as pulsações do sino, e outra rede mais difusa, que controla as reações locais como alimentação.

Os tentáculos, manúbrio e, frequentemente, toda a superfície do corpo são bem supridos de nematocistos que podem ocasionar ferroadas dolorosas. Porém, a função primária dos nematocistos dos cifozoários não é atacar os seres humanos, mas

sim paralisar os animais que servem como presa, os quais são transportados aos lobos orais por outros tentáculos ou dobrando-se a margem do sino.





Figura 13.16 Esses hidrozoários formam esqueletos calcários que se assemelham aos dos corais verdadeiros. **A.** *Stylaster roseus* (ordem Stylasterina) geralmente acontece em cavernas e fendas nos recifes de coral. Essas frágeis colônias se ramificam em um único plano e podem ser brancas, rosa, roxas, vermelhas ou vermelhas com as pontas brancas. **B.** Espécies de *Millepora* (ordem Milleporina) formam colônias ramificadas ou flabeliformes e, frequentemente, crescem sobre o esqueleto córneo das gorgônias (Figura 13.34), como mostrado aqui. Elas têm uma quantidade generosa de nematocistos poderosos que produzem uma sensação de queimadura na pele humana, ganhando justamente o nome comum de coral-de-fogo. A foto inserida mostra os tentáculos estendidos.

A boca é centralizada no lado da subumbrela. O manúbrio normalmente forma quatro **braços orais** com frisos que são utilizados para captura e ingestão da presa. A boca leva a um estômago.

Internamente, estendendo-se para fora do estômago dos cifozoários, há quatro **bolsas gástricas** nas quais a gastroderme se estende inferiormente em pequenas projeções, semelhantes a tentáculos, chamadas **filamentos gástricos**. Esses filamentos estão cobertos com nematocistos para paralisar qualquer presa que ainda possa estar ali se debatendo. Os filamentos gástricos estão ausentes nas hidromedusas. Um complexo sistema de **canais radiais** ramifica-se a partir das bolsas até um **canal anelar** na margem, e forma uma parte da cavidade gastrovascular.

Aurelia, a familiar "água-viva-de-lua" (Figura 13.18), alimenta-se de pequenos animais planctônicos. Suas medusas, de 7 a 10 cm de diâmetro, são comuns em águas ao largo das costas leste e oeste dos EUA. O sino tem tentáculos relativamente curtos, não utilizados para a captura de alimento. Os itens alimentares são capturados no muco da superfície umbrelar, e são levados a "bolsas alimentares" na margem da umbrela por meio de cílios. Desse local, lobos orais ciliados levam o alimento à cavidade gastrovascular. Os cílios na camada da gastroderme mantêm uma corrente d'água para movimentação, trazendo alimento e oxigênio ao estômago e expelindo os restos.



Figura 13.17 Uma água-viva gigantesca, *Cyanea capillata* (ordem Semaeostomeae, classe Scyphozoa). Uma espécie do Atlântico Norte, *Cyanea*, alcança um diâmetro do sino que excede os 2 m. Lá ela é conhecida pelos pescadores como a "gordura-de-mar".

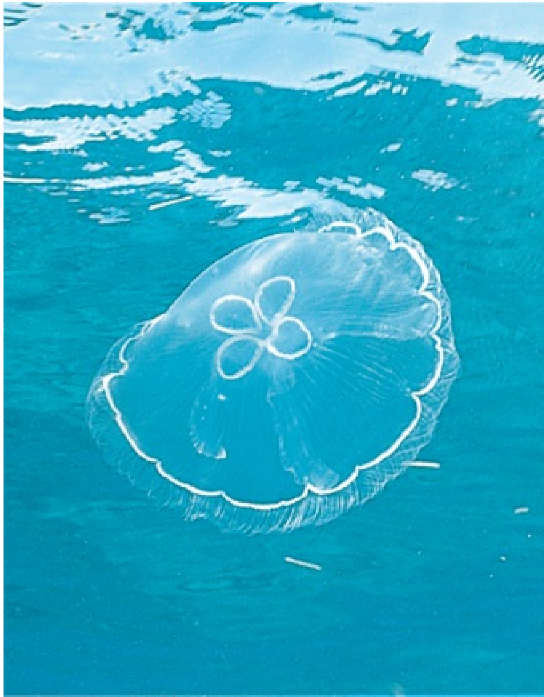


Figura 13.18 A medusa de *Aurelia aurita* (classe Scyphozoa) tem distribuição cosmopolita. Ela se alimenta de organismos planctônicos capturados pelo muco disposto sobre sua umbrela.

Os sexos são separados, com gônadas localizadas nas bolsas gástricas. A fertilização é interna, com os espermatozoides

sendo levados por correntes ciliares até dentro da bolsa gástrica da fêmea. Os zigotos podem se desenvolver na água do mar ou ser incubados em dobras dos braços orais. A larva plânula ciliada torna-se aderida e desenvolve-se em um **cifístoma**, uma forma semelhante à hidra (Figura 13.19) que pode brotar e produzir pólipos clonais. Por um processo de **estrobilação**, o cifístoma de *Aurelia* produz uma série de brotos em forma de pratos, **éfiras**, e é assim denominado um **estróbilo** (Figura 13.19). Quando as éfiras se desprendem, elas crescem até se tornarem águas-vivas maduras.

O ciclo de vida que foi descrito é típico dos cifozoários, mas há alguma variação dentro da classe. Em algumas espécies, a larva se desenvolve diretamente em uma medusa, e o estágio de pólipo está ausente.

Os cifozoários *Cassiopeia* e *Rhizostoma* também exibem formas corpóreas diferentes. Os que visitam a Flórida frequentemente notam uma medusa que está de "cabeça para baixo". *Cassiopeia* (L. a rainha mítica da Etiópia) é normalmente encontrada deitada sobre suas "costas" em lagunas rasas, em contraste com o hábito nadador que é usual das medusas. Ela também tem uma boca pouco usual, bastante ramificada. Uma forma de boca semelhante pode ser vista em *Rhizostoma* (Gr. *rhiza*, raiz, + *stoma*, boca), de águas mais frias. Ambos os animais pertencem a um grupo de cifozoários sem tentáculos na margem da umbrela e com uma estrutura característica de braços orais. Durante o desenvolvimento, as extremidades dos lobos orais dobram-se e fundem-se, formando canais **(canais braquiais** ou **dos braços)**, que se tornam altamente ramificados. Esses canais abrem-se à superfície em intervalos frequentes através de poros chamados "bocas"; a boca original é obliterada na fusão dos lobos orais. Os organismos planctônicos aprisionados no muco dos braços orais com frisos são transportados por meio de cílios às bocas e, então, para cima nos canais braquiais até a cavidade gástrica. A margem da umbrela de *Cassiopeia* contrai-se aproximadamente 20 vezes por minuto, criando correntes de água para trazer o plâncton em contato com o muco e nematocistos de seus lobos orais. Seus tecidos são abundantemente providos de dinoflagelados simbióticos (Capítulo 11) (**zooxantelas**). Como elas ficam expostas ao sol nas águas rasas, *Cassiopeia* lembra, de várias maneiras, grandes flores.

Classe Staurozoa

Os animais dessa classe são comumente chamados de estauromedusas e eram anteriormente considerados como cifozoários incomuns, mesmo que seu ciclo de vida não incluísse uma fase de medusa. O corpo do pólipo solitário é peduncular (Figura 13.20) e utiliza um disco adesivo para fixar-se às algas e outros objetos do fundo do mar. A parte de cima do pólipo lembra uma medusa, embora interpretações anteriores descrevam que o fundo da "medusa" se assemelharia a um pólipo. A parte de cima do pólipo tem oito extensões ("braços") que rodeiam a boca, e cada braço termina em conjuntos de tentáculos. Os pólipos se reproduzem sexualmente. As plânulas não são nadadoras e desenvolvem-se diretamente em um novo pólipo.

Figura 13.19 Ciclo de vida de *Aurelia*, uma medusa de cifozoários marinhos.

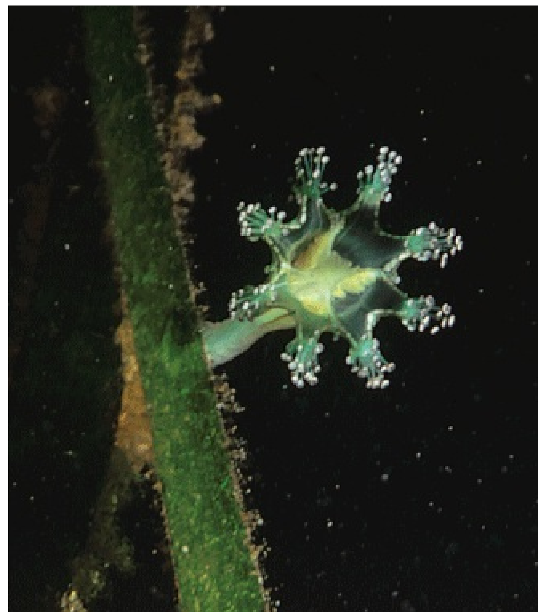


Figura 13.20 *Thaumatoscyphus hexaradiatus* é um exemplo da classe Staurozoa.

Classe Cubozoa

Os Cubozoa foram considerados até recentemente uma ordem (Cubomedusae) de Scyphozoa. A medusa é a forma predominante (Figura 13.21); o pólipo é inconspícuo e, na maioria dos casos, desconhecido. Algumas medusas de cubozoários podem atingir até 25 cm de altura, mas a maioria tem cerca de 2 a 3 cm. Os sinos são quase quadrados em um corte transversal. Um tentáculo ou um grupo de tentáculos é encontrado em cada canto do quadrado na margem do sino. A base de cada tentáculo é diferenciada em uma lâmina endurecida e achatada chamada **pedálio** (Figura 13.21). Os ropálios estão presentes, cada um com seis olhos e outros órgãos dos sentidos adicionais. Há duas cópias de cada um dos três tipos de olhos: duas formas de ocelos e um olho sofisticado na forma de uma câmera, com córnea e lentes celulares. A margem da umbrela não é lobulada, e a borda subumbrelar dobra-se para dentro para formar um **velário**. O velário funciona como o véu das medusas dos hidrozoários, aumentando a eficiência nadatória, mas ele difere estruturalmente. As cubomedusas são nadadoras vigorosas e predadoras vorazes, alimentando-se principalmente de peixes em áreas próximas à costa, como manguezais. As ferroadas de algumas espécies podem ser fatais aos seres humanos.

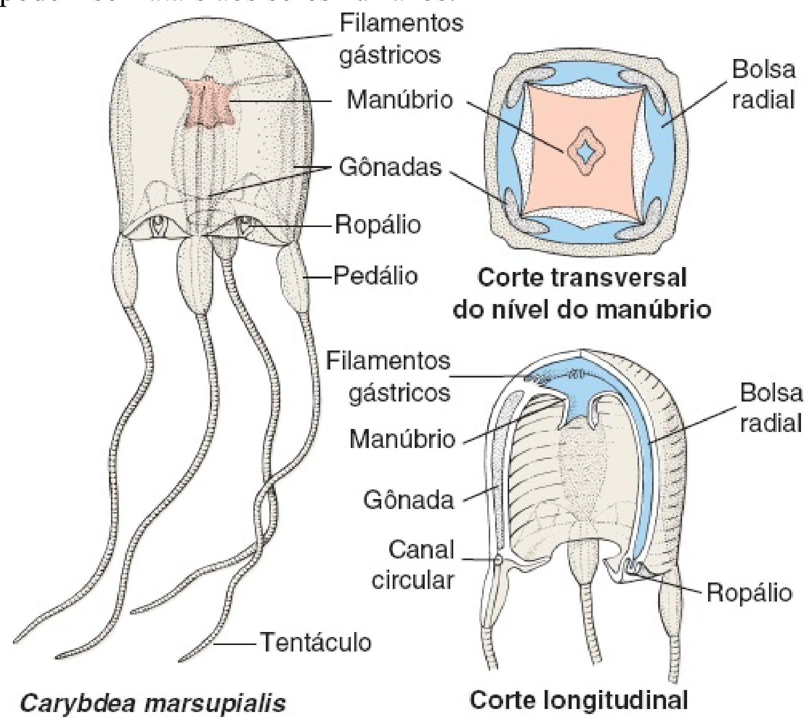


Figura 13.21 *Carybdea*, uma medusa dos cubozoários.

O ciclo de vida completo é conhecido apenas para uma espécie, *Tripedalia cystophora* (L. *tri*, três + Gr. *pedalion*, leme). O pólipo é minúsculo (1 mm de altura), solitário e séssil. Os novos pólipos brotam lateralmente, separam-se e saem rastejando. Os pólipos não produzem éfiras, mas se metamorfoseiam diretamente em medusas.

Chironex fleckeri (Gr. *cheir*, mão + *nexis*, nadando) é uma grande cubomedusa conhecida como a vespa-do-mar. Suas ferroadas são bastante perigosas, às vezes fatais. A maioria das fatalidades foi relatada para as águas australianas tropicais, normalmente após ferroadas bastante maciças. As testemunhas descrevem as vítimas como estando cobertas com "metros e metros de um fio molhado e pegajoso". As ferroadas são muito dolorosas e a morte, se vier a ocorrer, acontece em uma questão de minutos. Se não ocorrer a morte dentro de 20 min após as ferroadas, a completa recuperação é provável.

Classe Anthozoa

Os antozoários, ou "animais-flor", são pólipos com uma aparência de flor (Figura 13.22). Não há nenhuma fase de medusa. Os Anthozoa são todos marinhos e são encontrados em águas profundas e rasas, bem como em mares polares e em mares tropicais. Eles variam bastante em tamanho e podem ser solitários ou coloniais. Muitas formas são sustentadas por esqueletos.

A classe tem três subclasses: **Hexacorallia** (ou **Zoantharia**), que contém as anêmonas-do-mar, corais-pétreos e outros; **Ceriantipatharia**, que contém somente anemonas-de-tubo e corais-espinhosos; e **Octocorallia** (ou **Alcyonaria**), que contém corais-moles e córneos, como penatuláceos, gorgônias e outros. Zoantários e Ceriantipatharia têm um plano **hexâmero** (de seis ou de múltiplos de seis) ou uma simetria polimérica e têm tentáculos tubulares simples organizados em uma ou mais

coroas no disco oral. Os Octocorallia são **octômeros** (construídos em um plano de oito) e sempre com oito tentáculos pinados (em forma de pena) organizados ao redor da margem do disco oral (Figura 13.23).

A cavidade gastrovascular é grande e dividida por septos, ou mesentérios, que são extensões dentro da parede do corpo. Onde um septo se estende para dentro da cavidade gastrovascular a partir da parede do corpo, outro se estende do lado diametralmente oposto; assim, eles são ditos **casados**. Em Hexacorallia, os septos não são somente casados; eles também são **pareados** (Figura 13.24). O arranjo muscular varia entre os diferentes grupos, mas normalmente apresentam os músculos circulares na parede do corpo e longitudinais e transversais nos septos.



Figura 13.22 As anêmonas-do-mar são as coloridas e familiares "flores marinhas" das poças de maré, rochas e pilastras da zona entremarés. A maioria, no entanto, é do sublitoral, e sua beleza é raramente revelada aos olhos humanos. Essas são anêmonas-do-mar rosa. *Tealia piscivora* (subclasse Hexacorallia, classe Anthozoa).

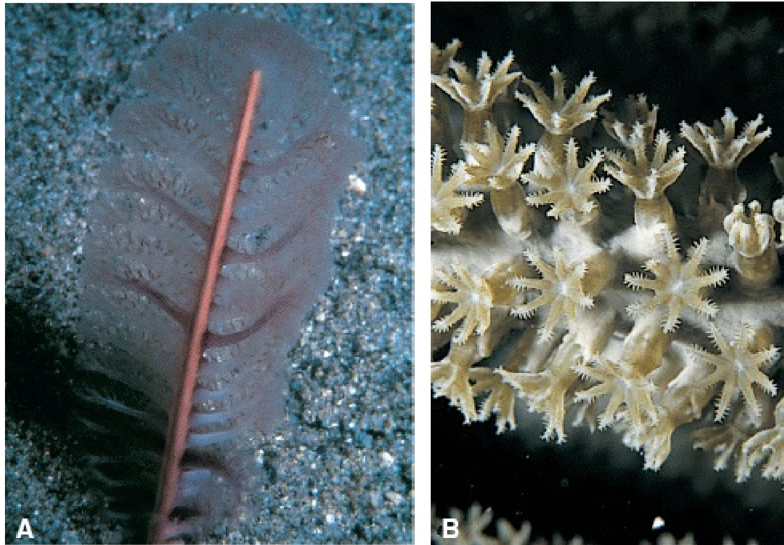


Figura 13.23 A. O penatuláceo do Mar Branco *Pteroeides* sp. das Ilhas Salomão. Os penatuláceos são formas coloniais que habitam os substratos não consolidados. A base do corpo carnudo do pólipo primário é enterrada no substrato. Ela dá origem a pólipos secundários numerosos e ramificados. **B.** Detalhe de uma gorgônia. É aparente a característica dos tentáculos pinados da subclasse Octocorallia.

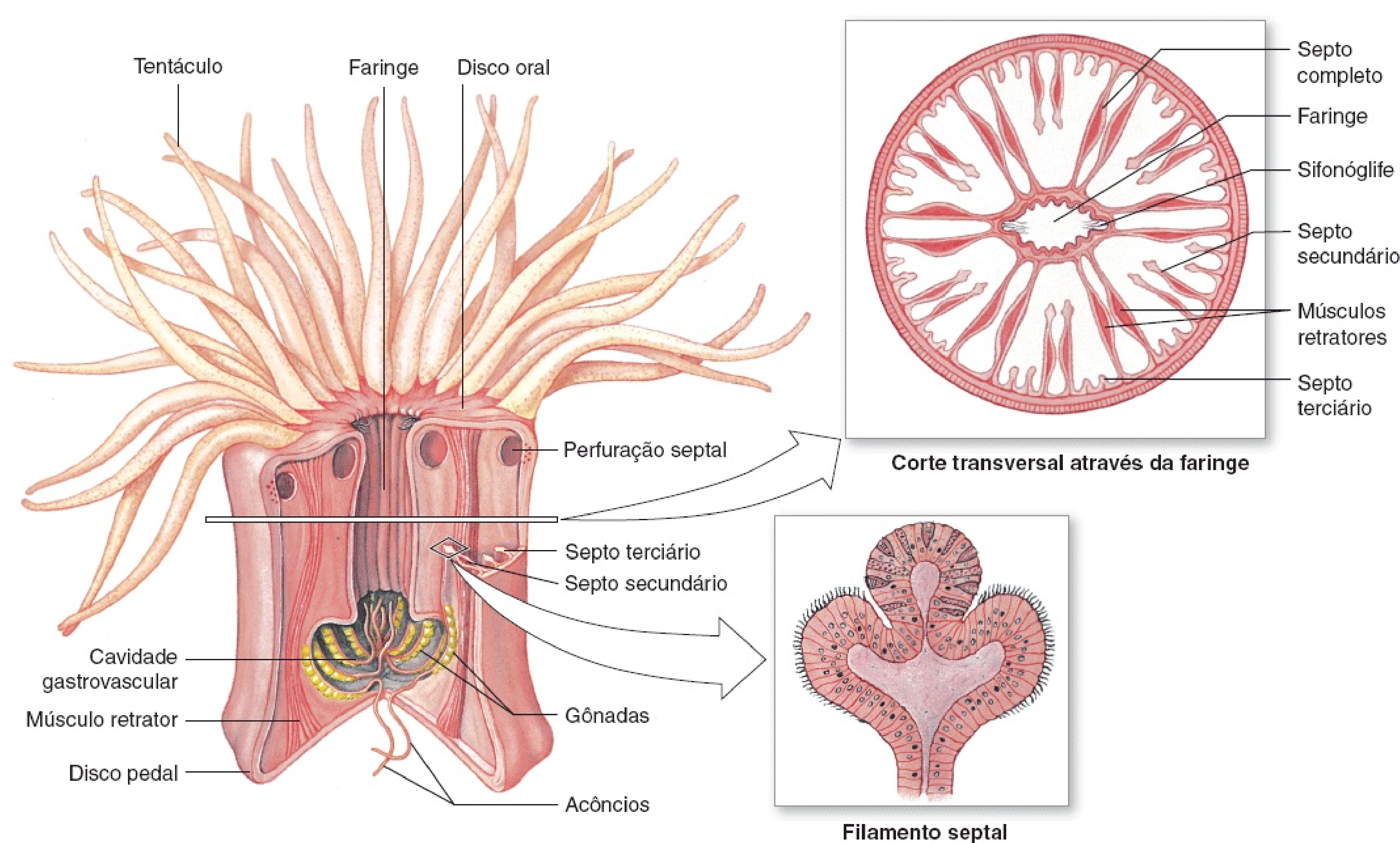


Figura 13.24 Estrutura de uma anêmona-do-mar. Os bordos livres dos septos e filamentos dos acôncios estão equipados com nematocistos para completar a paralisação da presa que foi iniciada pelos tentáculos.

A mesogleia é um mesênquima que contém células ameboides. Há uma tendência geral para uma simetria birradial no arranjo septal que também ocorre na forma da boca e da faringe. Não há nenhum órgão especial para respiração ou excreção.

Anêmonas-do-mar

Os pólipos de anêmonas-do-mar (ordem Actiniaria) são maiores e mais pesados que os pólipos de hidrozoários (Figura 13.22). A maioria varia em diâmetro de 5 mm ou menos até 100 mm, e de 5 mm até 200 mm de comprimento, mas alguns crescem muito mais. Algumas anêmonas-do-mar são bastante coloridas. Elas são encontradas em áreas costeiras do mundo inteiro, sobretudo em águas mais quentes. Elas se prendem, por meio de seus discos pedais, a conchas, pedras, madeira ou quaisquer substratos submersos que possam encontrar. Algumas escavam no lodo ou areia.

As anêmonas-do-mar são cilíndricas em forma, com uma coroa de tentáculos organizada em um ou mais círculos ao redor da boca do **disco oral** plano (Figura 13.24). A boca em forma de fenda conduz a uma **faringe**. Em uma ou ambas as extremidades da boca, há um entalhe ciliado, chamado de **sifonóglife**, que se estende para dentro da faringe. A sifonóglife cria uma corrente de água dirigida para dentro da faringe. Os cílios em outros locais da faringe dirigem a água para fora. As correntes assim criadas levam o oxigênio e removem os restos. Elas também ajudam a manter uma pressão do fluido interno, provendo um esqueleto hidrostático funcional em vez de um esqueleto verdadeiro como um suporte de músculos opositores.

A faringe conduz a uma **cavidade gastrovascular** grande que é dividida em seis câmaras radiais por seis pares de **septos primários (completos)**, ou **mesentérios**, estendendo-se verticalmente da parede do corpo à faringe (Figura 13.24). As aberturas entre as câmaras (perfurações septais), na parte superior da região faríngea, ajudam na circulação da água. Os septos menores **(incompletos)** subdividem parcialmente as câmaras grandes e proveem um meio de aumentar a área da superfície da cavidade gastrovascular. A extremidade livre de cada septo incompleto forma um tipo de cordão sinuoso denominado **filamento septal**, o qual é provido de nematocistos e células glandulares para a digestão. Em algumas anêmonas (como *Metridium*), as extremidades inferiores dos filamentos septais são prolongadas em **filamentos de acôncios**, também contando com nematocistos e células glandulares, que são protendidos pela boca ou por poros na parede do corpo para ajudar a capturar a presa ou defesa. Os poros também ajudam na rápida descarga de água do corpo quando o animal se sente ameaçado

e se contrai para ficar menor.

As anêmonas-do-mar são carnívoras, alimentando-se de peixes ou de quase qualquer animal vivo (e às vezes morto) de tamanho satisfatório. Algumas espécies vivem com formas minúsculas capturadas pelas correntes ciliares.

O comportamento alimentar em muitos zoantários é controlado quimicamente. Alguns respondem à glutationa reduzida. Em alguns outros, dois compostos estão envolvidos: a asparagina, um ativador da alimentação, causa um dobramento dos tentáculos na direção da boca; então, a glutationa reduzida induz a ingestão do alimento.

Os músculos são bem desenvolvidos nas anêmonas-do-mar, mas o arranjo é bastante diferente daquele dos hidrozoários. As fibras longitudinais da epiderme ocorrem somente nos tentáculos e no disco oral da maioria das espécies. Os fortes músculos longitudinais da coluna são gastrodérmicos e ficam situados nos septos (Figura 13.24). Os músculos circulares gastrodérmicos na coluna são bem desenvolvidos.

A maioria das anêmonas-do-mar pode deslizar lentamente sobre seus discos pedais. Elas podem se expandir e estirar seus tentáculos à procura de pequenos vertebrados e invertebrados, os quais podem dominar com os tentáculos e nematocistos e levá-los à boca. Quando perturbadas, as anêmonas-do-mar contraem-se e recolhem seus tentáculos e discos orais. Algumas anêmonas podem nadar por uma extensão limitada através de movimentos rítmicos de torção, os quais podem permitir escapar de inimigos como as estrelas-do-mar e os nudibrânquios. Por exemplo, *Stomphia*, ao toque de uma estrela-do-mar predadora, solta seu disco pedal do substrato e rasteja ou nada para escapar (Figura 13.25). Essa reação de fuga é suscitada apenas pelo toque da estrela, mas também pela exposição aos líquidos eliminados pela estrela ou aos extratos crus fabricados com seus tecidos. A estrela-do-mar exsuda saponinas esteroides que são tóxicas e irritantes para a maioria dos invertebrados. Os extratos de nudibrânquios também podem provocar essa reação em algumas anêmonas-do-mar.

As anêmonas-do-mar formam algumas relações mutualísticas interessantes com outros organismos. Muitas espécies abrigam dinoflagelados simbióticos (zooxantelas) dentro de seus tecidos, semelhante à associação com zooxantelas dos corais-pétreos (adiante), e as anêmonas-do-mar beneficiam-se do produto da fotossíntese da alga. Algumas anêmonas-do-mar habitualmente se prendem às conchas ocupadas por certos paguros ermitões. O paguro incentiva a relação e, encontrando suas espécies favoritas, as quais reconhece pelo toque, massageia a anêmona-do-mar até que ela se desprenda de seu substrato original e a move à concha do paguro. O paguro segura a anêmona-do-mar contra sua própria concha até que ela fique firmemente aderida. O paguro ganha da anêmona-do-mar um pouco de proteção contra os predadores. A anêmona-do-mar ganha um transporte gratuito e partículas de alimento deixadas pelo paguro.

Certos peixes-donzelas (peixes-anêmona, família Pomacentridae) formam associações com anêmonas-do-mar grandes, especialmente nas águas tropicais do Indo-Pacífico (Figura 13.26). Uma propriedade desconhecida do muco da pele do peixe faz com que os nematocistos da anêmona não disparem, mas, se algum outro peixe for infeliz e esbarrar nos tentáculos da anêmona, é provável que se torne uma refeição. A anêmona-do-mar obviamente provê abrigo para o peixe-anêmona, e os peixes podem ajudar a ventilar a anêmona-do-mar com seus movimentos, mantendo a anêmona livre de sedimento, e até mesmo atraindo uma vítima imprudente que venha buscar o mesmo abrigo.

Os sexos são separados em algumas anêmonas-do-mar, enquanto outras são hermafroditas. As espécies monoicas são **protândricas** (produzem espermatozoide primeiro e, então, os óvulos). As gônadas são organizadas nas margens dos septos e a fertilização tem lugar externamente ou na cavidade gastrovascular. O zigoto desenvolve-se em uma larva ciliada. A reprodução assexuada geralmente acontece por **laceração pedal** ou por fissão longitudinal, ocasionalmente por meio de fissão transversal ou brotamento. Na laceração pedal, pequenos pedaços do disco pedal fracionam-se, quando o animal se move, e cada um desses pedaços regenera uma pequena anêmona-do-mar.

Corais Hexacorallia

Os corais Hexacorallia pertencem à ordem Scleractinia, às vezes conhecidos como os corais verdadeiros ou pétreos. Os corais-pétreos poderiam ser descritos como anêmonas-do-mar em miniatura, vivendo em taças calcárias que eles próprios secretam (Figuras 13.27 e 13.28). Assim como as anêmonas-do-mar, a cavidade gastrovascular de um pólipo de coral é subdividida por septos organizados em múltiplos de seis (hexâmero) e seus tentáculos ocos cercam a boca, mas não há nenhuma sifonóglife.

Em vez de um disco pedal, a epiderme na base da coluna secreta uma teca de esqueleto calcário, incluindo esclerossseptos

que se projetam superiormente no pólipo entre seus septos verdadeiros (Figura 13.28). Os pólipos vivos podem retrair-se na segurança de sua teca quando não estão se alimentando. Uma vez que o esqueleto é secretado abaixo do tecido vivo em vez de no seu interior, o material calcário é um exoesqueleto. Em muitos corais coloniais, o esqueleto pode ficar volumoso, construído ao longo de muitos anos, com o coral vivo formando uma lâmina de tecido por cima de sua superfície (Figura 13.29). As cavidades gastrovasculares dos pólipos estão todas conectadas por essa lâmina de tecido.

Três outras pequenas ordens são reconhecidas em Zoantharia.

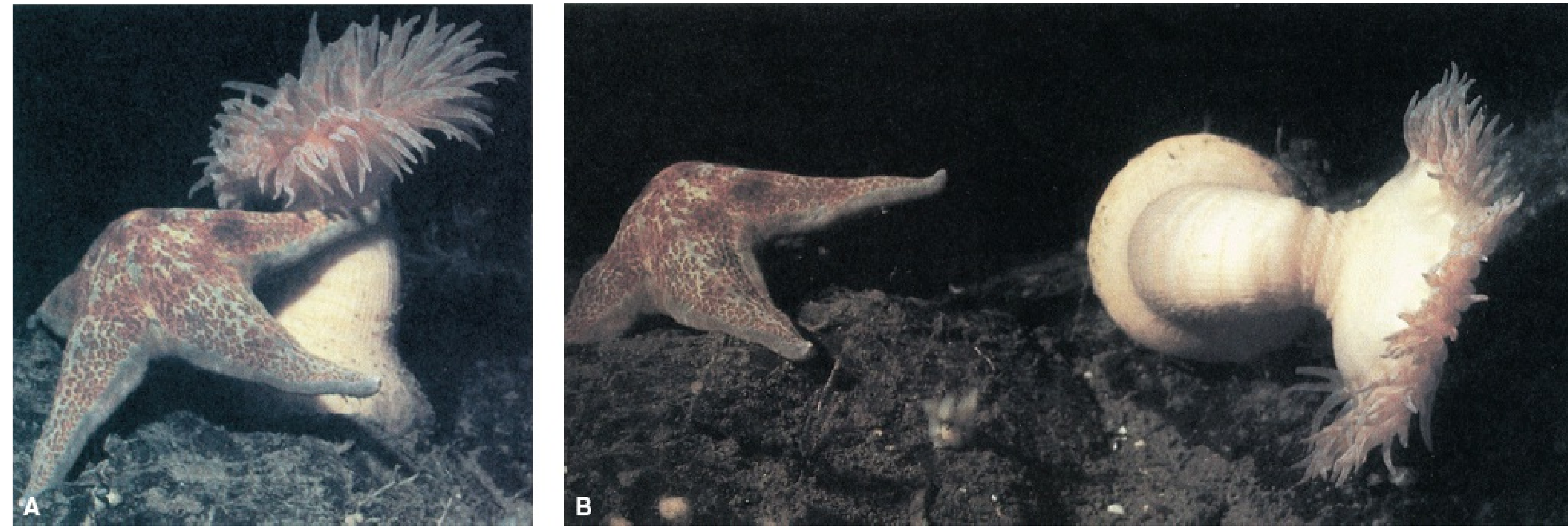


Figura 13.25 A. Uma anêmona-do-mar que nada. **B.** Quando atacada pela estrela-do-mar predadora *Dermasterias*, a anêmona-do-mar *Stomphia didemon* (subclasse Hexacorallia, classe Anthozoa) desprende-se do substrato e rola ou nada de maneira espasmódica para um local mais seguro.



Figura 13.26 O peixe-palhaço (*Amphiprion chrysopterus*) aninha-se aos tentáculos de sua anêmona-do-mar hospedeira. Os peixes-anêmona não causam as ferroadas de seus hospedeiros, mas podem atrair outros peixes que não desconfiam da situação para se tornarem refeições para a anêmona.



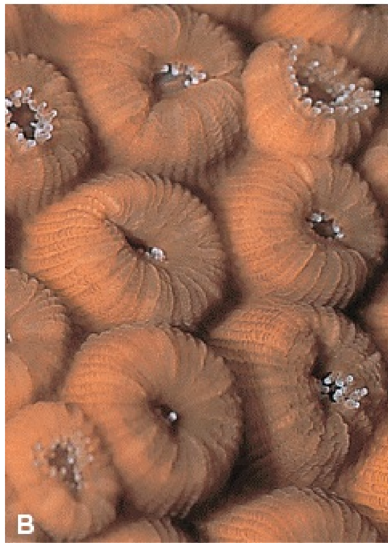




Figura 13.27 A. O coral-sol *Tubastrea* sp. Seus pólipos formam grupos semelhantes a aglomerados de anêmonas-do-mar. Embora sejam frequentemente encontrados nos recifes de corais, *Tubastrea* não é um coral construtor de recife (não hermatípico) e não tem zooxantela simbiótica em seus tecidos. **B.** Os pólipos de *Montastrea cavernosa* são firmemente recolhidos durante o dia, mas se abrem para se alimentar à noite, como em **C** (subclasse Hexacorallia).

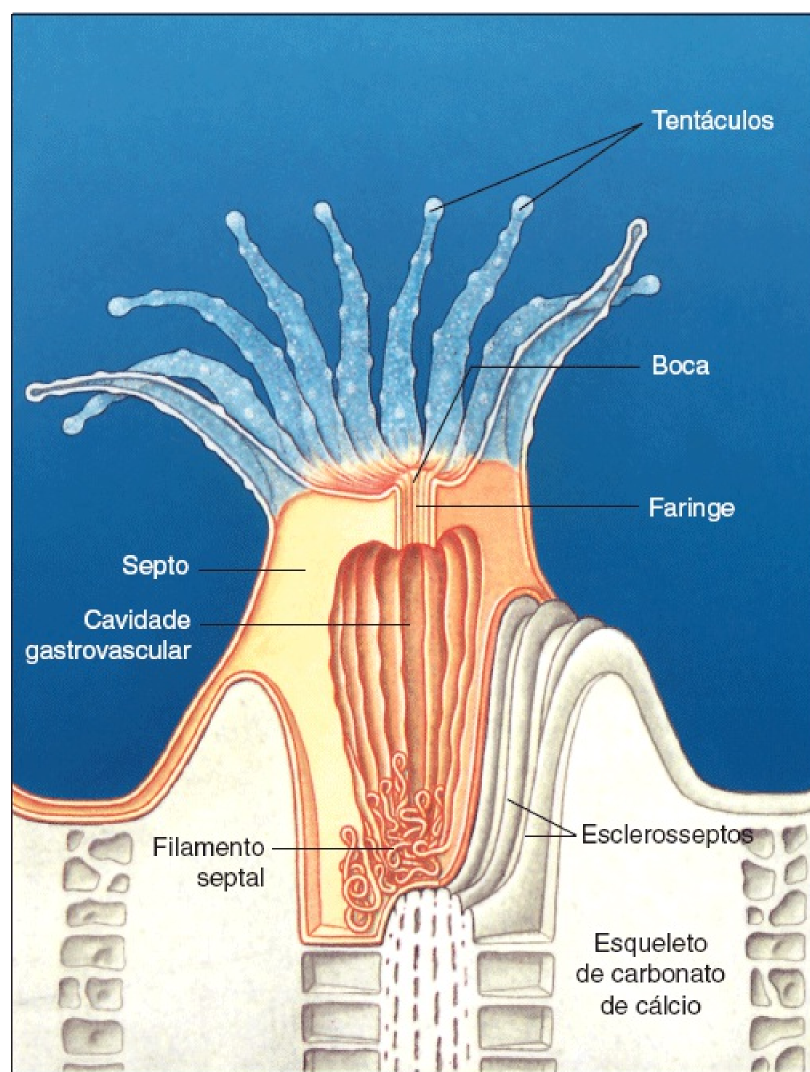


Figura 13.28 Pólipo de coral Hexacorallia (ordem Scleractinia) mostrando o coralito calcário (exoesqueleto), a cavidade gastrovascular, os esclerosseptos, os septos e os filamentos do septo.



Figura 13.29 O coral *Montastrea annularis* (subclasse Hexacorallia, classe Anthozoa). As colônias podem

crescer até 3 m de altura.

Anêmonas-de-tubo e corais espinhosos

Os membros da subclasse Ceriantipatharia têm os septos não pareados. As anêmonas-de-tubo (ordem Ceriantharia) (Figura 13.30) são solitárias e vivem enterradas em sedimentos moles até o nível do disco oral. Elas ocupam tubos construídos com muco secretado e filamentos de organelas semelhantes aos nematocistos, nos quais podem se retrair. Os corais espinhosos ou corais-negros (ordem Antipatharia) (Figura 13.31) são coloniais e fixos a um substrato firme. Seu esqueleto é de um material córneo com espinhos. Ambas as ordens são pequenas em número de espécies e estão limitadas aos mares de águas mais quentes.

Corais Octocorallia

Os Octocorallia (Alcyonaria) têm estritamente uma simetria octômera, com oito tentáculos pinados e oito septos completos não pareados (Figura 13.23). Todos eles são coloniais, e as cavidades gastrovasculares dos pólipos comunicam-se por um sistema de tubos gastrodérmicos chamado **solênios** (Figura 13.32). Os solênios atravessam a extensa mesogleia **(cenênquima),** na maioria dos Octocorallia, e a superfície de suas colônias é coberta por epiderme. O esqueleto é secretado no cenênquima e contém espículas calcárias, espículas fundidas ou uma proteína córnea, frequentemente em uma combinação destes. Assim, o suporte esquelético da maioria dos Octocorallia é um endoesqueleto. A variação em padrão entre as espécies de Octocorallia dá a grande variedade de formas das colônias: dos corais-moles como *Dendronephthya* (Figura 13.33), com suas espículas espalhando-se pelo cenênquima, para os suportes axiais duros de corais flabeliformes e outras gorgônias (Figura 13.34), até as espículas fundidas do gênero *Tubipora*. A *Renilla* (L. *ren*, rim + *illa*, sufixo) é uma colônia que lembra uma flor de violeta. Seus pólipos são embutidos no lado superior carnudo e um pedúnculo curto que suporta a colônia é enterrado no substrato marinho. *Ptilosarcus* (Gr. *ptilon*, pena, + *sarkos*, carne), uma gorgônia flabeliforme, é um membro da mesma ordem e pode alcançar um comprimento de 50 cm (Figura 13.23).



Figura 13.30 Uma anêmona-de-tubo (subclasse Ceriantipatharia, ordem Ceriantharia) estende-se a partir de seu tubo à noite. Seu disco oral tem longos tentáculos ao redor da margem e tentáculos curtos ao redor da boca.

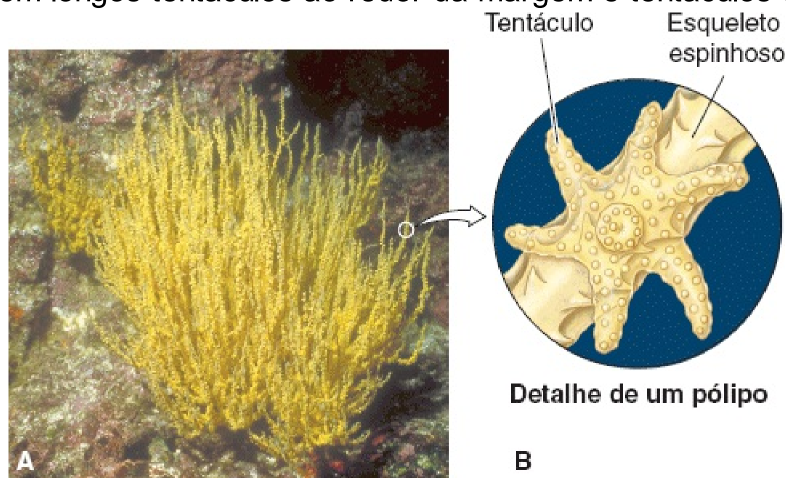


Figura 13.31 **A.** Colônia de *Antipathes*, um coral-negro ou espinhoso (ordem Antipatharia, subclasse

Ceriantipatharia, classe Anthozoa). Mais abundantes em águas mais profundas nos trópicos, os corais-negros secretam um esqueleto duro proteico que pode ser trabalhado em joalherias. **B.** Os pólipos de Antipatharia têm seis tentáculos simples não retráteis. Os processos espinhosos no esqueleto são a origem do nome comum: corais espinhosos.

A graciosa beleza dos Octocorallia – em tons de amarelo, vermelho, laranja e roxo – ajuda a criar os "jardins submarinos" dos recifes de coral.

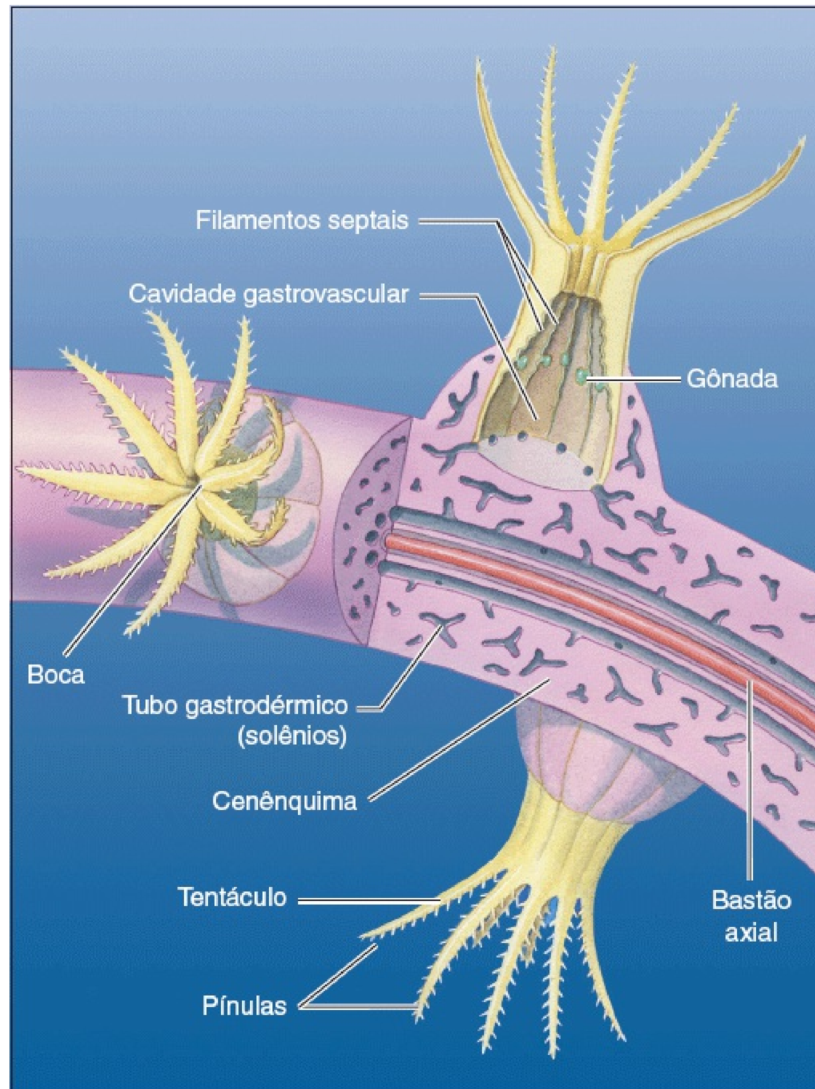


Figura 13.32 Pólipos de um coral Octocorallia. Note os oito tentáculos pinados, cenênquima e solênios. Eles têm um endoesqueleto de espículas calcárias e, frequentemente, com uma proteína córnea, a qual pode estar na forma de um bastão axial.



Figura 13.33 Um coral-mole, *Dendronephthya* sp. (ordem Alcyonacea, subclasse Octocorallia, classe Anthozoa), em um recife de coral do Pacífico. As cores vistosas desse coral mole variam de cor-de-rosa e amarelo até um

vermelho brilhante e contribuem muito para colorir os recifes do Indo-Pacífico.

Recifes de coral

Os recifes de coral estão entre os ecossistemas mais produtivos que existem, com uma diversidade de formas de vida coloridas e belas que só encontra rival nas florestas úmidas tropicais. São grandes formações de carbonato de cálcio (calcário) em mares tropicais rasos que são depositadas por organismos vivos ao longo de milhares de anos; as plantas e os animais vivos são limitados à camada de cobertura dos recifes, onde eles acrescentam mais carbonato de cálcio àquele já depositado por seus antecessores. Os organismos mais importantes que precipitam carbonato de cálcio da água do mar para formar os recifes são os escleractínios, **corais hermatípicos** (construtores de recifes) (Figura 13.28) e **algas coralíneas**. Não apenas as algas coralíneas contribuem para a massa total de carbonato de cálcio, mas a precipitação dessa substância ajuda a unir o recife. Alguns Octocorallia e hidrozoários (especialmente *Millepora* [L. *mille*, mil, + *porus*, poro] spp., o "coral-de-fogo") (Figura 13.16B) contribuem em alguma medida para o material calcário, e uma variedade enorme de outros organismos contribui em pequenas quantidades. Porém, os corais hermatípicos (Gr. *herma*, apoio, montículo, + *typos*, tipo) parecem essenciais para a formação de grandes recifes, uma vez que tais recifes não ocorrem onde esses corais não possam viver.

Os corais hermatípicos requerem calor, luminosidade e a salinidade da água do mar não diluída. Essas exigências limitam os recifes de coral às águas rasas entre as latitudes de 30° norte e 30° sul, e os excluem das áreas com ressurgências de águas frias ou áreas próximas a desembocadura de rios maiores, com baixas salinidades e altamente turvas. Esses corais requerem luz porque eles têm dinoflagelados mutualísticos (zooxantelas) vivendo em seus tecidos. As zooxantelas microscópicas são muito importantes para os corais; sua fotossíntese e fixação de gás carbônico fornecem as moléculas alimentares para seus hospedeiros; elas reciclam fósforo e restos de compostos nitrogenados, que, caso contrário, seriam perdidos, e também aumentam a habilidade do coral em depositar carbonato de cálcio.

Essa simbiose altamente benéfica entre corais e zooxantelas é ameaçada pelo **branqueamento de corais** (Figura 13.35). O branqueamento de corais ocorre quando os corais perdem suas zooxantelas e tornam-se brancos e quebradiços. A perda das zooxantelas está correlacionada com o aquecimento global e resultante aumento da temperatura dos oceanos. À medida que as águas se aquecem, o calor danifica parte do mecanismo fotossintético das zooxantelas, levando ao acúmulo de oxidantes prejudiciais. Os oxidantes difundem-se pelos tecidos do coral destruindo a refinada relação entre os mutualistas. As zooxantelas morrem ou são expelidas, o que parece ser uma resposta imune dos corais. Uma redução inicial no número de simbiontes piora o problema porque o esqueleto altamente reflexivo dos corais resulta em ainda mais luz para as vias fotossintéticas já danificadas. Há pelo menos oito clados de simbiontes que diferem em tolerâncias térmicas, mas nenhum parece capaz de sobreviver à escalada de aquecimento e resistir ao branqueamento. O branqueamento ocorria antes do aquecimento global, mas nunca na intensidade nem na escala observadas agora. Os níveis de branqueamento em 2002 na Grande Barreira de Corais da Austrália foram os piores já registrados na história, com 60% de todo o recife mostrando branqueamento; em algumas áreas, o branqueamento era visível em 90% dos corais presentes. Os recifes do Caribe também mostraram 90% de branqueamento, que foi acompanhado da morte de metade dos corais afetados.

Figura 13.34 Gorgônias coloniais, ou corais espinhosos (ordem Gorgonacea, subclasse Octocorallia, classe Anthozoa), são componentes conspícuos da fauna dos recifes. Esses exemplos são do Pacífico ocidental. **A.** A gorgônia vermelha *Melithaea* sp. **B.** Uma colônia flabeliforme, *Subergorgia mollis*. **C**, O coral chicote vermelho, *Ellisella* sp.

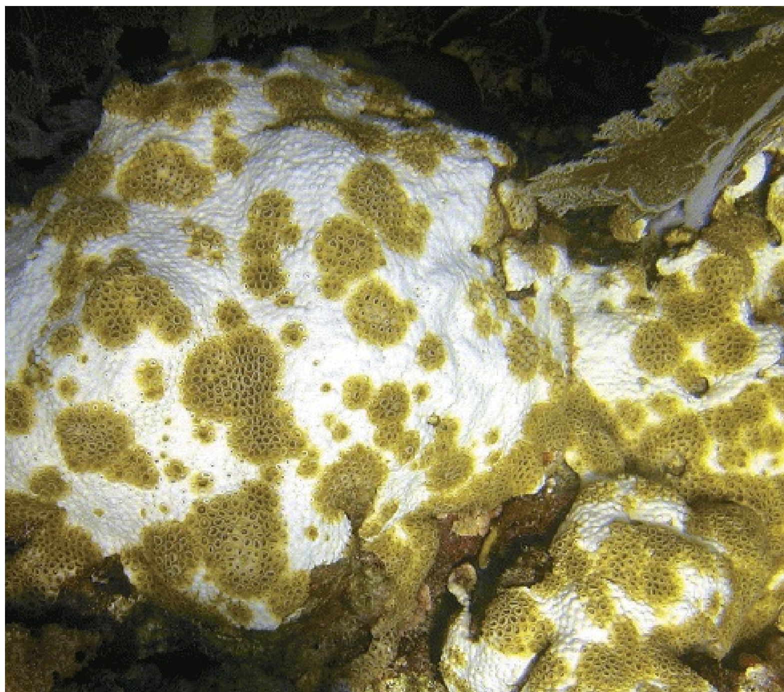


Figura 13.35 Uma comparação entre pólipos branqueados e não branqueados em uma colônia do zoantídeo *Palythoa caribbaeorum* em La Parguera, Porto Rico.

Cortesia de Dr. Ernesto Weil, Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico.

Como as zooxantelas são vitais para os corais hermatípicos e uma vez que a água absorve luz, os corais hermatípicos raramente vivem a profundidades maiores que 30 m. Curiosamente, alguns depósitos calcários de recifes de coral, particularmente ao redor de ilhas e atóis do Pacífico, alcançam grandes espessuras – até milhares de metros. Claramente, os corais e outros organismos não poderiam ter crescido no substrato na escuridão abismal de mares profundos e ter alcançado águas rasas onde a luz pode penetrar. Charles Darwin foi o primeiro a perceber que esses recifes começaram seu crescimento em águas *rasas* ao redor de ilhas vulcânicas; então,

enquanto as ilhas iam lentamente afundando no mar, o crescimento dos recifes manteve seu ritmo com a taxa de afundamento, produzindo assim depósitos profundos.

Classificação do filo Cnidaria

Fortes evidências moleculares e morfológicas agora indicam que os parasitos de peixes do antigo filo Myxozoa são cnidários altamente derivados.[1] Neste momento, nós não podemos posicioná-los com confiança na classificação que se segue; é possível que eles sejam hidrozoários ou uma classe separada.

Classe Hydrozoa (Gr. *hydra*, serpente d'água, + *zōon*, animal). Solitários ou coloniais; pólipos assexuados e medusas sexuadas, embora um tipo possa estar suprimido; hidrantes sem mesentérios; medusas (quando presentes) com um véu; de água doce e marinhos. Exemplos: *Hydra*, *Obelia*, *Physalia*, *Tubularia*.

Classe Scyphozoa (Gr. *skyphos*, taça, + *zōon*, animal). Solitários; estágio de pólipo reduzido ou ausente; medusas campanuliformes sem véu; mesogleia gelatinosa muito aumentada; margem do sino ou umbrela tipicamente com oito entalhes, providos com órgãos dos sentidos; todos marinhos. Exemplos: *Aurelia*, *Cassiopeia*, *Rhizostoma*.

Classe Staurozoa (Gr. *stauros*, cruz, + *zōon*, animal). Solitários; apenas pólipos; medusas ausentes; superfície do pólipo estendida em oito conjuntos de tentáculos que circundam a boca; aderência realizada por disco adesivo; todos marinhos. Exemplos: *Haliclystis*, *Lucernaria*.

Classe Cubozoa (Gr. *kybos*, um cubo, + *zōon*, animal). Solitários; estágio de pólipo reduzido; em corte transversal medusas campanuliformes quadradas, com tentáculos ou grupo de tentáculos que saem de um pedálio lamelar em cada aresta do sino; margem do sino inteiriça, sem véu, mas com velário; todos marinhos. Exemplos: *Tripedalia*, *Carybdea*, *Chironex*, *Chiropsalmus*.

Classe Anthozoa (Gr. *anthos*, flor, + *zōon*, animal). Todos pólipos; sem medusa; solitários ou coloniais; cavidade gastrovascular subdividida por pelo menos oito mesentérios ou septos com nematocistos; gônadas endodérmicas; todos marinhos.

Subclasse Hexacorallia (Gr. *hex*, seis, + *korallion*, coral) **(Zoantharia)**. Com tentáculos simples não ramificados; mesentérios em pares; anêmonas-do-mar, corais pétreos e outros. Exemplos: *Metridium*, *Anthopleura*, *Tealia*, *Astrangia*, *Acropora*.

Subclasse Ceriantipatharia (N. L. combinação de Ceriantharia e Antipatharia). Com tentáculos simples não ramificados; mesentérios não pareados; ceriantos e corais-negros ou espinhosos. Exemplos: *Cerianthus*, *Antipathes*, *Stichopathes*.

Subclasse Octocorallia (Gr. *octo*, oito, + *korallion*, coral) **(Alcyonaria)**. Com oito tentáculos pinados; oito mesentérios completos não pareados; corais moles e córneos. Exemplos. *Tubipora*, *Alcyonium*, *Gorgonia*, *Plexaura*, *Renilla*.

[1] Siddall, M. E. *et al*. 1995. J. Parasitol. **81**:961-967.

São geralmente reconhecidos vários tipos de recifes. **Recifes em franja** estão próximos a uma porção de terra, sem nenhuma laguna ou laguna estreita entre o recife e a costa. Um **recife em barreira** (Figura 13.36) dispõe-se aproximadamente paralelo à costa e tem uma laguna mais larga e funda que a dos recifes em franja. **Atóis** são recifes que cercam uma laguna, mas não uma ilha. Esses tipos de recifes tipicamente se inclinam de maneira abrupta nas águas profundas em suas extremidades em direção ao mar. Os **recifes em bancos** ou **manchas** ocorrem em lagunas de barreiras de corais ou atóis a certa distância depois do declive acentuado limítrofe com a água do mar. A chamada Grande Barreira de Corais, que se estende por 2.027 km de comprimento e até 145 km distantes da costa nordeste da Austrália é, na realidade, um complexo de tipos de recifes.

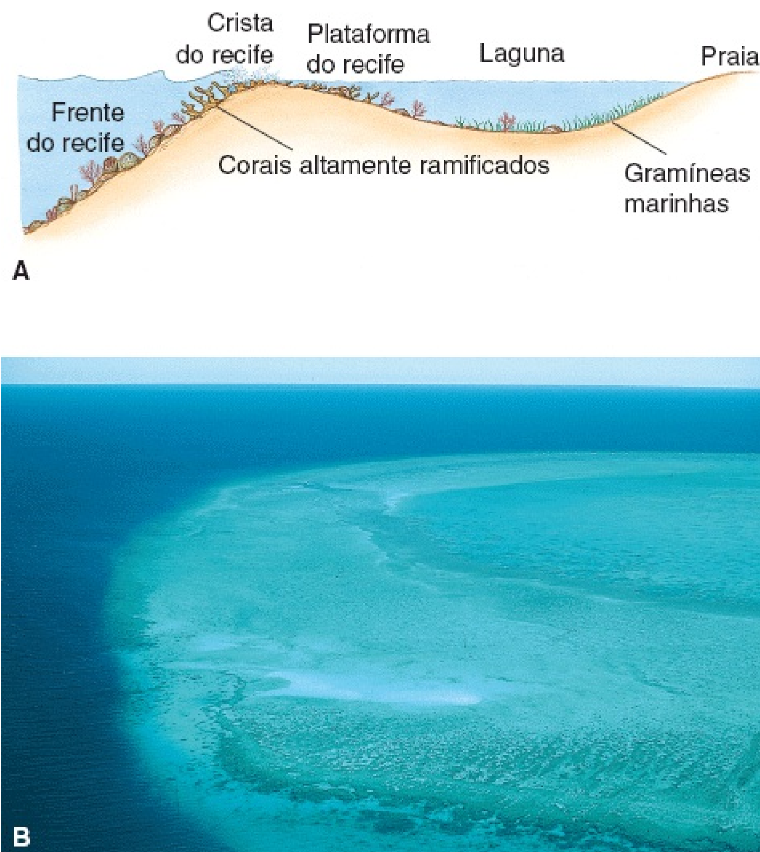


Figura 13.36 A. Perfil de um recife em barreira. **B.** Porção de um atol em vista aérea. O declive do recife mergulha em águas profundas à esquerda (azul-escuro); laguna à direita.

Os recifes em franja, barreira e atol têm, todos, zonas distinguíveis, caracterizadas por grupos diferentes de corais e outros animais. O lado do recife que está de frente para mar é a **frente do recife** ou **declive dianteiro do recife** (Figura 13.36). A frente do recife é paralela à costa e perpendicular à direção predominante das ondas. Ela se inclina para baixo em águas mais profundas, às vezes suavemente a princípio e, então, precipitadamente. As assembleias características dos corais escleractínios crescem fundo sobre o declive, alto perto da crista e nas zonas intermediárias. Em águas rasas ou ligeiramente emergentes, no topo da frente do recife está a **crista do recife**. A frente superior e a crista suportam a maior força das ondas e têm que absorver grande energia durante as tempestades. Pedaços de coral e outros organismos são quebrados nessas ocasiões e lançados em direção à costa sobre a **plataforma do recife**, a qual se inclina para baixo na laguna. A plataforma do recife acumula então uma provisão de material calcário, que é por fim quebrado em areia de coral. A areia é estabilizada pelo crescimento de plantas assim como gramíneas marinhas e algas coralíneas e, finalmente, torna-se cimentada na massa do recife por precipitação dos carbonatos. Um recife não é uma parede irrompível que está em frente ao mar, mas é altamente irregular, com encaixes, cavernas, fendas, canais atravessando desde a plataforma do recife à sua frente e os buracos profundos em forma de cálice ("buracos azuis"). Os Octocorallia crescem nessas áreas, que são mais protegidas da força total das ondas, e também nas plataformas dos recifes e em áreas mais fundas do declive dianteiro do recife. Muitos outros tipos de organismos habitam locais crípticos como cavernas e fendas.

Um número enorme de espécies, indivíduos de grupos de invertebrados e peixes povoa o ecossistema recifal. Por exemplo, há 300 espécies *comuns* de peixes nos recifes do Caribe e mais de 1.200 no complexo da Grande Barreira de Corais da Austrália. É maravilhoso que tal diversidade e produtividade possam ser mantidas, uma vez que os recifes são lavados por ondas pobres em nutrientes advindas do oceano aberto. Embora relativamente poucos nutrientes entrem no ecossistema, pouco é perdido porque os organismos que interagem são muito eficientes na reciclagem. Os corais até mesmo se alimentam das fezes dos peixes que nadam sobre eles! Uma vez que os corais estruturam o ecossistema do recife, sua perda é catastrófica em muitas dimensões, incluindo a pesca, turismo e os impactos econômicos resultantes.

Os recifes de coral estão atualmente ameaçados em muitas áreas devido a uma variedade de fatores, principalmente de origem humana. Esses fatores incluem a eutrofização (de esgoto e fertilizantes agrícolas que são provenientes do continente próximo) e sobrepesca de peixes herbívoros, ambos os fatores contribuindo para

um crescimento excessivo de algas multicelulares. Os pesticidas agrícolas, sedimentos dos campos cultivados e dragagens, além de derramamentos de óleos, degradam os recifes. Esses estresses ambientais matam os corais diretamente, ou os fazem mais suscetíveis às numerosas doenças de corais que têm sido observadas nos anos recentes, bem como o branqueamento. Além disso, as altas concentrações de dióxido de carbono na atmosfera (oriundos da queima de combustíveis à base de hidrocarbonetos) tende a acidificar a água dos oceanos, o que faz com que a precipitação de $CaCO_3$ por corais seja mais difícil metabolicamente.

FILO CTENOPHORA

Os Ctenophora (Gr. *kteis*, *ktenos*, pente, + *phora*, pl. de portadores) são compostos por cerca de 150 espécies. Todos são formas marinhas que ocorrem em todos os mares, mas especialmente em águas quentes. Eles têm seu nome devido às oito fileiras de placas ciliares em forma de pentes que eles usam para locomoção. Os nomes comuns para os ctenóforos são "nogueira-do-mar" e *comb jellyes*.

Com exceção de algumas formas rastejantes e sésseis, os ctenóforos são livre-nadantes. Embora esses nadadores fracos sejam mais comuns nas águas superficiais, os ctenóforos às vezes ocorrem em profundidades consideráveis. Eles estão frequentemente à mercê das marés e correntes fortes, mas evitam as tempestades nadando para águas mais profundas. Em águas calmas, eles podem descansar verticalmente com pouco movimento, mas, ao moverem-se, usam suas placas de pentes ciliados para se propelir com a extremidade da boca voltada para frente.

A partir do exame de *Pleurobrachia* (Figura 13.37), fica claro que a presença de dois tentáculos no corpo produz simetria birradial. Não há cabeça, mas um eixo oral-aboral está presente. A boca leva à faringe dentro do trato digestivo ramificado que termina em um poro anal. O corpo é transparente e tem uma camada gelatinosa, derivada do ectoderma e endoderma embrionários, entre as duas camadas de tecidos do adulto. A camada gelatinosa contém um conjunto maciço de fibras musculares; o padrão das fibras é radial, bem como em bandas meridional e latitudinal ao redor do corpo. As fibras musculares também estão presentes em tentáculos extensíveis.

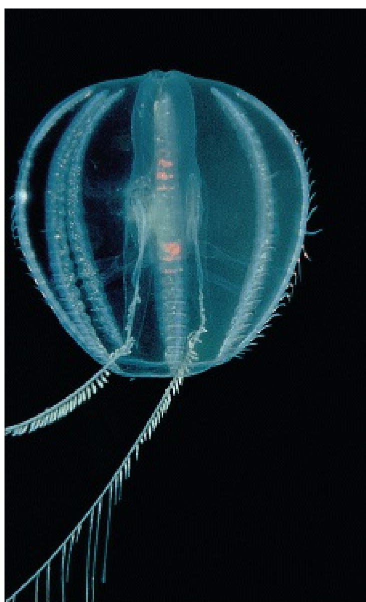


Figura 13.37 O ctenóforo *Pleurobrachia* sp. (ordem Cydippida). Sua beleza frágil é especialmente evidente à noite, quando sua luminescência aparece nas fileiras de pentes.

Os tentáculos dos ctenóforos capturam pequenos organismos planctônicos, geralmente crustáceos, como os copépodes, das águas circundantes. Os tentáculos estendidos trilham a água, e as presas que passam são capturadas por células epidérmicas adesivas chamadas **coloblastos** (Figura 13.38C). Os coloblastos contêm um material altamente adesivo que se extravasa ao contato com a presa; o material adesivo adere à presa e o resto da célula do coloblasto permanece ligado ao tentáculo. Os tentáculos carregados de alimentos são eliminados através da boca.

Os ctenóforos com tentáculos curtos podem recolher alimentos na superfície de seu corpo ciliado. Os ctenóforos sem tentáculos podem se alimentar de outros animais gelatinosos, como medusas, salpas (ver Capítulo 23), ou outros ctenóforos. Presas inteiras podem ser consumidas ou pequenas partes, como os tentáculos, podem ser removidas. Alguns ctenóforos que se alimentam de cnidários coletam os cnidócitos não disparados de suas presas e os incorporam em tecidos epidérmicos, na

forma de um mecanismo de defesa. O ctenóforo *Haeckelia rubra* (em homenagem a Ernst Haeckel, zoólogo alemão do século 19) consome tentáculos de hidromedusas dessa maneira.

Os ctenóforos foram previamente divididos em duas classes: Tentaculata e Nuda. Baseado em evidências de que essas classes não são grupos monofiléticos, a maioria dos biólogos discute a diversidade dos ctenóforos utilizando sete ordens abaixo do nível de classe. As evidências morfológicas e moleculares sugerem que uma ordem comum (Cydippida) é polifilética. Uma família dentro de Cydippida parece estar relacionada com os membros da ordem Beroida (Figura 13.40), ao passo que outras não podem ser colocadas inequivocamente nas classes atualmente reconhecidas. Assim, não é útil discutir os subgrupos dos ctenóforos.

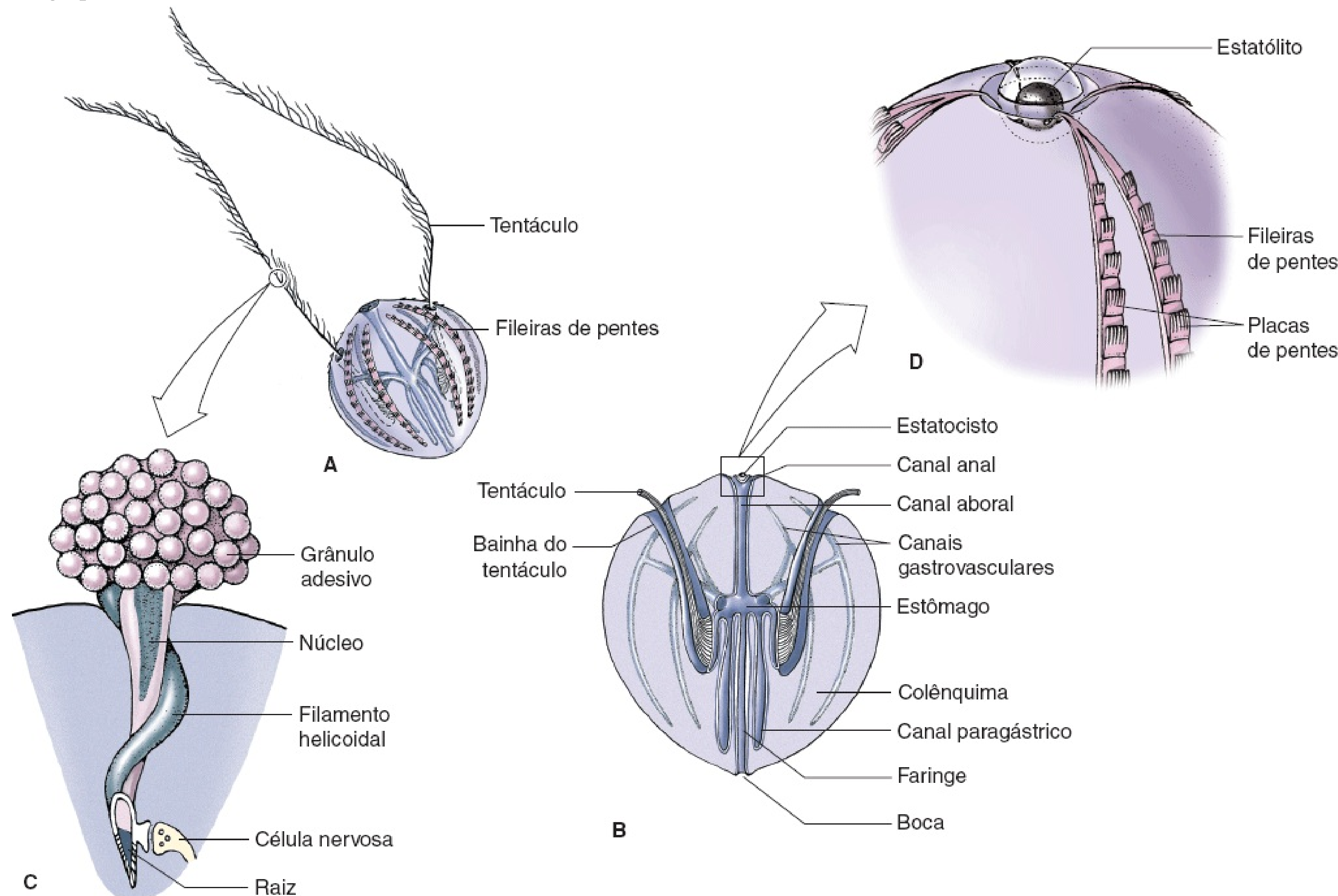


Figura 13.38 O ctenóforo *Pleurobrachia*. **A.** Vista externa. **B.** Corte mediano. **C.** Coloblasto, uma célula adesiva característica dos ctenóforos. **D.** Porção de fileiras de pente mostrando as placas de pente, cada uma composta por fileiras transversais de cílios longos fundidos.

A compreensão fundamental do plano do corpo de um ctenóforo pode ser adquirida a partir do estudo de *Pleurobrachia* e alguns outros exemplos.

Tipo representativo | Pleurobrachia

Pleurobrachia (Gr. *pleuron*, lado, + L. *brachia*, braços) tem aproximadamente de 1,5 a 2 cm de diâmetro (Figura 13.37). O polo oral tem a abertura da boca, e o polo aboral, um órgão sensorial, o **estatocisto**.

Placas de pentes

Na superfície há oito faixas igualmente espaçadas, chamadas **fileiras de pentes (**ou **ciliadas)**, que se estendem como meridianos a partir do polo aboral e terminam antes de alcançar o polo oral (Figura 13.38). Cada faixa consiste em placas transversais de longos cílios fundidos chamados **placas de pentes (**ou **ciliadas)** (Figura 13.38D). Os ctenóforos são impulsionados batendo os cílios das placas de pentes (ver Figura 29.12, no Capítulo 29). O batimento de cada fileira começa na extremidade aboral e procede sucessivamente ao longo dos pentes até a extremidade oral. Todas as oito fileiras

normalmente batem em uníssono. O animal é assim dirigido para frente com a boca anterior. O animal pode nadar para trás invertendo a direção da onda.

Tentáculos

Os dois **tentáculos** são longos, sólidos e muito extensíveis, e eles podem ser retraídos em um par de **bainhas tentaculares**. Quando completamente estendidos, eles podem medir 15 cm de comprimento. A superfície dos tentáculos tem **coloblastos**, ou células adesivas (Figura 13.38C), que secretam uma substância pegajosa, utilizada para pegar e segurar animais pequenos.

Parede do corpo

As camadas celulares dos ctenóforos são geralmente semelhantes àquelas dos cnidários. Entre a epiderme e a gastroderme, há um **colênquima** gelatinoso que preenche a maioria do interior do corpo e contém fibras musculares e células ameboides. As células musculares são distintas e não são porções contráteis de células epitélio-musculares (em contraste com os Cnidaria).

Sistema digestivo, alimentação e respiração

O **sistema gastrovascular** consiste em uma boca, uma faringe, um estômago e um sistema de canais gastrovasculares que se ramificam pela mesogleia até as placas de pentes, bainhas tentaculares e outras regiões (Figura 13.38). Há dois canais em fundo cego que terminam próximo da boca e um canal aboral que passa perto do estatocisto e, então, divide-se em dois **canais anais** pequenos pelos quais o material não digerido é eliminado. A digestão é extracelular e intracelular.

A respiração e excreção ocorrem por difusão através da superfície de corpo.

Estruturas nervosa e sensorial

Os ctenóforos têm uma rede nervosa semelhante àquela dos cnidários. Ela se caracteriza por um plexo subepidérmico que está concentrado abaixo das placas de pentes, mas não há um controle central.

O órgão dos sentidos no polo aboral é um estatocisto (ver Figura 13.38B e D). Os tufos de cílios sustentam um estatólito calcário, e todo o complexo está incluído em um recipiente na forma de sino. As alterações na posição do animal mudam a pressão do estatólito nos tufos de cílios (ver também Capítulo 33). O órgão do sentido coordena o batimento das fileiras de pentes, mas não ativa seus batimentos.

A epiderme dos ctenóforos contém células sensoriais abundantes para detectar estímulos químicos e outras formas de estímulo. Quando um ctenóforo entra em contato com um estímulo desfavorável, frequentemente inverte o batimento de suas placas de pentes e move-se para trás. As placas de pentes são muito sensíveis ao toque, o que frequentemente causa sua retirada para dentro do animal.

Reprodução e desenvolvimento

Pleurobrachia, como outros ctenóforos, é monoica. As gônadas ficam situadas no revestimento dos canais gastrovasculares abaixo das placas de pentes. Os ovos fertilizados são liberados na água pela epiderme.

A clivagem em ctenóforos varia entre as linhagens de células. Algumas linhagens são determinadas (mosaico), porque as partes do animal a serem formadas por cada blastômero são determinadas no início da embriogênese. Se um dos blastômeros for removido nas fases iniciais, o embrião resultante será deficiente. Outras linhagens de células são como aquelas dos cnidários, nos quais o desenvolvimento é regulado (indeterminado). A **larva cidipídio** (Figura 13.39), livre-nadante, desenvolve-se gradualmente em um adulto, sem metamorfose.



Figura 13.39 Uma larva cidipídio.

Características do filo Ctenophora

- Oito fileiras de placas de pentes (*ctenes*) organizadas radialmente em volta do corpo
- **Coloblastos**, células adesivas usadas para capturar alimento, presentes na maioria
- Inteiramente marinhos
- Simetria **birradial**; organização dos canais internos e posição dos tentáculos pareados mudam a simetria radial para uma combinação de radial e bilateral
- Corpo em forma elipsoide ou esférica, com extremidades oral e aboral; sem cabeça definida
- Corpo adulto com uma camada mediana gelatinosa contendo células musculares; a derivação dessa camada mediana celular é controversa (ectodérmica *vs*. endodérmica) e afeta seu *status* como diblásticos ou triblásticos
- Intestino completo; boca abre-se em uma faringe; intestino com uma série de **canais gastrovasculares** ramificados; intestino termina em um **poro anal**; os restos são eliminados via poro anal e boca
- **Digestão extracelular** na faringe
- Dois tentáculos extensíveis presentes na maioria
- Contrações musculares por meio de **fibras (células) musculares**, não de células epitélio-musculares
- Sistema nervoso consistindo em um plexo subepidérmico concentrado ao redor da boca e sob as fileiras de placas de pentes; um **órgão sensorial aboral** (estatocisto)
- Reprodução monoica na maioria; gônadas (de origem endodérmica) sobre as paredes dos canais digestivos que estão sob as fileiras de placas de pentes; clivagem em mosaico ou reguladora nos embriões; larva cidipídio
- Sem sistema respiratório
- Sem cavidade celomática

Outros ctenóforos

Os ctenóforos são criaturas frágeis e lindas. Seus corpos transparentes cintilam como cristais finos, brilhantemente iridescentes durante o dia e luminescentes à noite.

Um dos ctenóforos mais notáveis é *Beroe* (L. uma ninfa), que pode ter mais de 100 mm de comprimento e 50 mm de largura (Figura 13.40A). Ele é cônico ou em forma de dedal, sendo achatado no plano tentacular. O plano tentacular em *Beroe* é definido como onde os tentáculos existiriam, porque ele tem uma grande boca, mas nenhum tentáculo. O animal é rosa ou marrom-ferrugem. A parede do corpo é recoberta por uma rede extensa de canais formada pela união dos canais paragástricos e meridional.

Ctenóforos altamente modificados, como *Cestum* (L. *cestus*, cinta) usam movimentos corpóreos sinuosos bem como suas fileiras de pentes na locomoção. A cinta-de-vênus (*Cestum*, Figura 13.40B) é altamente comprimida no plano tentacular. Na forma de uma faixa, pode ter mais de 1 m de comprimento, com uma aparência graciosa enquanto nada na direção oral. As *Ctenoplana* altamente modificadas (Gr. *ktenos*, pente, + L. *planus*, achatado) e *Coeloplana* (Gr. *koilos*, oca, + L. *planus*, achatado) (Figura 13.40C) são raras, mas interessantes porque têm corpos discoides achatados no eixo oral-aboral e são adaptadas para rastejar em vez de nadar. Um ctenóforo comum no Atlântico e costas do Golfo é *Mnemiopsis* (Gr. *mneme*, memória, + *opsis*, aparência), que tem um corpo lateralmente comprimido, com dois lóbulos orais grandes e tentáculos sem bainhas.

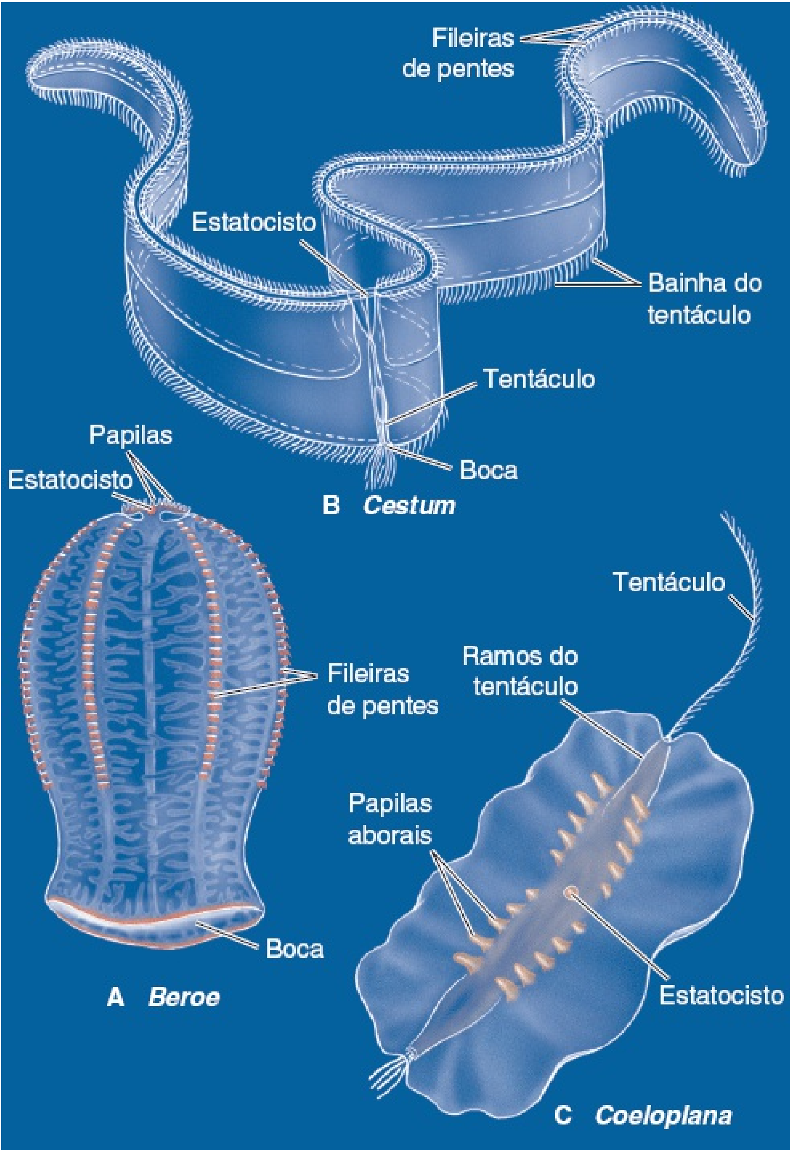


Figura 13.40 Diversidade no filo Ctenophora. **A.** *Beroe* sp. (ordem Beroida). **B.** *Cestum* sp. (ordem Cestida). **C.** *Coeloplana* sp. (ordem Platyctenea).

Praticamente todos os ctenóforos emitem lampejos de luminescência à noite, especialmente formas como *Mnemiopsis*. Os lampejos vívidos de luz vistos à noite nos mares do sul são frequentemente causados por membros desse filo.

Na década de 1980, as explosões das populações de *Mnemiopsis leidyi*, nos Mares Negro e de Azov, levaram a declínios catastróficos na pesca. Introduzidos inadvertidamente a partir da costa das Américas com a água de lastro dos navios, os ctenóforos alimentam-se de zooplâncton, incluindo pequenos crustáceos, ovos e larvas de peixes. O normalmente inofensivo *M. leidyi* era mantido sob controle no Atlântico por certos predadores especializados. Entretanto, a introdução acidental do ctenóforo predador *Beroe ovata* no Mar Negro parece ter causado o declínio de *M. leidyi* e, então, o desaparecimento de *B. ovata*.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia dos animais diblásticos

Os cnidários e ctenóforos foram tradicionalmente considerados como diblásticos radialmente simétricos, com os planos corpóreos distintos tanto em relação às esponjas como aos animais triblásticos bilateralmente simétricos que compõem o restante do reino animal. As distinções entre as condições diblástica e triblástica estão cada vez menos claras devido a estudos detalhados da morfologia e estudos de expressão gênica. Tanto os cnidários como os ctenóforos têm uma camada gelatinosa mediana envolvida por uma camada externa derivada do ectoderma (epiderme) e por um revestimento interno do intestino derivado do endoderma. Esse plano corpóreo é claramente diblástico, mas a presença de células entremeadas na camada gelatinosa mediana é problemática. Se as células da camada intermediária derivam do endoderma, então elas representam uma camada mesodérmica verdadeira do tipo que é visto nos animais triblásticos. Se as células da camada intermediária derivam do ectoderma, a camada mediana não é a mesma que ocorre na maioria dos animais triblásticos; alguns pesquisadores chamam essa camada de ectomesoderma.

A maioria dos cnidários tem relativamente poucas células na mesogleia; assim, a natureza diblástica desse grupo não tem sido muito debatida. No entanto, a formação da extensa camada de entocódio durante o desenvolvimento das medusas hidrozoárias tem feito com que alguns cnidários sejam considerados como animais triblásticos. Para aumentar ainda mais a controvérsia, há o fato de que os músculos estriados são um produto do entocódio. Os músculos estriados e lisos são considerados células musculares verdadeiras, ao contrário das células contráteis epitélio-musculares de outros cnidários. Nos triblásticos, os músculos verdadeiros são produzidos por células mesodérmicas, mas o entocódio dos hidrozoários é de origem ectodérmica, assim como outras células de músculo liso presentes nas medusas hidrozoárias.

No mesoderma dos triblásticos, certos genes são expressos durante a formação do músculo; sondas de expressão gênica em medusas hidrozoárias mostraram que genes homólogos àqueles do mesoderma triblástico foram expressos no endoderma diblástico. Isso não é surpreendente porque o mesoderma é derivado do endoderma. No entanto, é surpreendente também encontrar um gene associado ao músculo mesodérmico expressando-se durante a formação do músculo ectodérmico em hidrozoários. O que significa tudo isso? Dado que a formação do músculo verdadeiro do ectoderma ocorre em uma parte do ciclo de vida de uma classe de cnidários, isso pode bem representar uma origem independente do músculo em um ramo da linhagem diblástica, mas a interpretação desses resultados está longe de ser sedimentada.

O reexame do desenvolvimento de ctenóforos levou à observação de que as células musculares da camada mediana se originam de células endodérmicas, em vez de ectodérmicas, como foi inicialmente relatado. Se novos estudos confirmarem a origem endodérmica das células musculares dos ctenóforos, então esses animais seriam triblásticos, no mesmo sentido que os animais bilateralmente simétricos.

Pode parecer que a designação de simetria do corpo como radial ou bilateral seria uma questão mais direta do que o número de camadas embrionárias. No entanto, essa questão também é muito debatida. Um cnidário adulto é claramente simétrico radialmente, e os ctenóforos adultos são birradialmente simétricos. No entanto, estudos mostram que a larva plânula dos cnidários nada com uma de suas extremidades constantemente para frente. Se a extremidade à frente é designada como "anterior", então a larva tem um eixo anteroposterior distinto. A larva plânula assenta-se sobre um substrato duro com a extremidade dianteira. A extremidade posterior das larvas torna-se a extremidade oral do pólipo em desenvolvimento.

Lembre-se de que os genes *Hox* são altamente conservados ao longo de quase todos os Metazoa, e controlam a expressão de outros genes determinando o eixo do corpo e a morfogênese ao longo desse eixo corpóreo (ver Capítulo 8). Os cnidários não têm tantos genes *Hox* anteriores, centrais e posteriores, como ocorre com a maioria dos animais triblásticos, mas sim alguns genes que são homólogos aos genes *Hox* anteriores e posteriores (genes *Hox* centrais estão ausentes). Os genes

homólogos aos genes *Hox* anteriores dos animais triblásticos são expressos na extremidade oral do pólipo. Esses resultados são intrigantes: será que os cnidários radialmente simétricos têm um ancestral com simetria bilateral, ou o potencial genético para a simetria bilateral é anterior ao plano corpóreo bilateral? Até o presente essa resposta não está clara.

O leitor deve ter notado outra curiosidade na descrição anterior: a extremidade dianteira da natação da larva anexa-se no substrato na metamorfose e se torna a extremidade aboral do pólipo. A extremidade aboral do pólipo é onde a expressão dos genes *Hox* posteriores ocorre. Será que isso significa que a orientação das larvas está inversamente relacionada com a orientação do pólipo? Ninguém sabe a resposta, mas, em esponjas, nas quais o animal adulto não tem nenhum eixo corpóreo distinto, a larva também tem uma extremidade que está voltada para frente na natação. Com qual extremidade ela assenta no substrato? Na esponja *Sycon raphanus*, as larvas normalmente aderem com a extremidade dianteira em relação à natação, mas, por vezes, isso ocorre com a extremidade traseira e, ocasionalmente, com o lado da larva. Na maioria dos animais triblásticos com simetria bilateral, o eixo anteroposterior do adulto já está evidente no estágio larval, e, por isso, há pouca base para comparação com esponjas e cnidários. Dada a discussão precedente, talvez não constitua surpresa que a ordem de ramificação que ocorre nos filos de animais diblásticos ainda não esteja determinada. Nós retratamos uma politomia envolvendo os ramos dos cnidários, dos ctenóforos e dos placozoários. Algumas filogenias colocam os ctenóforos como o táxon-irmão para todos os outros animais, incluindo as esponjas.

Filogenia dos cnidários

Os antecedentes potenciais dessas organelas que marcam os cnidários, os nematocistos, ocorrem entre alguns grupos unicelulares, como, por exemplo, tricocistos e toxicistos em ciliados e tricocisto em dinoflagelados (ver Capítulo 11). Alguns dinoflagelados têm organelas que são notavelmente semelhantes em estrutura aos nematocistos.

As relações entre as classes de cnidários ainda são controversas. Uma área fascinante para a especulação é qual seria a estrutura do ciclo de vida ancestral dos cnidários: o que veio primeiro, o pólipo ou a medusa? Há duas hipóteses importantes: uma postula que o cnidário ancestral era um hidrozoário semelhante a um traquilino com um estágio de medusa; a outra que o cnidário ancestral era um pólipo antozoário, sem uma medusa no ciclo de vida.

Se os cnidários ancestrais tinham um ciclo de vida semelhante àqueles dos hidrozoários parecidos com os traquilinos, uma forma larval metamorfosear-se-ia diretamente em medusa, sem a presença de um pólipo. Nessa hipótese, uma fase de pólipo foi adicionada mais tarde na história evolutiva dos cnidários, explicando por que alguns biólogos consideram o pólipo como um segundo estágio larval. No entanto, evidências moleculares sugerem que Anthozoa é o táxon-irmão do resto do filo Cnidaria (Figura 13.2). O desenvolvimento de medusas seria então uma sinapomorfia de outras classes, com uma perda subsequente do estágio de pólipo nos ancestrais dos Trachylina. Uma característica que se encaixa bem com essa hipótese é a posse compartilhada de um genoma mitocondrial linear nos grupos com medusa: os antozoários e todos os outros metazoários têm um genoma mitocondrial circular, que é considerado a condição ancestral. O táxon Medusozoa inclui todas as classes com medusas no ciclo de vida.

Diversificação adaptativa

Em suas evoluções, nenhum filo divergiu muito de seus planos estruturais básicos. Em Cnidaria, tanto pólipo como medusa são de maneira similar, mas as medusas tiveram suas capacidades locomotoras e sensoriais expandidas.

No entanto, os cnidários alcançaram grandes números de indivíduos e espécies, demonstrando um grau surpreendente de diversidade, considerando-se a simplicidade de seu plano corpóreo básico. Eles são predadores eficientes, muitos se alimentando de presas bem grandes em relação a eles. Alguns são adaptados para se alimentar de partículas pequenas. A forma colonial de vida é bem explorada, com algumas colônias dentre os corais crescendo até um grande tamanho, e outras, como os sifonóforos, que mostram polimorfismo e especialização de indivíduos surpreendentes dentro da colônia.

Os ctenóforos aderiram ao arranjo de suas placas de pentes e sua simetria birradial, mas eles variam na forma do corpo e na presença ou ausência de tentáculos. Alguns adotaram um hábito rastejante ou séssil.

Resumo

Os filos Cnidaria e Ctenophora têm adultos com simetria radial ou birradial; a simetria radial é uma vantagem para organismos sésseis ou livre-nadantes porque os estímulos ambientais vêm igualmente de todas as direções. Os cnidários são

predadores surpreendentemente eficientes porque possuem organelas urticantes denominadas nematocistos. Ambos os filos são essencialmente diblásticos (alguns triblásticos, dependendo da definição do mesoderma), com uma parede do corpo composta de epiderme e gastroderme separadas por uma mesogleia. A cavidade (gastrovascular) digestivo-circulatória tem uma boca e nenhum ânus em cnidários, mas um poro anal está presente em ctenóforos. Os cnidários estão no nível tissular de organização. Eles têm dois tipos corpóreos básicos (polipoide e medusoide) e, em muitos hidrozoários e cifozoários, o ciclo de vida envolve tanto um pólipo que se reproduz assexuadamente como uma medusa que se reproduz sexuadamente.

Essa organela única, a cnida, é produzida por um cnidoblasto (que se torna o cnidócito) e é enovelada dentro de uma cápsula. Quando disparados, alguns tipos de cnidas chamados de nematocistos penetram na presa e injetam veneno. O disparo é efetuado por uma mudança na permeabilidade da cápsula e um aumento da pressão hidrostática interna devido a uma alta pressão osmótica dentro da cápsula.

A maioria dos hidrozoários é colonial e marinha, mas as hidras de água doce são geralmente demonstradas em aulas de laboratórios. Elas têm uma forma polipoide típica, mas não são coloniais e não têm nenhuma fase medusoide. A maioria dos hidrozoários marinhos forma colônias ramificadas com muitos pólipos (hidrantes). As medusas de hidrozoários podem ser livre-nadantes ou permanecer fixas às suas colônias.

Os cifozoários são águas-vivas típicas nas quais a medusa é a forma corpórea dominante, e muitos têm uma fase polipoide inconspícua. Uma nova classe, os Staurozoa, contém as estauromedusas, anteriormente parte dos Scyphozoa. Os cubozoários são predominantemente medusoides. Eles incluem as perigosas vespas-do-mar.

Os antozoários são todos marinhos e polipoides; não há nenhuma fase medusoide. As subclasses mais importantes são Hexacorallia (com simetrias hexâmera ou polimérica) e Octocorallia (com simetria octâmera). As ordens maiores de Hexacorallia contêm as anêmonas-do-mar, que são solitárias e sem um esqueleto, e os corais pétreos, coloniais em sua maioria que secretam um exoesqueleto calcário. Os corais-pétreos são um componente crítico em recifes de coral, que são *habitats* de grande beleza, produtividade e valor ecológico e econômico. Os Octocorallia contêm os corais moles e córneos, muitos dos quais são componentes importantes e belos dos recifes de coral.

Os ctenóforos são birradiais e nadam por meio de oito fileiras de pentes. Os coloblastos, com os quais eles capturam as pequenas presas, são a característica do filo.

Questões de revisão

1. Explique a utilidade da simetria radial para os animais sésseis e livre-nadantes.
2. Que características do filo Cnidaria são muito importantes para distingui-los dos outros filos?
3. Dê os nomes e faça a distinção entre as classes do filo Cnidaria.
4. Faça a distinção entre as formas de pólipo e de medusa.
5. Explique o mecanismo de disparo dos nematocistos. Como a pressão hidrostática de uma atmosfera pode ser mantida dentro do nematocisto até que ele receba um estímulo para o disparo?
6. Qual é a característica incomum da rede nervosa dos cnidários?
7. Em que sentido a hidra é um hidrozoário atípico?
8. Dê o nome e as funções dos tipos celulares principais da epiderme e da gastroderme da hidra.
9. O que estimula o comportamento de alimentação das hidras?
10. Defina o seguinte com respeito aos hidroides: hidrorriza, hidrocaule, cenossarco, perissarco, hidrante, gonângio, manúbrio.
11. Dê um exemplo de um hidrozoário flutuante e colonial altamente polimórfico.
12. Faça a distinção entre os seguintes itens: estatocisto e ropálio; cifomedusas e hidromedusas; cifístoma, estróbilo e éfiras; véu, velário e pedálio; Hexacorallia e Octocorallia.
13. Defina os seguintes itens com relação às anêmonas-do-mar: sifonóglife; septos ou mesentérios primários; septos incompletos; filamentos septais; filamentos dos acôncios; laceração pedal.
14. Descreva três interações específicas de anêmonas com organismos que não sejam suas presas.
15. Contraste os esqueletos de corais Hexacorallia e Octocorallia.
16. Os recifes de coral estão geralmente limitados em distribuição geográfica às águas marinhas rasas. Como você explica

essa observação?

17. Especificamente, que tipos de organismos são muito importantes na deposição de carbonato de cálcio nos recifes de coral?
18. Como as zooxantelas contribuem para o bem-estar dos corais hermatípicos?
19. Faça a distinção entre os seguintes itens: recifes em franja; recifes em barreira; atóis, recifes de mancha ou de bancos.
20. Que características de Ctenophora são muito importantes para sua distinção em relação aos outros filos?
21. Como os ctenóforos nadam e como eles obtêm seu alimento?
22. Compare os cnidários e os ctenóforos fornecendo cinco aspectos nos quais eles se assemelham um ao outro e cinco aspectos nos quais eles diferem.
23. Cnidários e ctenóforos são considerados diblásticos, mas por que alguns biólogos os rotulam de triblásticos?

Para aprofundar seu raciocínio. Qual seria a melhor maneira de fazer as pessoas não biólogas tornarem-se cientes dos custos econômicos e ecológicos do aquecimento global na medida em que este afeta os recifes de corais e as populações de águas-vivas?

Referências selecionadas

Buddemeier, R. W., and S. V. Smith. 1999. Coral adaptation and acclimatization: a most ingenious paradox. Am. Zool. **39:**1-9. *Primeiro de uma série de trabalhos sobre esta questão que tratam dos efeitos das mudanças climáticas e de temperatura nos recifes de corais.*

Coates, M. M. 2003. Visual ecology and functional morphology of Cubozoa (Cnidaria). Integr. Comp. Biol. **43:**542-548. *Informações coletadas sobre três tipos diferentes de olhos nos cubozoários.*

Collins, A. G., P. Schuchert, A. C. Marques, T. Jankowski, M. Medina, and B. Schierwater. 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. Syst. Biol. **55:**97-115. *Os autores produzem um cladograma de trabalho dos principais táxons cnidários, incluindo a classe Staurozoa.*

Crossland, C. J., B. G. Hatcher, and S. V. Smith. 1991. Role of coral reefs in global ocean production. Coral Reefs **10:**55-64. *Devido à reciclagem extensiva de nutrientes nos recifes, sua produção de energia líquida para exportação é relativamente inferior. No entanto, eles desempenham um papel mais importante na precipitação do carbono inorgânico por processos mediados biologicamente.*

Finnerty, J. R., K. Pang, P. Burton, D. Paulson, and M. Q. Martindale. 2004. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and Dpp expression in a sea anemone. Science **304:**1335–1337. *Homologia sugerida entre a extremidade oral da anêmona do mar e região anterior dos triploblásticos com base na expressão do gene Hox. Cartas e comentários após esse artigo ofereceram uma discussão completa das questões.*

Kenchington, R., and G. Kelleher. 1992. Crown-of-thorns starfish management conundrums. Coral Reefs **11:**53-56. *O primeiro artigo de uma edição completa abordando a estrela-do-mar: Acanthaster planci, um predador de corais. Outra edição inteira esteve voltada para esse predador em 1990.*

Martindale, M. Q., K. Pang, and J. R. Finnerty. 2004. Investigating the origins of triploblasty: "mesodermal" gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum Cnidaria; class Anthozoa). Development **131:**2463–2474. *Uma discussão sobre o problema do entocodon e mesoderma putativo nos cnidários com ilustrações e fotos que mostram a expressão do gene durante o desenvolvimento.*

Miglietta, M. P., and H. A. Lessios. 2009. A silent invasion. Biol. Invasions **11:**825-834. *As medusas de um hidrozoário incomum transformam-se em cistos quando danificadas; os cistos são facilmente transportados, fazendo com que seja possível que essa espécie invada, pelo lastro, a água liberada dos navios.*

Pennisi, E. 1998. New threat seen from carbon dioxide. Science **279:**989. *O aumento de CO_2 atmosférico está tornando mais ácida a água dos oceanos, tornando mais difícil para os corais depositarem $CaCO_3$. Se o CO_2 dobrar nos próximos 70 anos, conforme esperado, a formação de corais irá diminuir em 40% e em 75% se o CO_2 dobrar novamente.*

Podar, M., S. H. D. Haddock, M. I. Sogin, and G. R. Harbison. 2001. A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. Mol. Phylogen. Evol. **21:**218-230. *Relações evolutivas semelhantes entre as ordens*

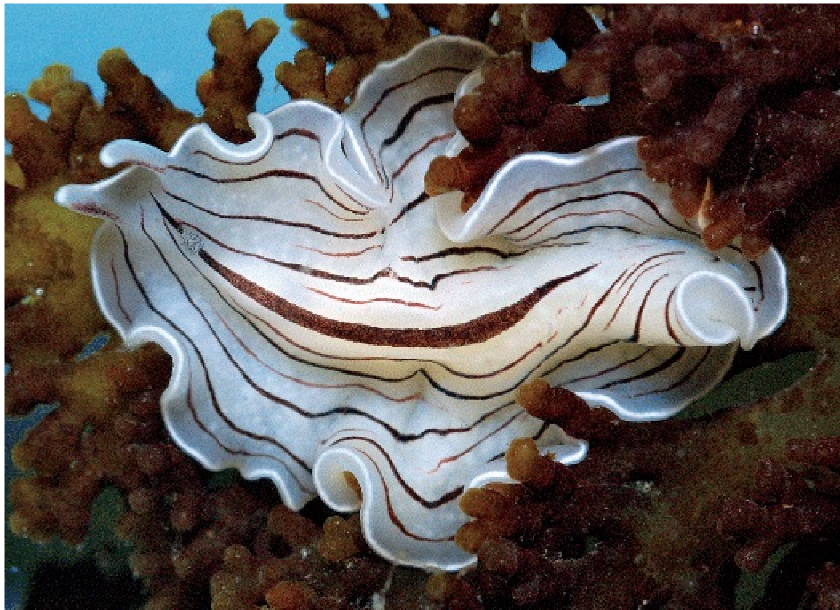
de ctenóforos aparecem nos estudos moleculares e morfológicos.

Purcell, J. E. 2012. Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbations. Annual Review of Marine Science (Carlson, C. A., and S. J. Giovannoni, eds.). **4:**209-235. *Os aumentos da população humana estão associados com a abundância de água-viva.*

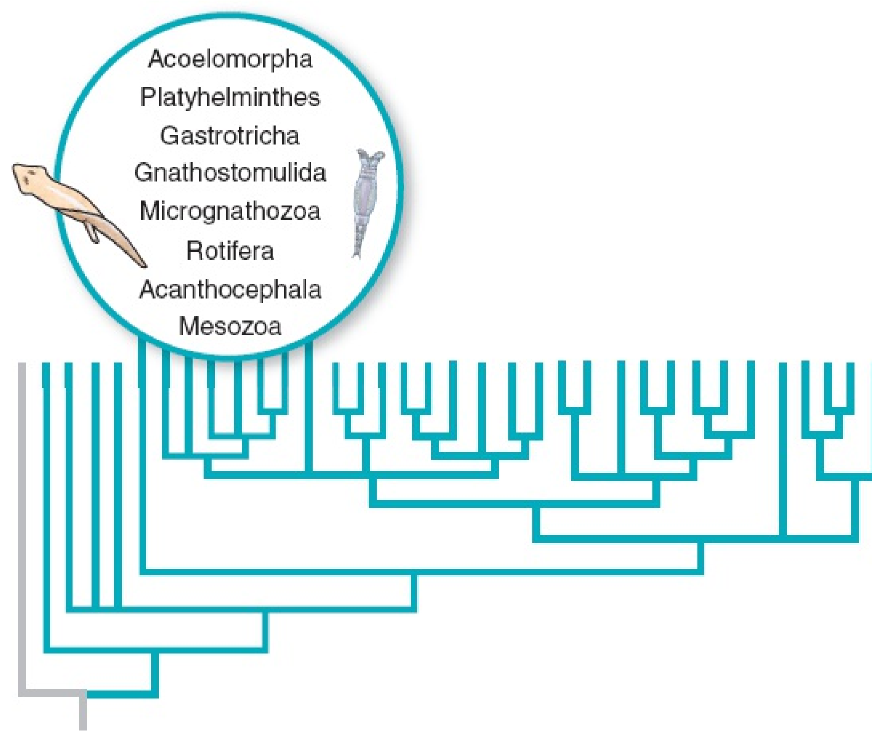
Weis, V. M. 2008. Cellular mechanisms of cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. J. Exp. Biol. **211:**3059–3066. *Descrição clara de nossa compreensão atual dos mecanismos inerentes ao branqueamento do coral.*

CAPÍTULO 14

Acoelomorpha, Platyzoa e Mesozoa



Prostheceraeus vittatus, platelminto verme plano e listrado, habita a zona entremarés sob pedras ou na lama na Europa Ocidental.



Avançando

Os cnidários e ctenóforos radialmente simétricos capturam as presas que se aproximam de qualquer direção, mas, se o animal buscar ativamente alimento, proteção e parceiros para a reprodução não disporá de simetria radial. A movimentação ativa e dirigida é mais eficiente com um corpo alongado provido de extremidades cefálica (anterior) e caudal (posterior). Adicionalmente, um lado do corpo é mantido para cima (dorsal) e o outro, especializado na locomoção, para baixo (ventral). O resultado é um animal com simetria bilateral cujo corpo pode ser dividido por um plano de simetria que o separa em duas metades, uma espelhada na outra. Ademais, como é melhor saber aonde se está indo do que de onde se veio, os órgãos sensoriais e os centros de controle nervoso concentram-se na cabeça. Esse processo é denominado cefalização. A cefalização e a simetria bilateral primária ocorrem concomitantemente em quase todos os animais triblásticos.

Neste capítulo apresentamos dois filos de vermes e seis outros filos que não possuem uma cavidade corporal revestida mesodermicamente. Todos, exceto um filo, contêm animais com simetria bilateral e corpos triblásticos. Esse plano corpóreo ocorre em formas ancestrais e modernas de todos os metazoários que serão discutidos. O corpo é triblástico porque contém uma camada germinativa intermediária, o mesoderma, derivada do endoderma. As três camadas germinativas – ectoderma, endoderma e mesoderma – produzem todas as estruturas corpóreas do adulto (ver as típicas derivações dessas camadas no Capítulo 8).

Os membros de dois filos triblásticos bilateralmente simétricos têm o corpo **acelomado** (Gr. *a*, não, + *koilōma*, cavidade). O celoma é uma cavidade que se desenvolve *completamente dentro* do mesoderma (ver Capítulo 8). Os corpos acelomados não têm celoma. Os leitores podem lembrar que os animais diblásticos também carecem de celoma, mas não os denominariam acelomados; o termo é empregado apenas para animais que têm mesoderma. Os táxons acelomados não constituem um grupo monofilético na grande maioria das análises; portanto, nós usaremos o termo para descrever um plano corpóreo particular.

Os acelomados típicos têm somente um espaço interno: a cavidade digestiva (Figura 14.1). A região situada entre a epiderme e o revestimento da cavidade digestiva é preenchida com um **parênquima celular** derivado do mesoderma. O parênquima é uma forma de empacotamento tecidual que contém, em relação à mesogleia dos cnidários, mais células e fibras e menor quantidade de matriz extracelular (MEC). Os órgãos constituem outra derivação do mesoderma que aumentam a complexidade interna dos triblásticos. Vemos essa complexidade nos membros dos filos Acoelomorpha e Platyhelminthes.

Alguns membros dos Acoelomorpha são acelomados atípicos porque não têm uma cavidade digestiva. Nesses pequenos vermes, as partículas de alimento entram pela boca e penetram em massa celular ou sincicial derivada do endoderma. Uma cavidade digestiva temporária pode se formar dentro do endoderma.

Alguns filos descritos neste capítulo são acelomados típicos, com uma cavidade intestinal revestida com células

derivadas do endoderma, circundadas por tecido derivado do mesoderma, mas outros possuem corpos pseudocelomados (Gr. *pseudo*, falso, + *koilōma*, cavidade). Um corpo pseudocelomado contém uma cavidade interna circundada pelo intestino, mas esta cavidade não está completamente preenchida com o mesoderma, como seria um animal celomado (Figura 14.1). Um pseudoceloma é uma blastocele embrionária que persiste ao longo do desenvolvimento, levando alguns a descreverem os animais com esse plano corporal como blastocelomados. Uma camada mesodérmica ocorre na borda exterior da cavidade, mas essa camada não se estende ao redor do intestino, não formando um mesentério. O revestimento endodérmico do intestino forma a fronteira interna do pseudocelomado (ver Capítulo 8). O pseudocelo pode ser preenchido com fluido ou conter uma matriz gelatinosa com algumas células mesenquimais. Ele compartilha algumas funções com um celoma: espaço para desenvolvimento e diferenciação dos sistemas digestivo, excretor e reprodutor, um meio simples de circulação ou distribuição dos materiais pelo corpo, um local de armazenamento para que os resíduos sejam eliminados para fora pelos ductos excretores e um suporte hidrostático.

Muitos animais pseudocelomados são bastante pequenos, então a função mais provável do pseudocelo nesses animais é permitir a circulação interna na ausência de um sistema circulatório verdadeiro.

Os animais que compartilham uma estrutura corporal específica não formam necessariamente um grupo monofilético. Entre os grupos pseudocelomados, estão: rotíferos e acantocéfalos, entre outros discutidos nos capítulos posteriores, enquanto os táxons celomados incluem: acelomorfos, platelmintos, gastrotríquios e gnatostomúlidos. Levanta-se a hipótese de que os membros do filo Acoelomorpha ramificaram-se a partir de uma linhagem ancestral em todos os outros animais bilaterais antes que essa linhagem se dividisse para formar protostômios e deuterostômios. Analise o cladograma na contracapa para ver este padrão de ramificação. Observe que os outros filos discutidos neste capítulo pertencem ao clado Protostomia e são colocados no subgrupo Lophotrocozoa (ver Capítulo 8).

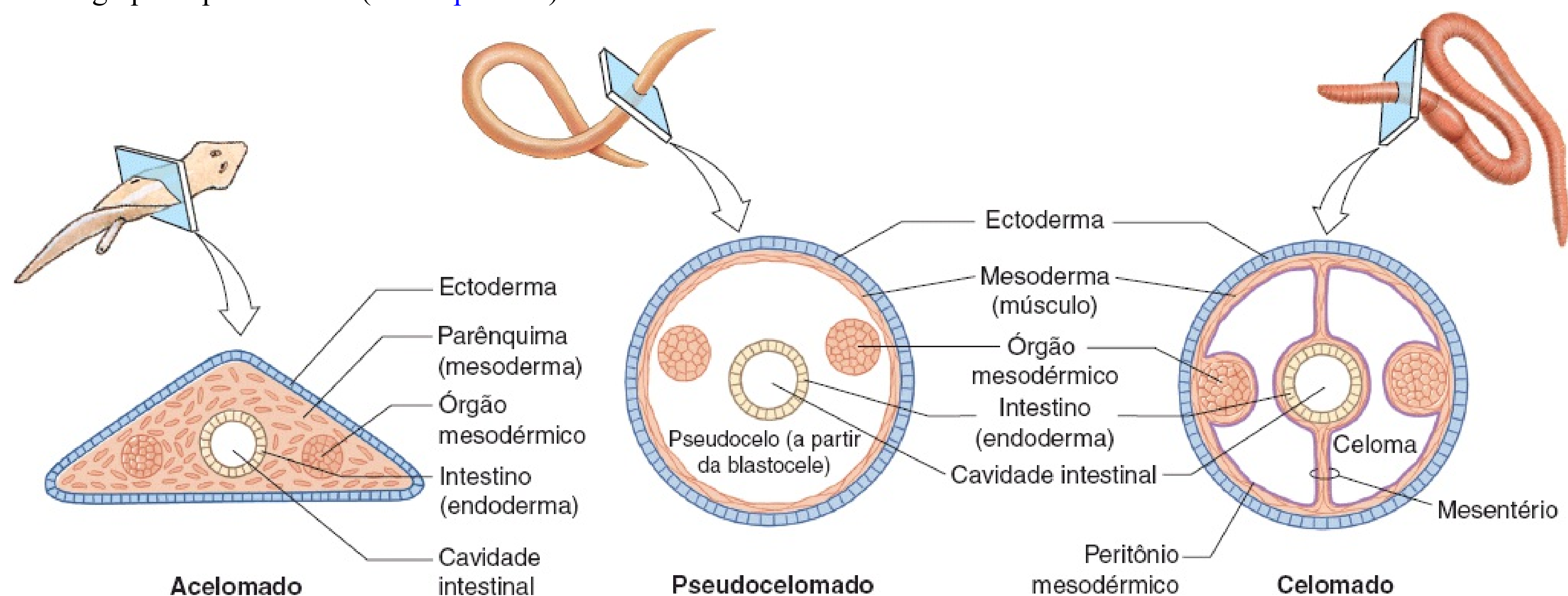


Figura 14.1 Planos corporais do acelomado, pseudocelomado e celomado.

FILO ACOELOMORPHA

Os acelomorfos (Figura 14.2) são pequenos vermes achatados com menos de 5 mm de comprimento. A palavra "verme" aplica-se de forma pouco precisa para animais invertebrados bilaterais, alongados e desprovidos de apêndices. Os zoólogos chegaram a considerar os vermes (Vermes) como um táxon. Esse táxon incluía uma grande miscelânea de formas hoje espalhadas por vários filos, comumente denominados platelmintos, nemertinos, nematódeos e vermes segmentados.

Os vermes acelomorfos vivem tipicamente em sedimentos marinhos, embora uns poucos sejam pelágicos. Algumas espécies vivem em águas salobras. A maioria dos Acoelomorpha tem vida livre; alguns são simbiontes, outros são parasitos. O grupo abriga aproximadamente 350 espécies.

Os membros do filo Acoelomorpha estavam anteriormente posicionados na classe Turbellaria, dentro do filo Platyhelminthes (ver adiante). Duas ordens de turbelários, Acoela e Nemertodermatida, representam agora dois subgrupos de Acoelomorpha, mas alguns pesquisadores consideram que cada grupo constitui um filo.

Os acelomorfos têm a epiderme celular ciliada. As camadas parenquimáticas contêm uma pequena quantidade de MEC e

músculos circulares, longitudinais e diagonais.

O sistema digestivo de alguns acelomorfos consta de uma boca que se comunica com uma faringe tubular seguida de um intestino em forma de saco cego. Não existe ânus. Em muitos acelos, o intestino e a faringe estão ausentes, de maneira que a boca conduz a massa de células derivadas do endoderma ou massa sincicial derivada do endoderma (Figura 14.3). Quando o alimento é conduzido aos espaços temporários, as células fagocitárias gastrodérmicas fazem uma digestão intracelular do alimento.

Os acelomorfos são monoicos. O órgão reprodutivo feminino produz ao mesmo tempo gametas e nutrientes para os jovens. Os ovos que assim se formam, preenchidos de vitelo, são denominados **endolécitos**. Após a fertilização, alguns ou todos os eventos de clivagem produzem um padrão espiral de díades de células novas. Esse padrão poderia ser uma característica de definição morfológica para os acelomorfos, mas há necessidade de novos estudos para confirmar esse aspecto.



Figura 14.2 Verme acelomorfo, *Waminoa* sp., em um coral-bolha *Plerogyra sinuosa*.

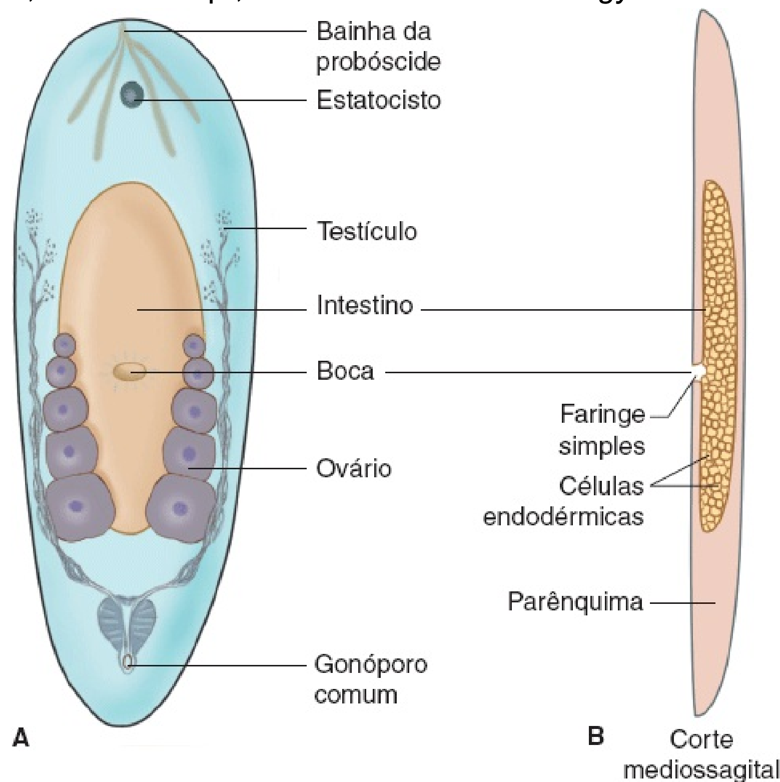


Figura 14.3 A. Verme acelomorfo generalizado. **B.** Seção sagital mostrando a cavidade intestinal preenchida com células endodérmicas.

Outras características determinantes propostas para os acelomorfos são bioquímicas (padrões dos neurotransmissores) ou se baseiam em detalhes da ultraestrutura celular, como a formação de uma rede de radículas dos cílios epidérmicos interconectadas.

Os acelomorfos têm um eixo anteroposterior distinto, mas a reunião difusa de células nervosas na extremidade anterior não tem gânglios típicos de um encéfalo “verdadeiro”. Os acelomorfos têm os nervos corpóreos arranjados radialmente em vez do padrão de escada visto nos vermes achatados do filo Platyhelminthes. Os estatocistos dos acelomorfos diferem na sua estrutura daqueles dos platelmintos.

Características do filo Acoelomorpha

- As radículas dos cílios epidérmicos formam uma rede interconectada
- Inteiramente aquáticos; alguns de águas salobras, mas a maioria vive em sedimentos marinhos
- Maioria de vida livre, alguns comensais, outros parasitos
- **Simetria bilateral**; células nervosas concentradas na região anterior; **corpo achatado dorsoventralmente**
- Corpo dos adultos com três camadas (**triblásticos**)
- Corpo acelomado; MEC reduzida
- Epiderme celular
- Intestino ausente ou, se presente, incompleto e sacular
- As células musculares **mesodérmicas** originam músculos longitudinais, circulares e diagonais
- Sistema difuso de neurônios anteriores conectado a cordões nervosos arranjados radialmente
- Os órgãos sensoriais incluem estatocistos (órgãos de equilíbrio) e ocelos
- Reprodução assexuada por fragmentação
- Monoicos, reprodução sexuada com gônadas bem desenvolvidas, ductos e órgãos acessórios; fertilização interna; clivagem espiral
- Sem sistemas excretor ou respiratório

Filogenia de Acoelomorpha

Vários estudos filogenéticos com marcadores moleculares (p. ex., o genoma mitocondrial e os genes da miosina II) situam os acelomorfos como triblásticos de simetria bilateral que mais cedo divergiram. Os acelomorfos têm apenas quatro ou cinco genes *Hox* (ver Capítulo 8), diferentemente dos membros de vida livre dos platelmintos, que têm sete ou oito desses genes.

CLADOS DENTRO DE PROTOSTOMIA

A maior parte dos metazoários triblásticos é dividida em dois grandes clados ou superfilos: Protostomia e Deuterostomia (ver cladograma na contracapa). A divisão desses dois grupos é baseada nas principais características do desenvolvimento (ver Capítulo 8), mas os dois grupos também se observam na maioria das filogenias obtidas com dados moleculares.

Os Protostomia estão divididos em dois grandes clados: **Lophotrochozoa** e **Ecdysozoa**. Os Platyhelminthes constituem o primeiro filo de protostômios a ser abordado; este e os filos restantes, incluídos neste capítulo, pertencem aos Lophotrochozoa. O conjunto de filos que agora é considerado Lophotrochozoa apareceu primeiro como um clado nas filogenias moleculares. Antes da construção dessas filogenias, a divisão taxonômica principal dos protostômios incluía todos os filos acelomados em um grupo e todos os filos celomados em outro grupo.

As filogenias moleculares rejeitaram a hipótese de que acelomados e celomados formavam grupos monofiléticos separados, em vez de dividir os protostômios em dois subconjuntos conforme marcadores moleculares característicos. Alguns caracteres morfológicos são compartilhados por membros de cada um dos subconjuntos. Os membros de **Ecdysozoa** apresentam uma cutícula que é mudada à medida que o corpo cresce. Os membros de **Lophotrocozoa** compartilham uma peculiar estrutura para a alimentação em forma de ferradura, o **lofóforo** (ver Capítulo 15), ou uma particular forma larval chamada **trocófora** (ver Capítulo 16).

As larvas trocóforas são diminutas, translúcidas, e têm forma de peão (ver Figura 16.7). Apresentam um proeminente círculo de cílios e, algumas vezes, um ou dois círculos acessórios. As trocóforas ocorrem nos estágios iniciais de desenvolvimento de muitos membros de Annelida e Mollusca e são entendidas como ancestrais desses grupos. Larvas semelhantes às trocóforas encontram-se em alguns membros marinhos de Platyhelminthes, em Nemertea, Echiura e

Sipunculida, entre outros.

Clado Platyzoa

O Platyzoa é um grupo do filo dos protostômios Lophotrochozoa. As relações evolutivas no filo Lophotrochozoa ainda são discutidas porque combinações diferentes de caracteres moleculares e morfológicas produzem cladogramas distintos. Quando sequências de gene para determinados táxons não estiverem disponíveis, esses serão excluídos do estudo. No entanto, tentativas recentes de ampliar o número e o tipo de caracteres, bem como o número de táxons em uma análise filogenética (ver Capítulo 10), aprofundaram nossa compreensão dos protostômios. Os Platyzoa emergiram como um clado em várias filogenias, mas os leitores devem estar cientes de que relações contrastantes foram propostas para os filos que formam os Platyzoa. Conforme descrito aqui, os Platyzoa incluem: Platyhelminthes, Gastrotricha e quatro filos no Gnathifera (Figura 14.4).

FILO PLATYHELMINTHES

Os membros do filo Platyhelminthes (Gr. *platys*, achatado, + *helmins*, verme) são comumente denominados vermes achatados ou platelmintos. Variam de tamanho entre 1 mm, ou menos, e vários metros (algumas tênias), mas a maioria tem de 1 a 3 cm. Seus corpos podem ser finos e com forma foliácea ou alongados e com forma de fita. O filo contém formas de vida livre a exemplo da planária comum (Figura 14.5), e espécies parasitas, como os trematódeos e as tênias.

Como não se conhece nenhuma característica exclusiva (sinapomorfia) para o filo, alguns pesquisadores consideram que o filo Platyhelminthes não seja um grupo monofilético válido. No entanto, existe uma característica distintiva para um grande clado de parasitos dentro dos platelmintos. Os parasitos compartilham uma cobertura corpórea externa, denominada **tegumento sincicial**, ou **neoderme**, que contrasta com a epiderme celular ciliada da maioria das formas de vida livre. Algumas características morfológicas dos platelmintos de vida livre sugerem que eles seriam ancestrais das formas parasitas. Enquanto esse intenso debate permanece sem se resolver, continuamos a apresentá-lo como um filo.

Os platelmintos estão divididos em quatro classes (Figura 14.6): Turbellaria, Trematoda, Monogenea e Cestoda. A classe Turbellaria inclui os platelmintos de vida livre, juntamente com algumas formas simbiontes e parasitos. A maior parte dos turbelários é habitante dos fundos de ambientes marinhos ou de água doce, vivendo sob pedras ou outros substratos duros. As planárias de água doce podem ser encontradas em correntes, poças e até em fontes termais. As planárias terrestres estão restritas a lugares úmidos, sob pedras ou troncos. A classe Turbellaria é descrita como um táxon parafilético (ver Capítulo 10) e aguarda uma completa revisão.

Todos os membros das classes Monogenea, Trematoda (trematódeos) e Cestoda (tênias) são parasitos. A maioria dos Monogenea é ectoparasita; todos os trematódeos e cestódios são endoparasitos. Muitas espécies têm ciclos de vida indiretos com mais de um hospedeiro; o primeiro hospedeiro é frequentemente um invertebrado, e o hospedeiro definitivo é geralmente um vertebrado. Os humanos são hospedeiros de um bom número de espécies.

Muitas espécies abordadas neste capítulo e nos Capítulos 11, 17, 18, 19, 20 e 21 são parasitos. As pessoas têm sofrido bastante ao longo dos séculos por conta dos parasitos que infestam seres humanos e seus animais domésticos. As pulgas e as bactérias aniquilaram 33% da população europeia no século 17, assim como a malária, a esquistossomose e a doença do sono têm acabado com a vida de milhões. Mesmo hoje, após as campanhas, com êxito, em muitas partes do mundo contra a febre amarela, a malária e o ancilóstomo, as doenças parasitárias associadas a deficiências nutricionais são a causa primária de mortes de seres humanos. As guerras civis e as mudanças ambientais têm causado a ressurgência de malária, tripanossomíase e leishmaniose, e as prevalências globais dos nematódeos intestinais permaneceram inalteradas durante os últimos 50 anos.

Lophotrochozoa (em parte)

Platyzoa

Gnathifera

Syndermata

Platyhelminthes

Gastrotricha

Gnathostomulida

Micrognathozoa

Rotifera

Acanthocephala

Mesozoa

Epiderme parcialmente celular e parcialmente sincicial

Tubos aderentes

Células epidérmicas monociliadas

3 pares de mandíbulas pareadas

Dedos com glândulas aderentes

Probóscide apical com ganchos intracelulares

Perda de intestino

Perda de mandíbulas

Epiderme sincicial eutélica

Mandíbulas cuticulares com microestrutura única

Caracteres moleculares

Figura 14.4 Relações hipotéticas entre membros do Platyzoa. Os caracteres são subconjuntos modificados daqueles em Kristensen (2002; ver referência no final deste Capítulo) e Brusca e Brusca (2003; ver referência no final do Capítulo 15).



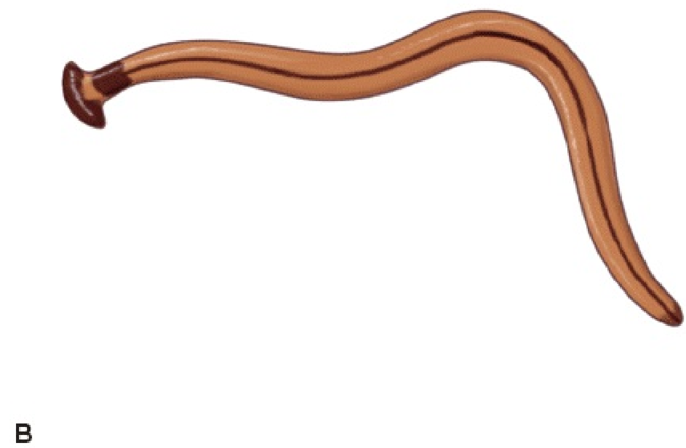


Figura 14.5 A. Planária corada. **B.** *Bipalium*, um verme achatado terrestre.

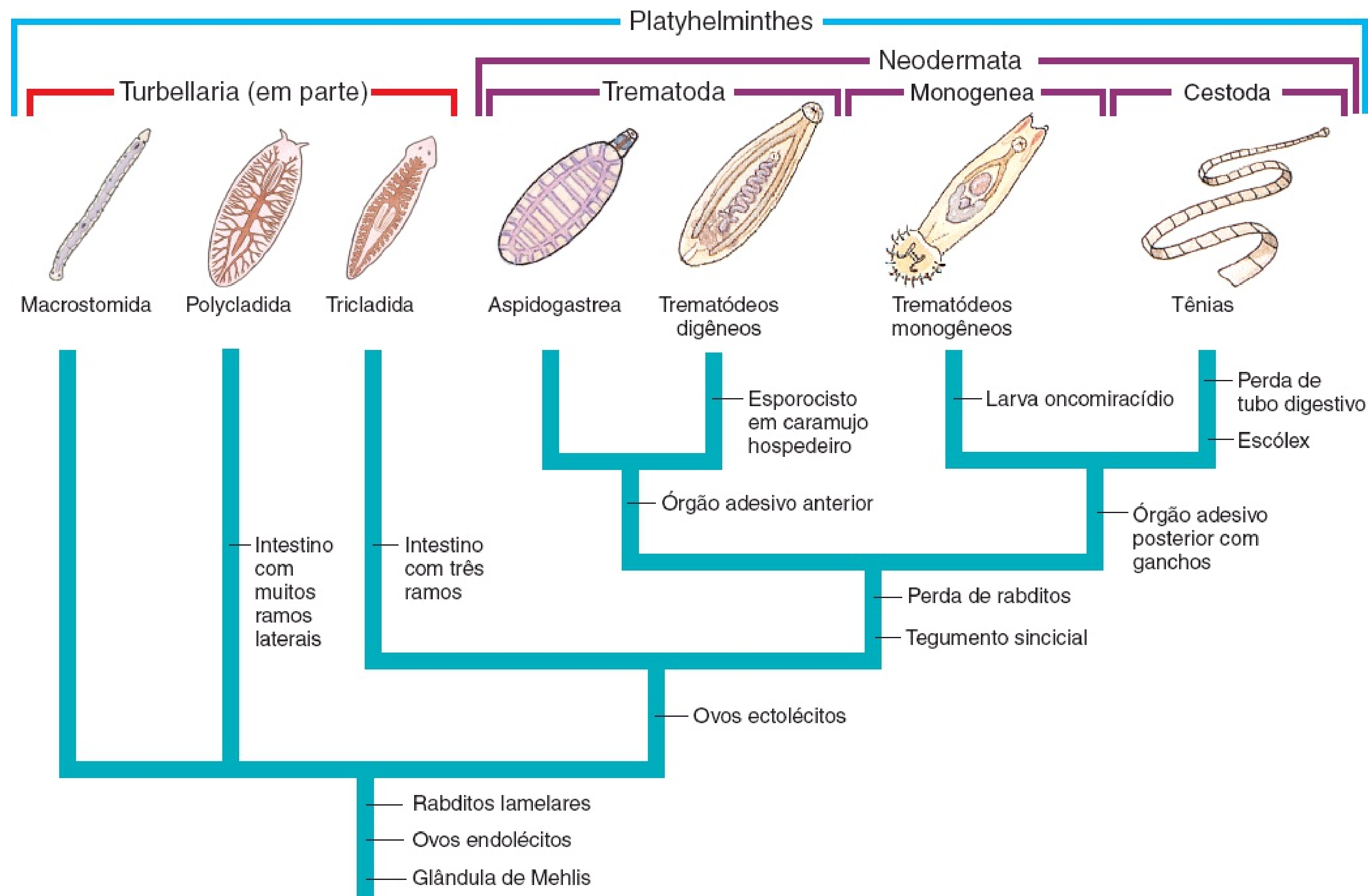


Figura 14.6 Relações hipotéticas entre os platelmintos parasitas. A classe Turbellaria é tradicionalmente aceita como parafilética. Alguns turbelários têm desenvolvimento a partir de ovos ectolécitos e, junto com os Trematoda, os Monogenea e os Cestoda, formam um clado que exclui os turbelários de ovos endolécitos. Para simplificar, são omitidas as sinapomorfias desses turbelários e as dos Aspidogastrea, bem como de muitos outros grupos mencionados por Brooks (1989). Brooks define mais um clado, denominado Cercomeria, que inclui todos os membros de Neodermata mais dois táxons de turbelários não mostrados aqui. Os membros de Cercomeria têm um órgão adesivo posterior. Nos monogêneos e nos cestódeos, o órgão é provido de ganchos.

Fonte: Modificada de D. R. Brooks. The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. Journal of Parasitology **75:***606-616, 1989*.

Forma e função

Epiderme, músculos

A maioria dos turbelários tem uma epiderme celular ciliada sobreposta a uma membrana basal. Ela contém **rabditos** em forma de bastão que incham e formam uma camada de muco protetora ao redor do corpo quando são liberados junto com a água. As glândulas mucosas unicelulares abrem-se na superfície da epiderme (Figura 14.7). A maioria das ordens de turbelários apresenta na epiderme órgãos adesivos **duoglandulares**. Esses órgãos consistem em células de três classes: viscosas, liberadoras e de fixação (Figura 14.8). As secreções viscosas das células glandulares aparentemente se anexam aos microvilos das células de fixação ao substrato, e as secreções das células glandulares liberadoras fornecem um mecanismo de liberação química rápido.

Em contraste com a epiderme celular ciliada da maioria dos turbelários, os adultos das três classes de parasitos têm um revestimento corpóreo não ciliado denominado **tegumento sincicial** (Figura 14.9). O termo **sincicial** exprime o fato de muitos núcleos estarem envolvidos por uma única membrana celular. Pode parecer que uma cobertura de corpo completamente nova surgiu nas classes parasitas, mas existem alguns turbelários de vida livre com uma epiderme atípica.

Alguns turbelários têm uma epiderme sincicial e outros têm uma epiderme sincicial "aprofundada"; nesta, os corpos celulares (que contêm os núcleos) estão localizados sob a membrana basal da epiderme. Os corpos celulares comunicam-se com o citoplasma superficial (citoplasma distal) mediante extensões projetadas para fora. Essas extensões se fundem para formar o revestimento sincicial e participam da formação do tegumento sincicial. O termo "aprofundado" é impróprio porque a superfície citoplasmática forma-se por extensão da região distal dos corpos celulares, e não por aprofundamento desses corpos abaixo da membrana basal.

Os adultos de todos os membros de Trematoda, Monogenea e Cestoda possuem um revestimento sincicial completamente desprovido de cílios denominado tegumento (Figura 14.9). Muitas formas larvais desses grupos são ciliadas, mas o revestimento ciliado é perdido quando há contato com um hospedeiro. Tem sido sugerido que a perda da epiderme seja uma solução para impedir a resposta imunológica do hospedeiro. O desenvolvimento do tegumento ocorre à medida que diversas camadas superficiais da epiderme são descartadas; por fim essas extensões fundidas dos corpos das células abaixo da membrana basal se tornam o revestimento superficial do corpo. O tegumento é também denominado **neoderme**, e o compartilhamento desse tipo de tegumento pelos parasitos é critério para reunir trematódeos, monogêneos e cestódios no clado **Neodermata** (Figura 14.6).

O tegumento dos endoparasitos é resistente ao sistema imunológico do hospedeiro, e resiste aos sucos digestivos nas tênias e outros que habitam o intestino do hospedeiro. A natureza sincicial do tegumento poderia prover maior resistência porque não existem junções entre as células que possam ser transpassadas. O tegumento pode ser absortivo e secretor. Foi mostrado que o tegumento de uma tênia libera enzimas que reduzem a efetividade do sistema digestivo do hospedeiro. O tegumento das tênias absorve nutrientes da cavidade digestiva do hospedeiro – as tênias não apresentam boca nem ânus.

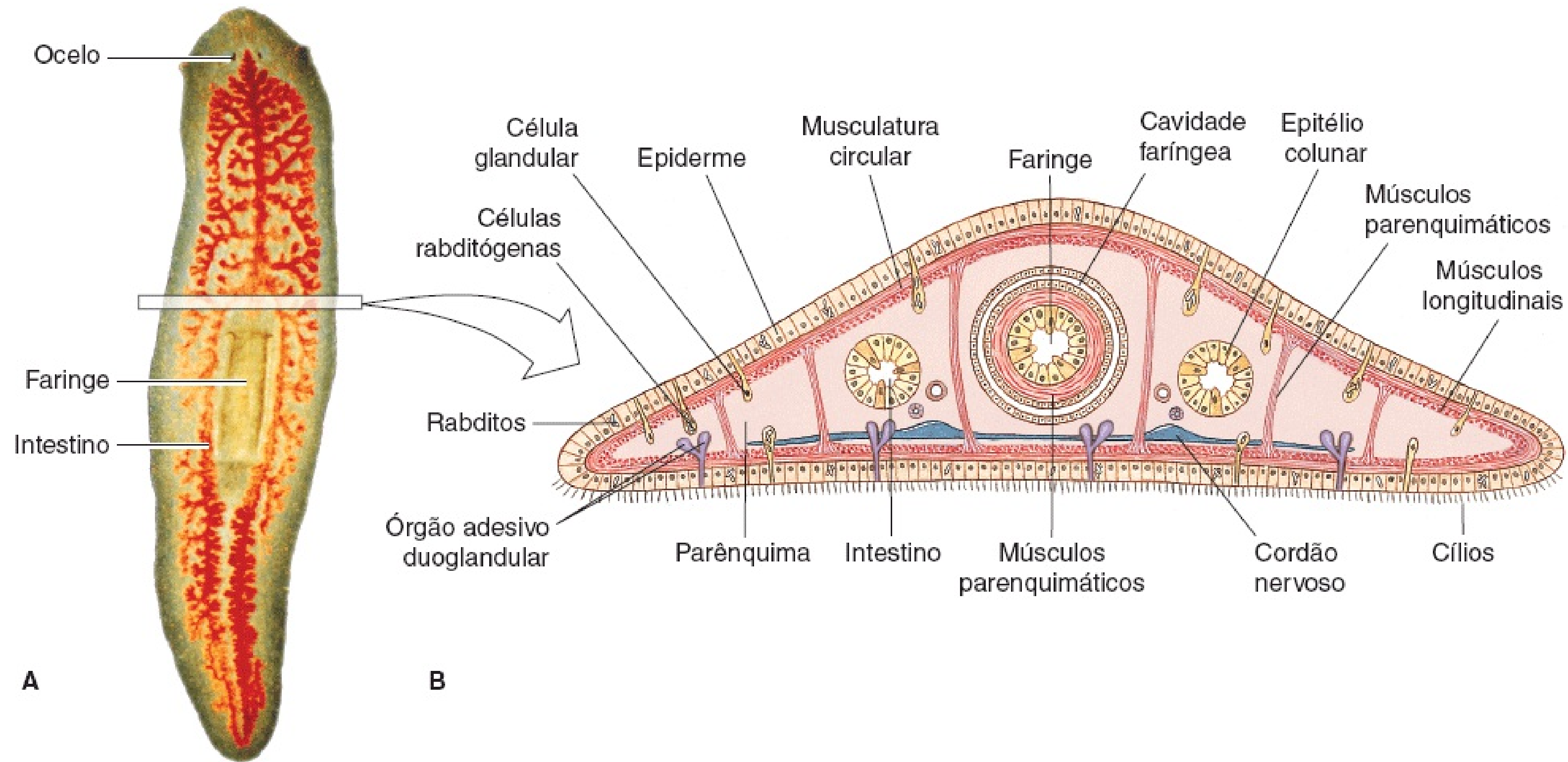


Figura 14.7 A. Uma planária inteira. **B.** Corte transversal de uma planária na região da faringe mostrando as relações das estruturas corpóreas.

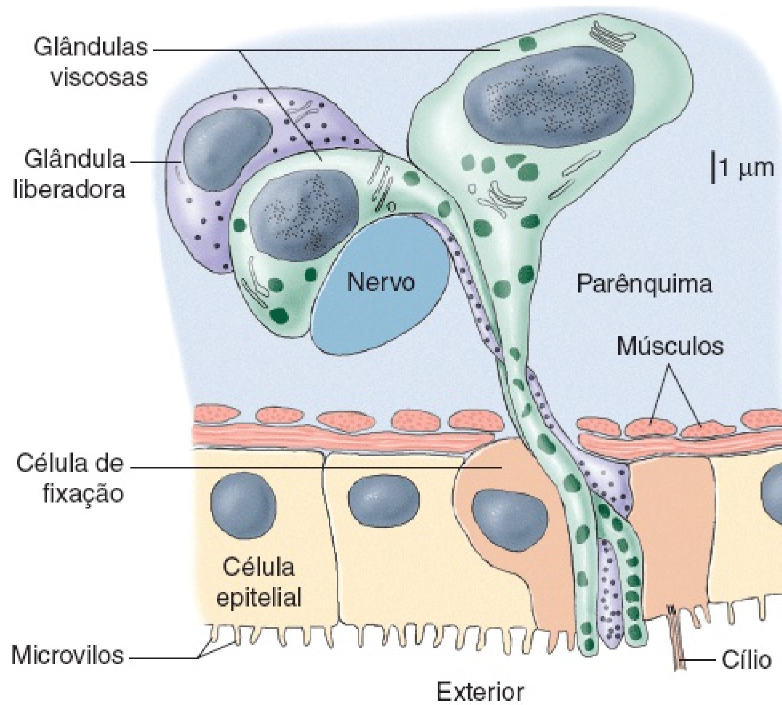


Figura 14.8 Reconstrução do órgão adesivo duoglandular do turbelário *Haplopharynx* sp. Existem duas glândulas viscosas e uma glândula liberadora que se situa embaixo da parede do corpo. A célula de fixação está localizada na epiderme e uma das glândulas viscosas e a glândula liberadora estão em contato com um nervo.

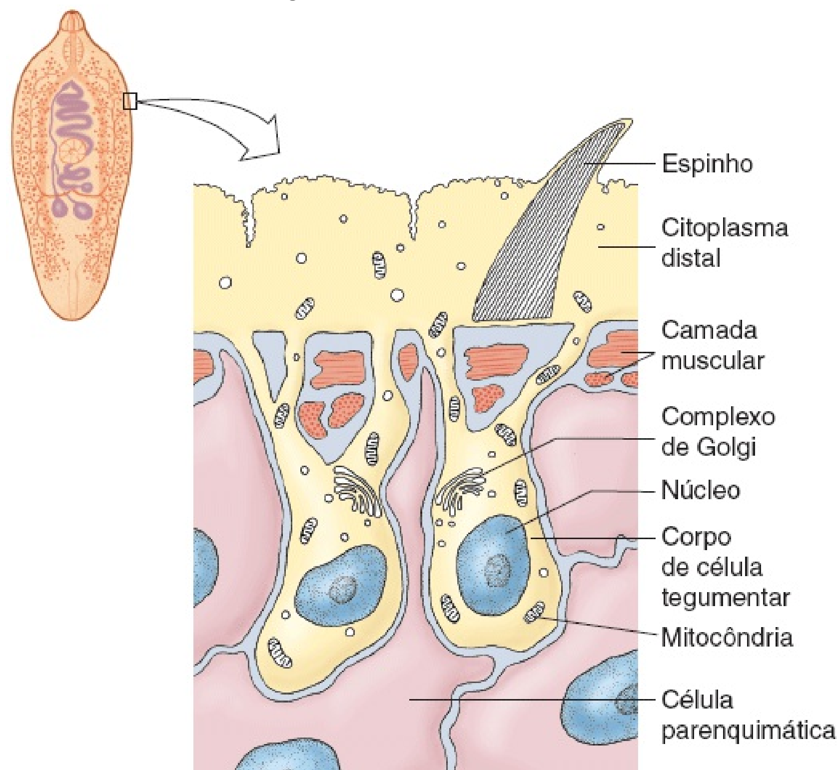


Figura 14.9 Esquema diagramático da estrutura do tegumento do trematódeo *Fasciola hepatica*.

Características do filo Platyhelminthes

- Sem características claras de definição
- *Habitats* marinhos, de água doce e terrestres úmidos
- Os turbelários são na maioria de vida livre; classes Monogenea, Trematoda e Cestoda inteiramente parasitas
- **Simetria bilateral**; polaridade definida das extremidades anterior e posterior; **corpo achatado dorsoventralmente**
- Corpo dos adultos com três camadas (**triblásticos**)
- Corpo acelomado

- Epiderme celular ou sincicial (ciliada em alguns); **rabditos** na epiderme da maioria dos turbelários; a epiderme é um **tegumento** sincicial em quase todos os Monogenea, Trematoda, Cestoda e em alguns Turbellaria
- Intestino incompleto pode ser ramificado, ausente em cestódeos
- Sistema muscular principalmente em forma de bainha e de origem mesodérmica; camadas musculares de fibras circulares, longitudinais e, às vezes oblíquas, abaixo da epiderme
- Sistema nervoso consiste em um **par de gânglios anteriores** com dois **cordões nervosos longitudinais** conectados por nervos transversais e localizado no mesênquima na maioria das formas
- Órgãos dos sentidos incluem estatocistos (órgãos de equilíbrio) e ocelos
- Reprodução assexuada por fragmentação e outras métodos como parte dos complexos ciclos de vida parasitas
- Maioria das formas monoica; sistema reprodutor complexo, geralmente com gônadas bem desenvolvidas, ductos e órgãos acessórios; fertilização interna; desenvolvimento direto nas formas livre-nadantes e naquelas com um único hospedeiro; complicados ciclos de vida, frequentemente, no caso de muitos endoparasitos, envolvendo vários hospedeiros
- Sistema excretor com dois canais laterais ramificados que apresentam **células-flama (protonefrídios)**; ausentes em algumas formas
- Sistemas respiratório, circulatório e esquelético ausentes; canais linfáticos com células livres em alguns trematódeos

Na parede celular embaixo da membrana celular dos platelmintos existem camadas de **fibras musculares** que correm nos sentidos circular, longitudinal e diagonal. Uma rede de células **parenquimáticas**, derivada do mesoderma, preenche os espaços entre os músculos e os órgãos viscerais. As células parenquimáticas de alguns platelmintos, talvez de todos, não são tipos celulares separados, mas sim as porções não contráteis de células musculares.

Nutrição e digestão

Em geral, o sistema digestivo dos platelmintos é formado por boca, faringe e intestino (Figura 14.10). Nos turbelários, como a planária *Dugesia*, a faringe está alojada em uma **bolsa faríngea** (Figura 14.10) e abre-se na parte posterior interna da boca, através da qual ela pode se estender. O intestino tem três ramos muito ramificados, um anterior e dois posteriores. O conjunto constitui uma **cavidade gastrovascular** revestida de epitélio colunar (Figura 14.10).

As planárias são predominantemente carnívoras; alimentam-se em grande parte de pequenos crustáceos, nematódeos, rotíferos e insetos. Podem detectar o alimento a distância, com o auxílio de quimiorreceptores. Envolvem a presa com secreções de muco produzido pelas glândulas de muco e por rabditos. Uma planária apreende sua presa com a extremidade anterior, enrola o corpo ao redor da presa, estende a faringe e suga o alimento em pequenas quantidades.

As secreções intestinais contêm enzimas proteolíticas que fazem uma **digestão extracelular**. Pedaços de alimento são sugados para o intestino, onde as células fagocitárias da gastroderme completam a digestão (**intracelular**). O alimento não digerido é expelido através da faringe. Os monogêneos e os trematódeos alimentam-se das células do hospedeiro, ingerindo restos celulares e fluidos corpóreos. A boca dos trematódeos e dos monogêneos abre-se, geralmente, na região anterior do corpo ou em suas proximidades para uma faringe muscular não extensível (Figuras 14.11 e 14.19). O esôfago comunica-se posteriormente com um intestino de fundo cego, tipicamente em forma de Y, mas também pode ser altamente ramificado ou não, dependendo da espécie.

Como os cestódios não têm tubo digestivo, dependem da digestão do seu hospedeiro e sua absorção é limitada a pequenas moléculas do tubo digestivo do hospedeiro.

Excreção e osmorregulação

Os sistemas excretores retiram resíduos do corpo, enquanto os sistemas osmorreguladores controlam o balanço de água. Os sistemas osmorreguladores são muito frequentes em animais dulcícolas, nos quais os gradientes de concentração entre os fluidos internos e o ambiente externo causam o inchamento à medida que a água atravessa as membranas permeáveis do corpo (ver Capítulo 30). O excesso de água tipicamente é eliminado através de um sistema de osmorregulação. Às vezes, a osmorregulação e a excreção agem em conjunto, pois, nesses casos, os resíduos são eliminados junto com a água que o animal expulsa. Os platelmintos têm um sistema de **protonefrídios** (Figura 14.10A) que pode ser usado para a excreção ou para a osmorregulação (ver Capítulo 30). Embora uma pequena quantidade de amônia seja excretada via protonefrídios, a maior

parte dos resíduos metabólicos é removida, principalmente, por difusão através da parede do corpo.

Os **protonefrídios** (órgãos excretores ou osmorreguladores nas proximidades da extremidade anterior) dos platelmintos apresentam **células-flama** (Figura 14.10A). Uma célula-flama é caliciforme e apresenta um tufo de flagelos que se estende a partir da face interna do cálice. Em alguns turbelários e em todos os Neodermata, os protonefrídios formam uma **rede (malha)**; o bordo do cálice alonga-se em projeções digitiformes que se estendem entre projeções semelhantes da célula do túbulo. O espaço (lúmen) envolvido pela célula do túbulo continua para dentro dos ductos coletores que finalmente se abrem para o exterior através de poros. O batimento dos flagelos (que lembra uma chama flamejante) impulsiona o fluido dos ductos coletores e cria uma pressão negativa que arrasta o fluido através das projeções delicadas da rede. A parede do ducto para além da célula-flama geralmente apresenta dobras ou microvilos que, provavelmente, funcionam na reabsorção de certos íons ou moléculas.

Os ductos coletores das planárias se unem e se reúnem em uma rede ao longo de cada lado do animal (Figura 14.10), e podem esvaziar-se através dos numerosos nefridióporos. Esse sistema é principalmente osmorregulador, porque é reduzido ou ausente em turbelários marinhos, os quais não necessitam expelir o excesso de água.

Núcleo
Célula-flama
Flagelos formando a "flama"
Túbulo
Célula do túbulo
Túbulo osmorregulador
Célula-flama
Manchas oculares
Ovário
Oviduto
Testículo
Vitelários
Vesícula seminal
Vaso deferente
Pênis
Receptáculo seminal
Vagina
Poro genital
A
Cordão nervoso lateral
Gânglio cerebral
Intestino
Divertículo
Faringe
Bolsa faríngea
Boca
Nervo transversal
B
Boca
Faringe
C

Figura 14.10 Estrutura de uma planária. **A.** Sistemas reprodutor e osmorregulador, mostrados em parte. Ampliada, no lado esquerdo, vê-se uma célula-flama. **B.** Tubo digestivo e sistema nervoso do tipo escada. A faringe é mostrada em posição de repouso. **C.** Faringe estendida através da boca ventral.

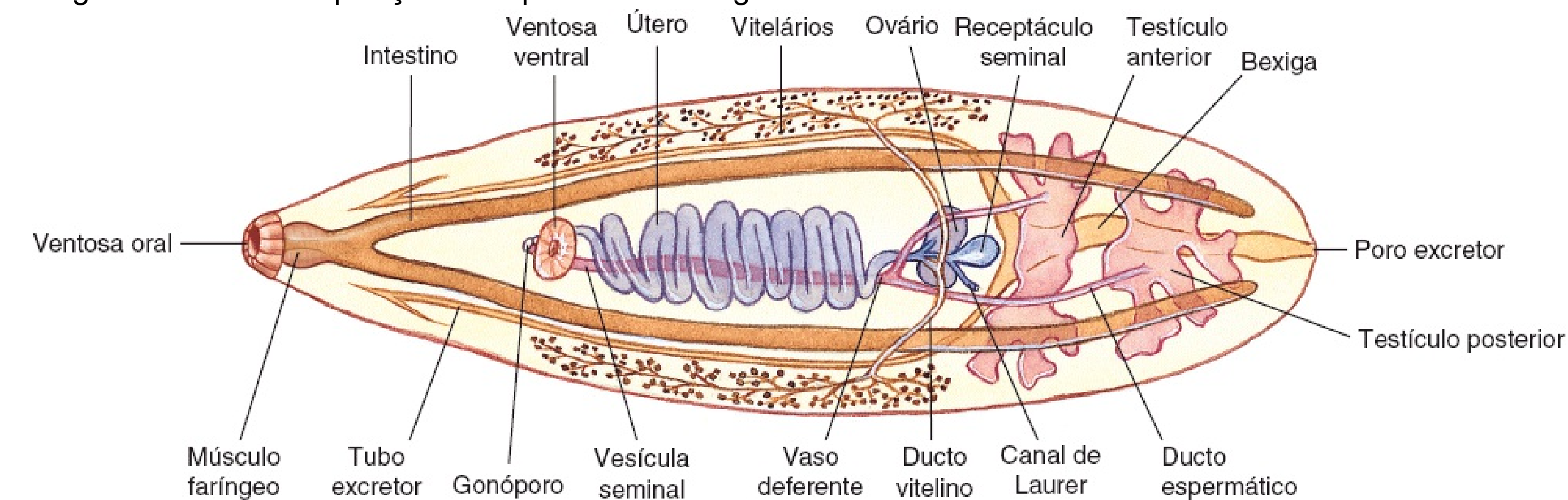


Figura 14.11 Estrutura de *Clonorchis sinensis*, um trematódeo do fígado humano.

Os protonefrídios de células-flama também existem nos táxons parasitos. Os monogêneos geralmente têm dois poros excretores que se abrem lateralmente perto da região anterior. Os ductos coletores dos trematódeos esvaziam-se em uma bexiga excretora que se abre para o exterior através de um poro terminal (Figura 14.11). Nos cestódios existem dois canais excretores principais que correm ao longo das margens de todo o corpo do verme (Figura 14.23). Unem-se no último segmento (proglótide, ver adiante) formando uma bexiga excretora que se abre através de um poro terminal. Quando a proglótide terminal é liberada, os dois canais se abrem separadamente.

Sistema nervoso

O mais primitivo sistema nervoso, encontrado em alguns turbelários, consiste em um **plexo nervoso subepidérmico** que lembra a rede nervosa dos cnidários. Além de um plexo nervoso, outros vermes achatados têm de um a cinco pares de **cordões nervosos longitudinais** sob a camada muscular (ver Capítulo 33). As planárias de água doce têm um par ventral (Figura 14.10B). Os nervos conectores formam um padrão semelhante a uma escada de cordas. O cérebro consiste em massa bilobada de células ganglionares que se origina anteriormente a partir dos cordões nervosos ventrais. Os neurônios são organizados nos tipos sensorial, motor e de associação – um desenvolvimento importante na evolução dos sistemas nervosos.

Órgãos dos sentidos

A locomoção ativa nos platelmintos favoreceu não só a cefalização do sistema nervoso, mas também a evolução adicional de órgãos dos sentidos. Os **ocelos**, ou manchas sensíveis à luz, são comuns nos turbelários (Figura 14.10A), monogêneos e larvas de trematódeos.

As células táteis e as células quimiorreceptoras são abundantes na superfície corpórea do animal e, em planárias, formam órgãos distintos nas aurículas (os lóbulos em forma de orelha nos lados da cabeça). Algumas espécies também têm estatocistos para equilíbrio e reorreceptores para perceber a direção da corrente de água. As extremidades sensoriais são abundantes ao redor da ventosa oral de trematódeos e no órgão de adesão (escólex, adiante) de cestódios, bem como ao redor dos poros genitais de ambos os grupos.

Reprodução e regeneração

Muitos turbelários reproduzem-se tanto assexuadamente (por fissão) como sexuadamente. No modo assexuado, as planárias dulcícolas simplesmente constringem a região posterior à da faringe, e cada região se separa em um animal que regenera as partes perdidas – uma maneira rápida de aumentar a população. Baixas densidades populacionais podem provocar um incremento da taxa de fissão. Em algumas formas nas quais ocorre a fissão, os indivíduos podem não se separar imediatamente, mas permanecer ligados formando cadeias de zooides (Figura 14.12).

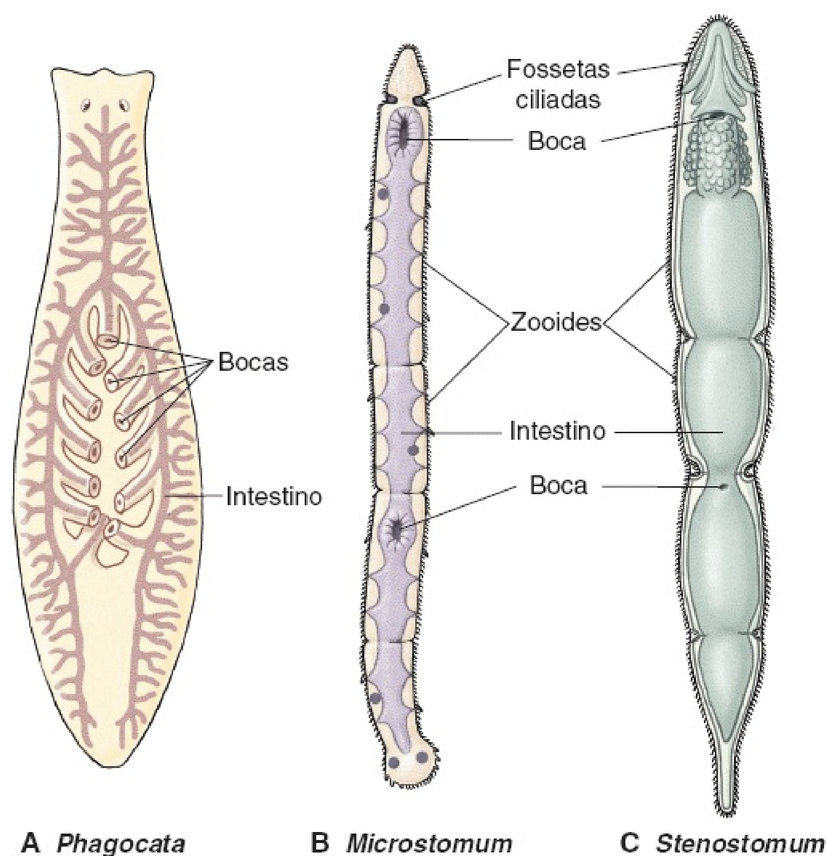


Figura 14.12 Alguns pequenos turbelários de água doce. **A.** *Phagocata* tem numerosas faringes. **B** e **C.** A fissão incompleta resulta em uma série de zooides interligados temporariamente.

O considerável poder de regeneração das planárias oferece um interessante sistema para estudos experimentais do desenvolvimento. Por exemplo, de um pedaço retirado do meio de uma planária podem regenerar uma cabeça e uma cauda novas. No entanto, o pedaço retém a polaridade: a cabeça cresce na região anterior e a cauda na posterior. Um extrato de cabeças acrescido a um meio de cultura contendo vermes sem cabeça impede a regeneração de novas cabeças, o que sugere que as substâncias presentes em uma região inibam a regeneração da mesma região em outra parte do corpo.

Os trematódeos apresentam reprodução assexuada em seus hospedeiros intermediários, caramujos. Os detalhes dos seus surpreendentes ciclos de vida são descritos mais adiante. Alguns cestódios juvenis também experimentam reprodução assexuada por brotamento de centenas ou, em alguns casos, até milhões de filhotes (adiante).

Quase todos os platelmintos são monoicos (hermafroditas), mas praticam a fertilização cruzada. Em alguns turbelários, o vitelo para a nutrição do embrião em desenvolvimento é contido dentro da própria célula-ovo (ovos **endolécitos**) e a embriogênese experimenta clivagem espiral determinada, típica dos protostômios (Capítulo 8). A presença de ovos endolécitos é considerada ancestral nos platelmintos. Os trematódeos, monogêneos, cestódios e muitos grupos de turbelários compartilham a condição derivada em que os gametas femininos contêm pouco ou nenhum vitelo, e esse vitelo é produzido por células liberadas de órgãos separados denominados **vitelários**. As células de vitelo são conduzidas através dos **ductos vitelinos** até a junção com o **oviduto** (Figuras 14.10 e 14.11). Normalmente, existem numerosas células de vitelo que envolvem o zigoto dentro do ovo; por isso, esse desenvolvimento é denominado **ectolécito**. A clivagem é afetada de tal maneira que não é possível distinguir um padrão claro. O pacote inteiro que está dentro da cápsula do ovo, e que consiste em células de vitelo e no zigoto, passa ao **útero** e, finalmente, é liberado por um poro genital comum ou por um poro uterino separado (Figura 14.11).

O acesso ao vitelo em ovos ectolécitos é problemático para o embrião em desenvolvimento, mas as camadas epidérmicas mais externas de alguns embriões em desenvolvimento crescem para o exterior e envolvem o vitelo. Quando a camada epidérmica mais externa é desprendida durante o desenvolvimento, sucessivas camadas internas encerram e utilizam o vitelo. Tem sido sugerido que o desprendimento das camadas epidérmicas, permitindo o consumo de vitelo em turbelários de ovos ectolécitos, representaria a base evolutiva do desprendimento das camadas epidérmicas larvais que ocorre quando se forma o tegumento sincicial.

Os órgãos reprodutores masculinos incluem um, dois ou mais **testículos** conectados a **vasos eferentes**. Estes se unem formando um **vaso deferente** único. Esse vaso deferente geralmente se dirige a uma **vesícula seminal** e, subsequentemente, a um **pênis** papiliforme ou a um órgão copulador extensível denominado **cirro**.

Durante a estação reprodutiva, os turbelários desenvolvem os órgãos masculino e feminino, que comumente se abrem ao exterior através de um poro genital comum (Figura 14.10A). Após a cópula, um ou mais ovos fertilizados são empacotados dentro de uma pequena cápsula junto com algumas células de vitelo. As cápsulas são presas no lado inferior de rochas ou plantas através de pequenas hastes. Dos embriões eclodem jovens que se assemelham aos adultos maduros. Os embriões de algumas formas marinhas desenvolvem-se como larvas ciliadas livre-nadantes, muito parecidas com as larvas trocóforas de outros membros de Lophotrochozoa.

Os monogêneos eclodem como larvas livre-nadantes que se anexam ao próximo hospedeiro e desenvolvem-se em jovens. As larvas dos trematódeos emergem da casca do ovo como larvas ciliadas que penetram em um caramujo, o hospedeiro intermediário, ou elas eclodem somente após serem ingeridas por um caramujo. A maioria dos cestódios eclode apenas depois de ter sido consumida por um hospedeiro intermediário. Muitos tipos de animais servem como hospedeiros, e, dependendo da espécie, uma tênia pode necessitar de um ou mais hospedeiros intermediários para completar seu ciclo de vida.

Classe Turbellaria

Os turbelários são, na sua grande maioria, vermes de vida livre que variam de tamanho entre 5 mm ou menos até 50 cm. Podem ser encontrados embaixo de objetos em *habitats* marinhos, de água doce e terrestres. Para os EUA, há registro de aproximadamente seis espécies de turbelários terrestres.* A boca, localizada no lado ventral, comunica-se com a cavidade intestinal, frequentemente por intermédio de uma faringe. Os turbelários geralmente se distinguem pelo tipo de intestino (presente ou ausente; simples ou ramificado; padrão de ramificação) e de faringe (simples, dobrada ou bulbosa). Excetuando a ordem Polycladida (Gr. *poly*, muitos, + *klados*, ramo), os turbelários de ovos endolécitos têm um intestino e uma faringe simples. Em uns poucos turbelários não existe uma faringe reconhecível. Os policládidos têm uma faringe pregueada e um intestino multirramificado (Figura 14.13). Os policládidos incluem numerosas formas marinhas de tamanho moderado a grande (de 3 a mais de 40 mm) (Figura 14.14). Um maior número de ramificações intestinais nos turbelários está correlacionado com maiores tamanhos corpóreos. Os membros da ordem Tricladida (Gr. *treis*, três, + *klados*, ramo), que são ectolécitos e incluem as planárias de água doce, têm um intestino trifurcado (Figura 14.13).

Os turbelários são formas tipicamente rastejadoras que, para o deslocamento, combinam a ação muscular e a ciliar. Planárias muito pequenas nadam com auxílio dos cílios. Outras locomovem-se por deslizamento, com a cabeça levemente erguida, sobre um piso de muco secretado pelas glândulas adesivas marginais. O batimento dos cílios epidérmicos sobre o piso de muco desloca o animal para a frente, enquanto ondas rítmicas musculares podem ser observadas indo da cabeça para trás. Os policládidos grandes e os turbelários terrestres rastejam com auxílio de ondulações musculares, ao estilo dos caramujos.

Classe Trematoda

Todos os trematódeos são vermes parasitos, e quase todas as formas adultas são endoparasitos de vertebrados. Têm forma predominantemente foliácea e são providos de uma ou mais ventosas, mas carecem do opistáptor presente nos trematódeos monogêneos (adiante).

Outras adaptações estruturais ao parasitismo são evidentes: vários tipos de glândulas de penetração ou glândulas que produzem material de encistamento, órgãos de adesão como ventosas e ganchos e uma capacidade de reprodução incrementada. De resto, os trematódeos compartilham várias características com os turbelários de ovos ectolécitos, como um canal alimentar bem desenvolvido (mas com a boca na região anterior ou cefálica) e sistemas reprodutor, excretor e nervoso, bem como uma musculatura e um parênquima levemente modificados daquele dos turbelários. Os órgãos dos sentidos são pouco desenvolvidos.

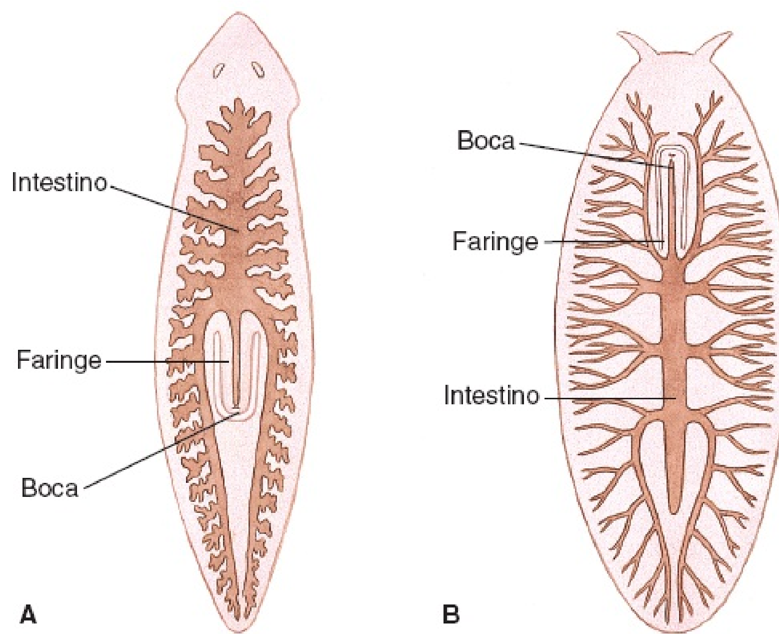


Figura 14.13 Padrão intestinal de duas ordens de turbelários. **A.** Tricladida. **B.** Polycladida.



Figura 14.14 *Pseudobiceros hancockanus*, um turbelário policládido marinho. Os policládidos marinhos frequentemente são grandes e ricamente coloridos. Essa espécie australiana foi fotografada na Grande Barreira de Coral da Austrália.

Dos grupos de Trematoda, a subclasse Aspidogastrea é a menos conhecida. A maior parte dos parasitos desse grupo tem apenas um único hospedeiro, geralmente um molusco. Se existe um segundo hospedeiro, este costuma ser um peixe ou uma tartaruga. A subclasse Digenea (Gr. *dis*, dupla, + *genos*, raça) é a maior e a mais bem conhecida, com muitas espécies de importância médica e econômica.

Subclasse Digenea

Com raras exceções, os digêneos apresentam um ciclo de vida complexo, sendo o primeiro hospedeiro (**intermediário**) um molusco, e o **definitivo** (o hospedeiro no qual ocorre a reprodução sexuada, algumas vezes denominado hospedeiro **final**), um vertebrado. Em algumas espécies, um segundo e, até mesmo, um terceiro hospedeiro intermediário aparece. É um grupo bastante irradiado e seus membros parasitaram quase todos os tipos de vertebrados. Os digêneos habitam, de acordo com a espécie, uma ampla gama de locais em seus hospedeiros: trato digestivo, trato respiratório, sistema circulatório, o trato urinário e o trato reprodutor.

Entre os mais surpreendentes fenômenos biológicos, encontram-se os ciclos de vida dos digêneos. Embora os detalhes do ciclo de vida das espécies variem bastante, um exemplo típico incluiria os estágios de adulto, ovo (embrião encapsulado), miracídio, esporocisto, rédia, cercária e metacercária (Figura 14.15). O embrião encapsulado, ou a larva, geralmente passa para o hospedeiro definitivo em excretas e tem que alcançar a água para continuar seu desenvolvimento. Na água eclode como uma larva ciliada livre-nadante, o **miracídio.** O miracídio penetra nos tecidos de um caramujo, onde se transforma em um

esporocisto. O esporocisto se reproduz assexuadamente para formar mais esporocistos ou várias **rédias**. As rédias, por sua vez, se reproduzem assexuadamente para produzir mais rédias ou **cercárias**. Desse modo, um único ovo pode dar origem a uma enorme progênie. A cercária emerge do caramujo e pode penetrar diretamente no hospedeiro final (p. ex., o trematódeo do sangue *Schistosoma mansoni*), penetrar em um hospedeiro intermediário (p. ex., o trematódeo pulmonar *Paragonimus westermani*), ou encistar-se na vegetação aquática (p. ex., o trematódeo intestinal *Fasciolopsis buski*). Nessa etapa, as cercárias transformam-se em **metacercárias**, as quais são, essencialmente, trematódeos juvenis. Quando as metacercárias são ingeridas pelo hospedeiro final, os vermes juvenis migram para o local final da infecção e tornam-se adultos.

Alguns dos mais graves parasitos de seres humanos e de animais domésticos são digêneos (Quadro 14.1). O primeiro ciclo de vida descoberto de um digêneo foi o da *Fasciola hepatica* (L. *fasciola*, pequeno feixe ou listra), que causa a "necrose do fígado" em ovelhas e outros ruminantes. Os trematódeos adultos vivem no ducto biliar do fígado e os ovos são transmitidos através das fezes. Após a eclosão, o miracídio penetra em um caramujo e torna-se um esporocisto. Ocorrem duas gerações de rédias, e as cercárias encistam-se na vegetação. Quando a vegetação infestada é comida por uma ovelha ou outro ruminante (ou, às vezes, humanos), as metacercárias desenvolvem-se como vermes jovens.

Figura 14.15 Ciclo de vida de *Clonorchis sinensis*.

Quadro 14.1 Exemplos de trematódeos que infectam seres humanos.

Nomes comuns e científicos	Meios de infecção; distribuição e prevalência em seres humanos
Trematódeos do sangue (*Schistosoma* spp.): três espécies amplamente prevalentes, outras registradas	Na água, as cercárias penetram na pele; 200 milhões de pessoas infectadas com uma ou mais espécies
S. mansoni	África, Américas do Sul e Central
S. haematobium	África
S. japonicum	Ásia oriental
Trematódeo chinês do fígado (*Clonorchis sinensis*)	Ingestão de metacercárias em peixes crus; em torno de 30 milhões de casos na Ásia oriental
Trematódeos pulmonares (*Paragonimus* spp.), sete espécies, sendo *P. westermani* a mais prevalente	Ingestão de metacercárias em caranguejos de água doce crus; Ásia e Oceania, África Subsaariana, Américas do Sul e Central, vários milhões de casos na Ásia
Trematódeo intestinal (*Fasciolopsis buski*)	Ingestão de metacercárias na vegetação aquática; 10 milhões de casos na Ásia oriental
Trematódeo do fígado de ovelha (*Fasciola hepatica*)	Ingestão de metacercárias da vegetação aquática; extensamente prevalente em ovelhas e gado; ocasionalmente em seres humanos

***Clonorchis sinensis* | Trematódeo do fígado humano.** *Clonorchis* (Gr. *clon*, ramo, + *orchis*, testículo) é o mais importante trematódeo do fígado humano; é comum em muitas regiões da Ásia oriental, especialmente na China, no Sudeste Asiático e no Japão. Gatos, cachorros e porcos também são frequentemente infectados.

Estrutura. Os vermes variam de 10 a 20 mm de comprimento (Figura 14.11). Em muitos aspectos, sua estrutura é a típica de muitos trematódeos. Têm uma **ventosa oral** e uma **ventosa ventral**. O **sistema digestivo** consiste em uma faringe, um esôfago muscular e dois longos cecos intestinais sem ramificações. O **sistema excretor** consiste em dois túbulos protonefridiais com ramificações providas de células-flama. Os dois túbulos são unidos, formando uma bexiga mediana única que se abre ao exterior. O sistema nervoso consiste, como nos outros platelmintos, em dois gânglios encefálicos conectados a cordões nervosos longitudinais, os quais apresentam conexões nervosas transversais.

Nos trematódeos é comum que em torno de 80% do corpo seja voltado para a reprodução. O **sistema reprodutor** é hermafrodita e complexo. O sistema masculino é formado por dois **testículos** ramificados que se unem formando um **vaso deferente** único, o qual se alarga em uma **vesícula seminal**. A vesícula comunica-se com um **ducto ejaculatório** que termina na abertura genital. O sistema feminino é formado por um **ovário** ramificado, um curto **oviduto**, que recebe os ductos vindos do **receptáculo seminal**, e um **oótipo**, que recebe os **vitelários**. O oótipo é cercado por massa glandular, a glândula de Mehlis, de função incerta. Dessa glândula surge o **útero**, com muitas circunvoluções, que se abre no poro genital. A fertilização cruzada entre indivíduos é habitual; o esperma é armazenado no receptáculo seminal. Quando um ovócito é liberado do

ovário, juntam-se a ele um espermatozoide e um grupo de células vitelinas, sendo então fertilizado. As células vitelinas liberam um material proteico que formará a casca e que é estabilizado mediante uma reação química; as secreções da glândula de Mehlis são adicionadas e o ovo passa para dentro do útero.

Ciclo de vida. O *habitat* normal dos adultos são os ductos biliares dos seres humanos e de outros mamíferos que se alimentam de peixes (Figura 14.15). Os ovos, cada um contendo um miracídio completo, são liberados na água com as fezes, onde podem viver durante algumas semanas; eclodem apenas quando são ingeridos pelo caramujo *Parafossarulus* ou animais de gêneros relacionados. Porém, os ovos podem viver durante algumas semanas na água. Dentro dos caramujos, o miracídio penetra nos tecidos e transforma-se em um esporocisto, que produz uma geração de rédias. A rédia é alongada; com um canal alimentar, um sistema nervoso, um sistema excretor e muitas células germinativas em processo de desenvolvimento. As rédias passam para o fígado do caramujo, onde as células germinativas continuam a embriogênese e dão lugar a cercárias com forma de girino. Esses dois estágios assexuados no hospedeiro intermediário permitem que um único miracídio produza até 250.000 cercárias infectantes.

As cercárias escapam para a água e nadam até encontrar um peixe da família Cyprinidae; então penetram, sob as escamas, nos músculos do peixe, onde perdem a cauda e encistam-se como metacercárias. Se um mamífero ingerir um peixe infectado cru ou malcozido, o cisto da metacercária dissolve-se no intestino e os vermes jovens migram, presumivelmente, para o ducto biliar, onde se tornam adultos. Nesse local, os trematódeos podem viver de 15 a 30 anos.

O efeito do trematódeo em uma pessoa depende principalmente da extensão da infecção, mas inclui dor e outros sintomas abdominais. Uma infecção maior pode causar uma cirrose pronunciada no fígado e a morte. Os casos são diagnosticados por exames fecais. A destruição dos caramujos portadores das larvas é um método de controle. No entanto, o método mais simples de evitar a infecção é certificar-se de que todo peixe consumido tenha sido completamente cozido.

***Schistosoma* | Trematódeos do sangue.** A **esquistossomose**, uma infecção de trematódeos do sangue do gênero *Schistosoma* (Gr. *schistos*, dividido, + *soma*, corpo), figura entre as mais importantes doenças infecciosas do mundo, com 200 milhões de pessoas infectadas. A doença é extensamente prevalente em grande parte da África e em algumas regiões da América do Sul, das Índias Ocidentais, do Oriente Médio e do Extremo Oriente. O antigo nome do gênero dado aos vermes era *Bilharzia* (de Theodor Bilharz, parasitologista alemão que descobriu *Schistosoma haematobium*), e a infecção era denominada bilharziose, nome ainda usado em muitas áreas.

Os trematódeos do sangue diferenciam-se da maioria dos outros trematódeos por serem dioicos e por terem os dois ramos intestinais unidos em um único tubo na parte posterior do corpo. Os machos são mais largos e pesados e têm um grande sulco ventral, o **canal ginecofórico**, atrás da ventosa ventral. A fêmea, mais alongada e fina, encaixa-se no canal ginecóforo (Figura 14.16).

Três espécies contribuem para a maioria das esquistossomoses de seres humanos: *S. mansoni*, que vive predominantemente nas veias que drenam o intestino grosso; *S. japonicum*, que habita nas veias do intestino delgado; e *S. haematobium*, que vive nas veias da bexiga urinária. *Schistosoma mansoni* é comum em algumas partes da África, Brasil, norte da América do Sul e Índias Ocidentais; espécies do caramujo *Biomphalaria* são os principais hospedeiros intermediários. O *Schistosoma haematobium*, amplamente prevalente na África, usa os caramujos dos gêneros *Bulinus* e *Physopsis* como os principais hospedeiros intermediários. O *Schistosoma japonicum* está confinado ao extremo oriente, e seus hospedeiros são várias espécies de *Oncomelania* (ver no Capítulo 35, uma discussão sobre imunidade em caramujos).

Infelizmente, alguns projetos voltados para elevar o padrão de vida em alguns países tropicais, como o da represa de Assuã, no Egito, aumentaram a prevalência da esquistossomose porque criaram mais *habitats* para os caramujos hospedeiros intermediários. Antes de a represa ser construída, a alternância anual de enchentes e períodos secos, ao longo dos 800 km do rio Nilo entre Assuã e o Cairo, matava a maioria dos caramujos. Quatro anos depois da construção da represa, a prevalência da esquistossomose tinha aumentado 7 vezes ao longo desse trecho do rio. A prevalência em pescadores ao redor do lago formado pela represa aumentou de níveis muito baixos para 76%.

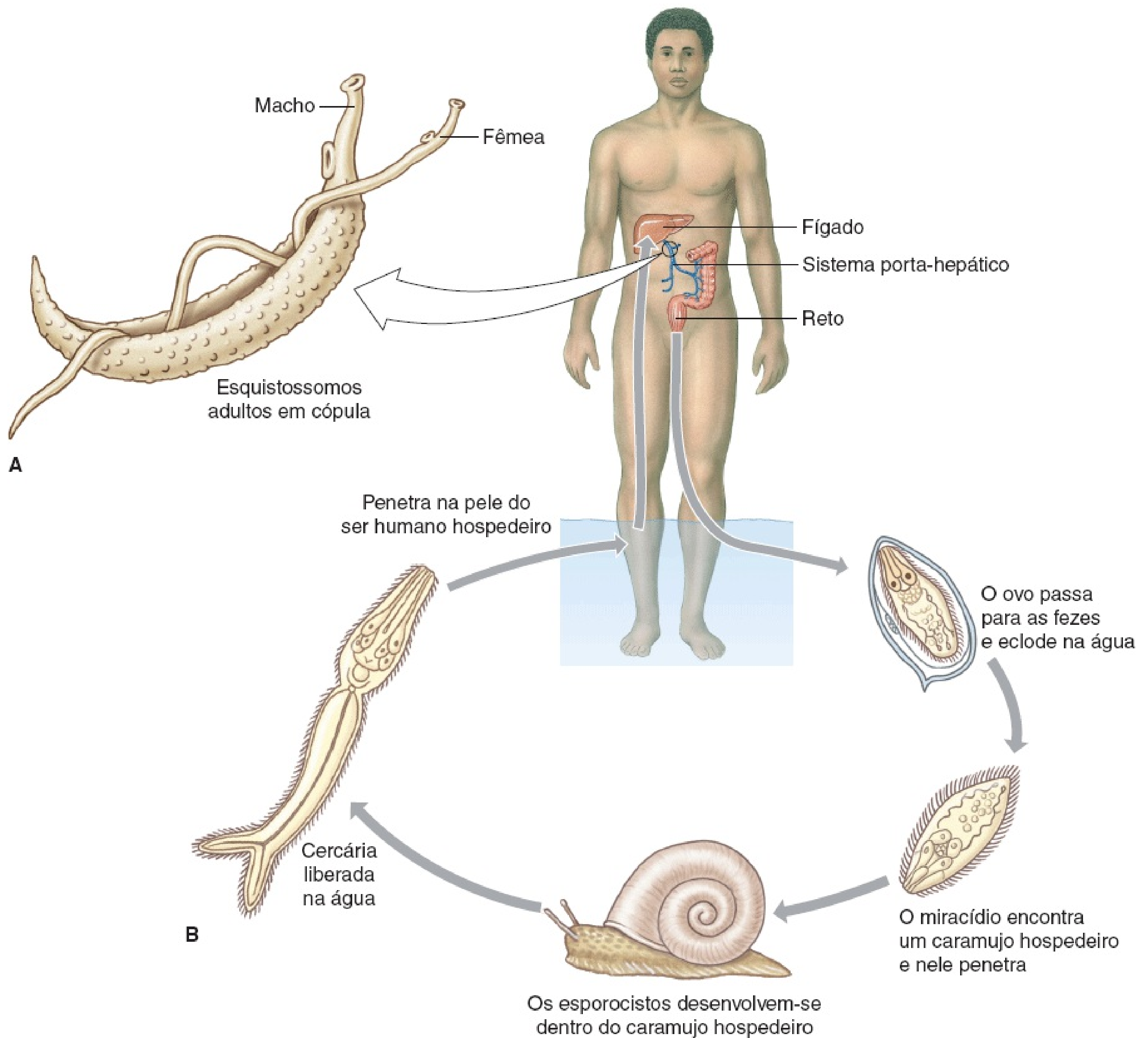


Figura 14.16 A. Macho e fêmea adultos de *Schistosoma mansoni* copulando. O macho apresenta um longo canal ginecóforo que recebe a fêmea. Os seres humanos são frequentemente hospedeiros dos parasitos adultos; são encontrados principalmente na África, mas também na América do Sul e em outras regiões. Os seres humanos são infectados ao entrarem e tomarem banho em águas infestadas pelas cercárias. **B.** Ciclo de vida de *Schistosoma mansoni*.

O ciclo de vida dos trematódeos do sangue é semelhante em todas as espécies. Os ovos são liberados nas fezes humanas ou na urina; se alcançarem a água, eclodem como miracídios ciliados, os quais devem entrar em contato com o tipo de caramujo exigido em um lapso de poucas horas. Dentro do caramujo, transformam-se em esporocistos, os quais produzem outra geração de esporocistos. A prole de esporocistos dá diretamente origem às cercárias, sem que haja formação de rédias. As cercárias abandonam o caramujo e nadam até encontrarem a pele nua de um ser humano. No processo de penetração na pele, perdem a cauda e alcançam um vaso sanguíneo do sistema circulatório. Não existe estágio de metacercária. Os esquistossomos jovens abrem caminho para os vasos sanguíneos do sistema porta-hepático e passam por um período de desenvolvimento no fígado antes de migrarem para seus locais característicos. À medida que os ovos são liberados pelas fêmeas adultas, eles são de alguma maneira impelidos através da parede dos vasos e do revestimento do intestino ou da bexiga, onde se misturam com as fezes ou com a urina, de acordo com a espécie. Muitos ovos não seguem esse difícil caminho e são transportados com o fluxo sanguíneo de volta ao fígado ou a outras áreas, onde se tornam centros de inflamação e de reação dos tecidos.

Os ovos do parasito provocam os principais efeitos da doença da esquistossomose. Os ovos de *S. mansoni* e *S. japonicum* causam ulceração, abscessos na parede intestinal e diarreia sanguinolenta, com dor abdominal. De maneira semelhante, *S. haematobium* causa ulceração da parede da bexiga e dor durante a micção. Os ovos levados para o fígado ou outros locais causam sintomas associados aos órgãos onde eles se alojam. Quando se detêm na rede capilar do fígado, impedem a circulação e causam cirrose, a qual é uma reação de fibrose que afeta as funções do fígado (Figura 14.17). Das três espécies, *S. haematobium* é considerada a menos séria e *S. japonicum* a mais grave. Sem um tratamento precoce, as pessoas com infecção grave por *S. japonicum* têm prognóstico reservado.



Figura 14.17 Esse corte da superfície de um fígado mostra a fibrose hepática esquistossomótica associada à deposição de numerosos ovos do esquistossomo na veia porta. A fibrose causa obstrução vascular, mas se desenvolve apenas em 5 a 10% das pessoas infectadas. Os pesquisadores suspeitam que exista um componente genético relacionado com a gravidade da resposta à presença dos ovos do esquistossomo.

Cortesia de A. W. Cheever/De H. Zaiman, A Pictorial Presentation of Parasites.

O controle das doenças é mais efetivo quando as pessoas são educadas para a disposição adequada dos rejeitos corpóreos e para evitar a exposição à água contaminada. Esses são problemas difíceis para populações pobres que vivem aglomeradas e em condições insalubres.

Embora a disposição adequada dos rejeitos corpóreos seja o melhor controle para a esquistossomose, estão sendo procuradas outras estratégias, com sucesso variado: quimioterapia, controle do vetor e vacinação. O desenvolvimento de uma vacina é objeto de muita pesquisa, mas uma vacina efetiva ainda não está disponível. O controle do vetor por gerenciamento do ambiente e por métodos biológicos parece ser promissor. O controle biológico inclui a introdução de espécies de caramujos, lagostins e peixes predadores dos caramujos vetores. No entanto, as tentativas de controle biológico com outras espécies trazem muitos impactos ecológicos inesperados. Em alguns casos, o controle biológico tem sido mais um problema a longo prazo que a própria espécie praga que se pretendia controlar. Muitos biólogos consideram tais introduções como um risco extremo que deveria ser evitado.

Dermatite por esquistossomo (coceira do nadador). Várias espécies de esquistossomos de diversos gêneros causam erupções ou dermatites quando suas cercárias penetram em hospedeiros que não são apropriados para eles continuarem o desenvolvimento. As cercárias de vários gêneros cujos hospedeiros normais são aves da América do Norte causam dermatites em banhistas nos lagos do norte. A gravidade das erupções aumenta com o maior número de contatos com os organismos – a sensibilização. Depois da penetração, as cercárias são atacadas e mortas pelos mecanismos do sistema imunológico do hospedeiro e liberam substâncias alergênicas que causam coceira. A condição é mais uma chateação do que uma ameaça verdadeira à saúde, mas pode ocasionar perdas econômicas para as pessoas que dependem do comércio de férias ao redor dos lagos infestados.

***Paragonimus* | Trematódeos dos pulmões.** Várias espécies de *Paragonimus* (Gr. *para*, ao lado de, + *gonimos*, gerador), um trematódeo que vive nos pulmões do seu hospedeiro, são conhecidas em uma variedade de mamíferos. *Paragonimus*

westermani (Figura 14.18), da Ásia oriental e do sudeste do Pacífico, parasita vários carnívoros silvestres, seres humanos, porcos e roedores. Seus ovos são expelidos com a expectoração, engolidos e, então, eliminados com as fezes. Os zigotos desenvolvem-se na água e o miracídio penetra no caramujo hospedeiro. Dentro do caramujo, os miracídios dão lugar aos esporocistos, os quais, por sua vez, se desenvolvem como rédias. As cercárias formam-se dentro das rédias e, então, são liberadas na água ou diretamente ingeridas por caranguejos de água doce que predam caramujos infectados. As metacercárias desenvolvem-se nos caranguejos, e a infecção é adquirida mediante o consumo de carne crua, ou malcozida, desses crustáceos. A infecção provoca sintomas respiratórios, com dificuldades para respirar e tosse crônica. Casos fatais são comuns. Uma espécie proximamente aparentada, *S. kellicotti*, ocorre em visons e animais semelhantes na América do Norte, mas há registro de apenas um caso em seres humanos. A metacercária vive em lagostins.

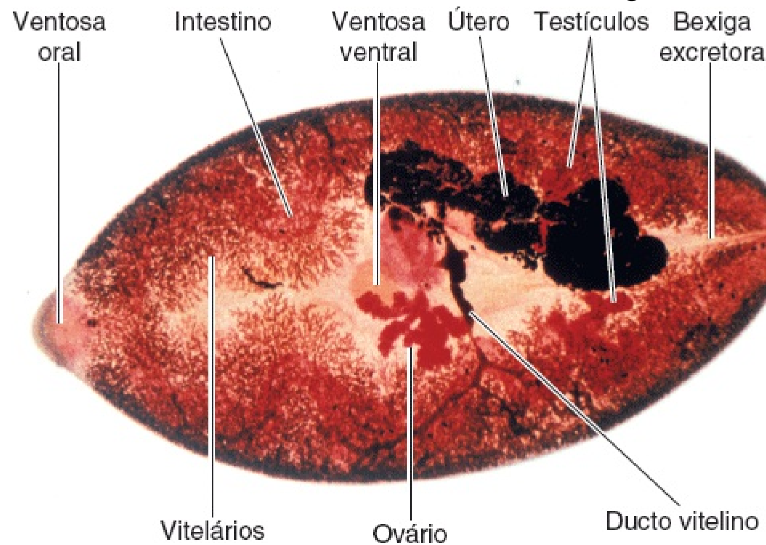


Figura 14.18 O trematódeo do pulmão *Paragonimus westermani*. Os adultos atingem até 2 cm de comprimento. Dos ovos liberados na saliva e nas fezes eclodem larvas miracídios livre-nadantes, que entram nos caramujos. As cercárias dos caramujos penetram em caranguejos de água doce e encistam-se em seus tecidos moles. Os seres humanos são infectados mediante ingestão de caranguejos malcozidos ou bebendo água que contenha larvas que abandonaram os caranguejos mortos.

Alguns outros trematódeos. *Fasciolopsis buski* (L. *fasciola*, pequeno feixe, + Gr. *opsis*, aparência) parasita o intestino de seres humanos e de porcos na Índia e na China. Os estágios larvais transcorrem em várias espécies de caramujos planorbídeos, e as cercárias encistam-se na castanha-de-água, uma planta consumida crua por seres humanos e porcos.

O *Leucochloridium* é notável por seus incríveis esporocistos. Os caramujos (*Succinea*) comem a vegetação infectada com ovos provenientes das fezes de aves. Os esporocistos tornam-se muito grandes e ramificados, e as cercárias encistam-se dentro dos esporocistos. Os esporocistos entram na cabeça e nos tentáculos do caramujo, tornam-se brilhantes, com faixas de cores laranja e verde, e pulsam a intervalos frequentes. As aves são atraídas pelos tentáculos aumentados e pulsantes, comem os caramujos e, desse modo, completa-se o ciclo.

Classe Monogenea

Os trematódeos monogêneos eram tradicionalmente colocados como uma ordem de Trematoda, mas dados morfológicos e moleculares embasam sua classificação em uma classe diferente. As análises cladísticas situam-nos mais próximo aos Cestoda, e alguns pesquisadores apontam agora que cestódeos e monogêneos são grupos-irmãos, ambos com um órgão de fixação posterior provido de ganchos. Os monogêneos são parasitos, principalmente de brânquias e superfícies externas dos peixes. Alguns são encontrados na bexiga urinária de rãs e tartarugas, e um deles parasita o olho de hipopótamos. Embora difundidos e comuns, em condições naturais os monogêneos parecem causar poucos danos a seus hospedeiros em condições naturais. No entanto, como muitos outros patógenos de peixes, tornam-se uma séria ameaça quando seus hospedeiros estão em grandes aglomerações, como, por exemplo, em fazendas de piscicultura.

Os ciclos de vida dos monogêneos são diretos, com um único hospedeiro. Do ovo eclode uma larva ciliada, chamada **oncomiracídio**, que se fixa no hospedeiro. O oncomiracídio é provido de ganchos em sua parte posterior que, em muitas espécies, se tornam ganchos do grande órgão de fixação **(opistáptor)** do adulto (Figura 14.19). Pelo fato de os monogêneos

terem que se agarrar ao hospedeiro e resistir à força da corrente de água que circula pelas brânquias ou pele, a diversificação adaptativa produziu uma ampla gama de opistáptores em diferentes espécies. Os opistáptores podem apresentar ganchos grandes e pequenos, ventosas e âncoras e, frequentemente, também uma combinação deles.

Classe Cestoda

Os cestódios, ou tênias, diferenciam-se em muitos aspectos das classes precedentes. Geralmente, têm corpo longo e achatado composto de um **escólex**, com o qual se fixam ao hospedeiro, seguido de uma série linear de unidades reprodutoras ou **proglótides** (Figura 14.20). O escólex, ou órgão de apreensão, costuma ser provido de duas ventosas ou órgãos semelhantes a ventosas e, frequentemente, também com ganchos ou tentáculos espinhosos (Figura 14.20).

As tênias carecem por completo de sistema digestivo, mas têm músculos bem desenvolvidos e seus sistemas excretor e nervoso guardam algumas semelhanças com os dos outros platelmintos. Não têm órgãos sensoriais especiais, mas sim terminações nervosas – cílios modificados – no tegumento (Figura 14.21).

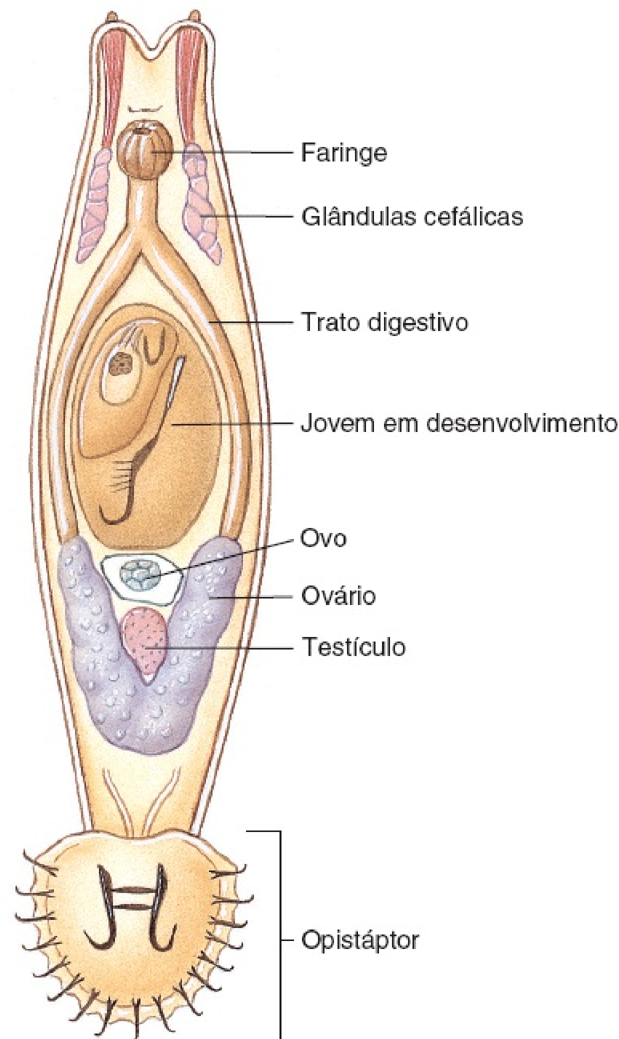


Figura 14.19 Um trematódeo monogenético, *Gyrodactylus cylindriformis*, em vista ventral.

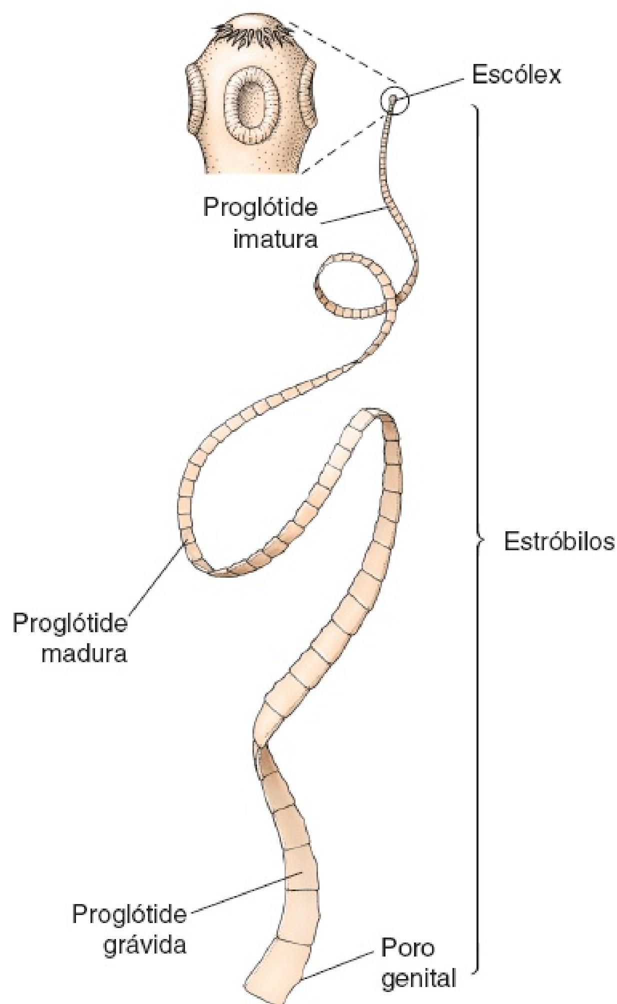


Figura 14.20 Uma tênia mostrando os estróbilos e o escólex. O escólex é o órgão de adesão.

Assim como os Monogenea e os Trematoda, não apresentam cílios externos móveis, e o tegumento é formado por um citoplasma distal com corpos celulares aprofundados sob a camada muscular superficial (Figura 14.21). Porém, em contraste com os monogêneos e os trematódeos, toda a superfície dos cestódios é coberta de diminutas projeções semelhantes aos microvilos do intestino delgado dos invertebrados (Capítulo 3). Esses **microtríquios** aumentam muito a área superficial do tegumento – uma adaptação vital para uma tênia, visto que os nutrientes devem ser absorvidos através do tegumento.

A subclasse Eucestoda acomoda a grande maioria das espécies de Cestoda. A parte principal do corpo das tênias, a cadeia de proglótides, é denominada **estróbilo** (Figura 14.20). Tipicamente, existe uma **zona germinativa** logo atrás do escólex onde as novas proglótides são formadas. À medida que as proglótides se diferenciam da zona germinativa, cada proglótide individual avança posteriormente no estróbilo e suas gônadas amadurecem.

Diferentemente da maioria dos platelmintos, muitos eucestódios autofertilizam-se, embora a mútua fertilização cruzada seja a regra quando os parceiros se encontram. Cada proglótide contém os sistemas reprodutores masculino e feminino completos e, durante a fertilização mútua, o esperma de um estróbilo é transferido ao outro. Entretanto, muitas tênias são conhecidas por sua capacidade de dobrar-se sobre si mesmas, de maneira que duas proglótides de um mesmo indivíduo podem praticar fertilização cruzada. Os embriões encapsulados se formam no útero das proglótides, que são expelidos através de um poro uterino, ou a proglótide inteira é descartada do verme à medida que ele abre caminho em zonas de músculos flácidos entre cada proglótide.

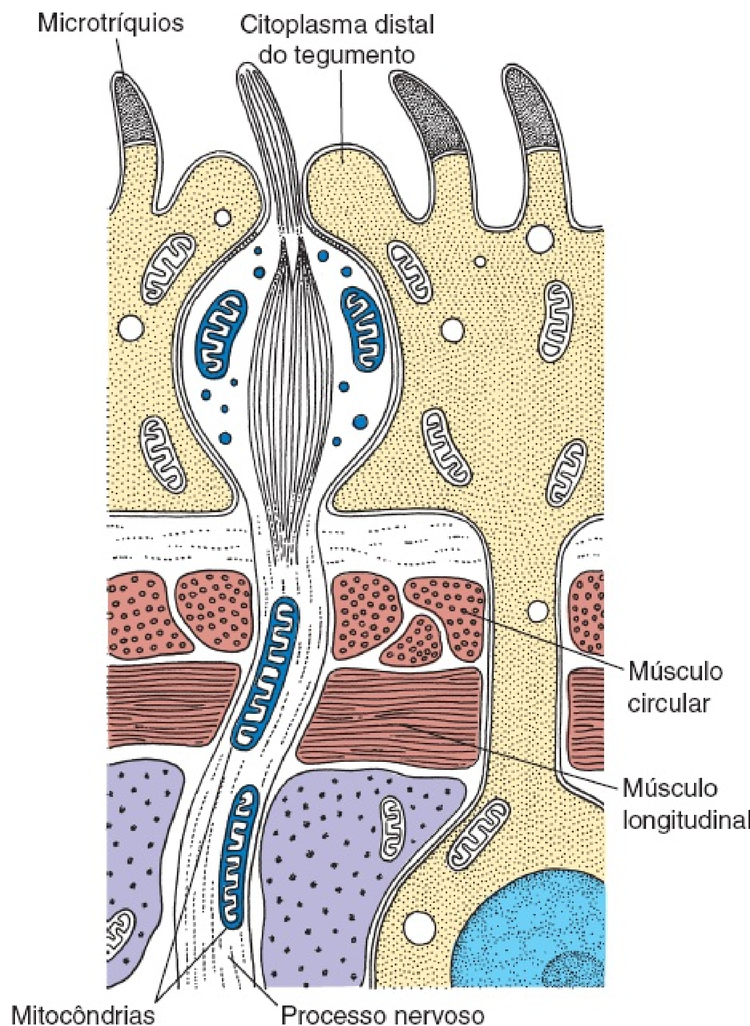


Figura 14.21 Desenho esquemático de um corte longitudinal através da extremidade sensorial do tegumento de *Echinococcus granulosus*.

O corpo de uma tênia é incomum por conta da ausência de muitas características típicas. Não existe uma cabeça. O escólex, com função de fixação, é um vestígio da parte *posterior* do corpo ancestral. Os cestódios e os monogêneos compartilham, então, um órgão de fixação posterior provido de ganchos, ausência de intestino e absorção de nutrientes pelo tegumento. A ausência de intestino e a absorção de nutrientes através do tegumento já foram discutidas.

Alguns zoólogos referem-se à formação de proglótides em cestódios como uma segmentação "verdadeira" (metameria), mas nós não concordamos com essa visão. A segmentação das tênias deve ser considerada uma replicação dos órgãos sexuais que incrementa a capacidade reprodutora e não é homóloga ao metamerismo encontrado em Annelida, Arthropoda e Chordata (ver Capítulos 8 e 17).

Mais de 1.000 espécies de tênias são conhecidas pelos parasitologistas. Com raras exceções, os cestódios requerem ao menos dois hospedeiros; os adultos são parasitos do tubo digestivo dos vertebrados. Frequentemente, o hospedeiro intermediário é um invertebrado. Em conjunto, esses animais são capazes de infectar quase todas as espécies de vertebrados. Normalmente, as tênias adultas causam poucos danos aos hospedeiros. As tênias mais comumente encontradas nos seres humanos estão listadas no Quadro 14.2.

Quadro 14.2 Cestódios comuns em seres humanos.

Nomes comuns e científicos	Meios de infecção; prevalência em seres humanos
Tênia da carne de boi (*Taenia saginata*)	Ingestão de carne malcozida; a mais comum de todas as tênias em seres humanos

Tênia da carne de porco (*Taenia solium*)	Ingestão de carne de porco malcozida; menos comum que a *T. saginata*
Tênia do peixe (*Diphyllobothrium latum*)	Ingestão de peixes crus ou malcozidos; relativamente comum na região dos Grandes Lagos nos EUA e em outras áreas do mundo onde o peixe é ingerido cru
Tênia do cão (*Dipylidium caninum*)	Hábitos pouco higiênicos das crianças (vermes jovens em pulgas e piolhos); frequência moderada
Tênia anã (*Hymenolepis nana*)	Vermes jovens em carunchos de farináceos; comum
Hidátide unilocular (*Echinococcus granulosus*)	Cistos dos jovens em seres humanos; infecção por meio de contato com cachorros; comum em lugares onde os seres humanos estão em contato próximo com cachorros e ruminantes
Hidátide multilocular (*Echinococcus multilocularis*)	Cistos dos jovens em seres humanos; infecção por meio do contato com raposas; menos comum que a hidátide unilocular

MARAVILHAS SEM INTESTINO
Embora faltassem as forças do esqueleto
Que nós associamos à maioria
Formas grandes, tênias que se estendem por grandes comprimentos
Para tomar a medida de um hospedeiro.
Seções do corpo monótonas
Em uma linha flácida de produção em massa
Têm conexões nervosas e excretoras
E os meios para combinar sexuadamente
E mimar a incontável descendência
Mas já não têm os intestinos
Para digerir por elas ou viver livres
Ou conhecer uma refeição desde as sopas até as nozes.

Taenia saginata | *A tênia da carne do gado*

Estrutura. A *Taenia saginata* (Gr. *tainia*, tira, fita) é denominada tênia da carne do gado, mas vive, quando adulta, no intestino de seres humanos. As formas juvenis são encontradas principalmente no tecido intermuscular do gado. Um adulto maduro pode alcançar 10 m ou mais de comprimento. Seu escólex tem quatro ventosas de fixação à parede intestinal, mas não apresenta ganchos. Um curto pescoço conecta o escólex ao estróbilo, este constituído por até 2.000 proglótides. As proglótides grávidas contêm ovos com larvas infectantes (Figura 14.22) que se desprendem e são liberadas nas fezes.

Embora as tênias careçam de metameria verdadeira, em cada proglótide repetem-se os sistemas reprodutor e excretor. Os canais excretores do escólex correm ao longo do corpo, um par dorsolateral e um par ventrolateral. Esses pares de canais são conectados por meio de um canal transversal perto da região distal de cada proglótide. Dois **cordões nervosos** longitudinais, vindos de um **anel nervoso** do escólex, também se dirigem para cada proglótide (Figura 14.23). As células-flama conectam-se aos canais excretores. Cada proglótide madura também tem músculos e parênquima e um conjunto completo de órgãos masculino e feminino semelhantes aos dos trematódeos.

Nesse grupo de tênias, os vitelários são constituídos tipicamente por uma única **glândula vitelina** compacta, localizada logo atrás dos ovários. As proglótides grávidas, quando se soltam e saem com as fezes, geralmente rastejam para fora da massa fecal e permanecem sobre a vegetação circundante, onde podem ser ingeridas pelo gado que está pastando. Uma proglótide rompe-se quando seca, espalhando os embriões sobre o solo e o capim. Os embriões podem permanecer viáveis sobre o capim até 5 meses.

Ciclo de vida. As larvas encapsuladas **(oncosferas)**, engolidas pelo gado, eclodem e usam seus ganchos para perfurar a parede intestinal, cair nos vasos sanguíneos ou linfáticos e, finalmente, alcançar a musculatura voluntária, onde se encistam e se tornam **vermes da bexiga** (vermes jovens denominados **cisticercos**). Nesse local, os jovens desenvolvem um escólex invaginado, mas permanecem quiescentes. Quando a carne infectada, crua ou malcozida, é ingerida por um hospedeiro apropriado, a parede do cisto dissolve-se, o escólex evagina-se, fixa-se na parede intestinal e as novas proglótides começam a se desenvolver. Um verme leva de 2 a 3 semanas para atingir a maturidade. Quando uma pessoa é infectada com uma dessas tênias, numerosas proglótides grávidas são expelidas diariamente, algumas vezes rastejando por si mesmas para fora do ânus. Os seres humanos são infectados comendo bife grelhado, bife na chapa ou churrasco malpassados. Considerando que aproximadamente 1% do gado norte-americano está infectado, que 20% do gado abatido não é inspecionado pelo governo e que, até em 25% da carne inspecionada, não é detectada a infecção, não é de surpreender que a infecção por tênias seja bastante comum. A infecção é facilmente evitada cozinhando completamente a carne.

Algumas outras tênias

***Taenia solium* | A tênia do porco.** Os adultos da *Taenia solium* (Gr. *tainia*, tira, fita) vivem no intestino delgado dos seres humanos; os vermes jovens encontram-se nos músculos do porco. O escólex tem ventosas e ganchos na ponta anterior (Figura 14.20), o **rostelo**. O ciclo de vida desse verme é semelhante ao da tênia do gado, exceto que as pessoas são infectadas comendo carne de porco malcozida.

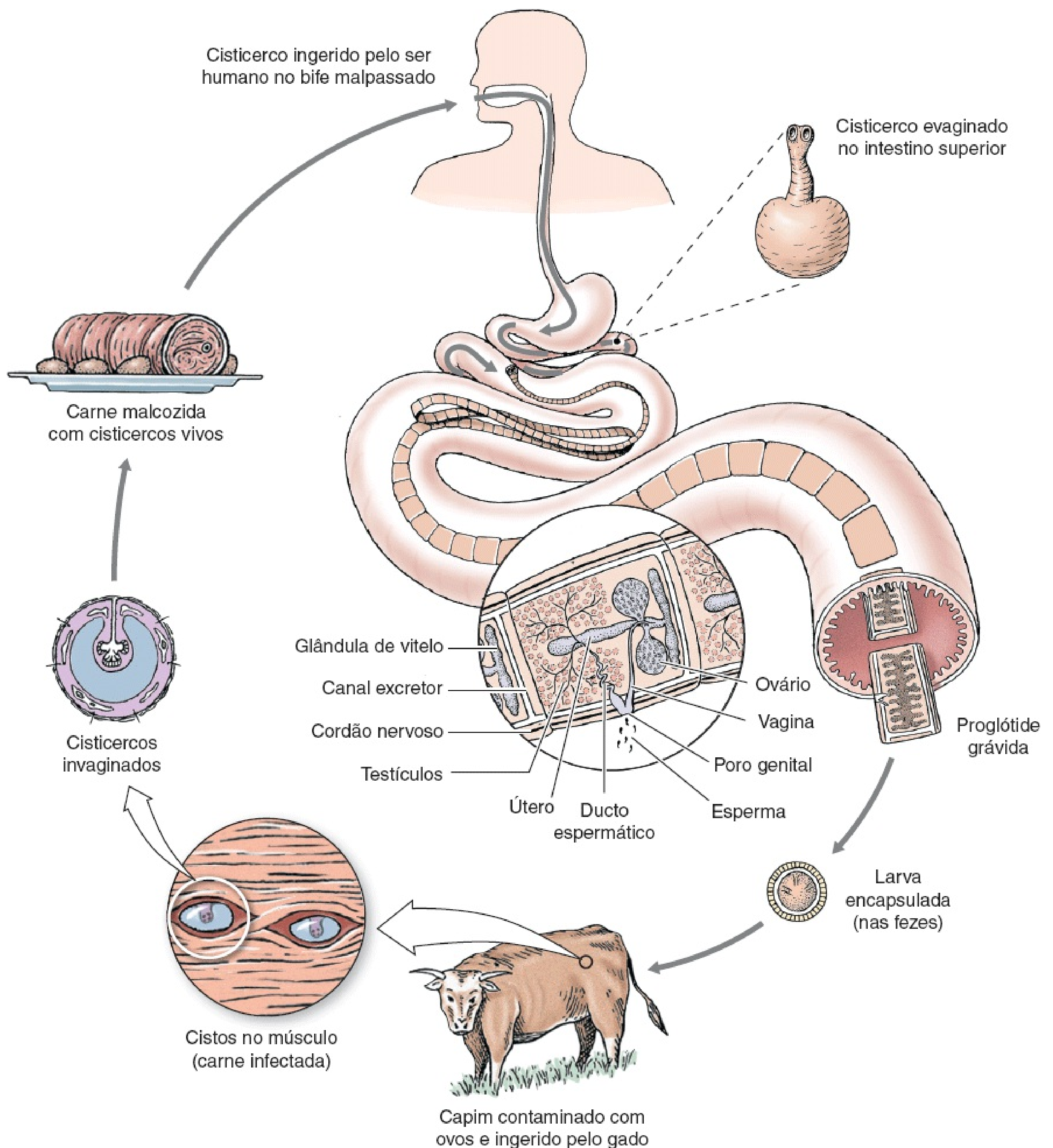


Figura 14.22 Ciclo de vida da tênia da carne de gado, *Taenia saginata*. As proglótides maduras soltam-se dentro do intestino de seres humanos, saem do corpo com as fezes, rastejam sobre o capim e são ingeridas pelo gado. Os ovos eclodem no intestino do gado, liberando as oncosferas; estas penetram no músculo e encistam-se, desenvolvendo-se como "vermes da bexiga". O ser humano ingere carne malcozida e o cisticerco é liberado no intestino, fixa-se na parede intestinal, onde forma estróbilos e amadurece.

A *Taenia solium* é muito mais perigosa que a *T. saginata* porque os cisticercos, bem como os adultos, podem desenvolver-se nos seres humanos. Se uma pessoa ingerir acidentalmente ovos ou proglótides, os embriões que são liberados migram para qualquer um dos vários órgãos, onde formam cisticercos (Figura 14.24). Essa condição é denominada **cisticercose**. Os locais comuns são os olhos e o cérebro, o que pode causar cegueira, graves sintomas neurológicos ou a morte.

***Diphyllobothrium latum* | A tênia do peixe.** O adulto de *Diphyllobothrium* (Gr. *dis*, duplo, + *phyllon*, folha, + *bothrium*,

buraco, vala) vive no intestino de seres humanos, cães, gatos e outros mamíferos. Os estágios imaturos desenvolvem-se em crustáceos e peixes. Com um comprimento de até 20 m, é o maior cestódio que infecta seres humanos. A infecção com a tênia do peixe pode acontecer em qualquer lugar do mundo onde as pessoas comam peixe cru. Nos EUA, as infecções mais frequentes ocorrem na região dos Grandes Lagos. Na Finlândia, mas presumivelmente não em outras áreas, o verme pode causar uma anemia séria.

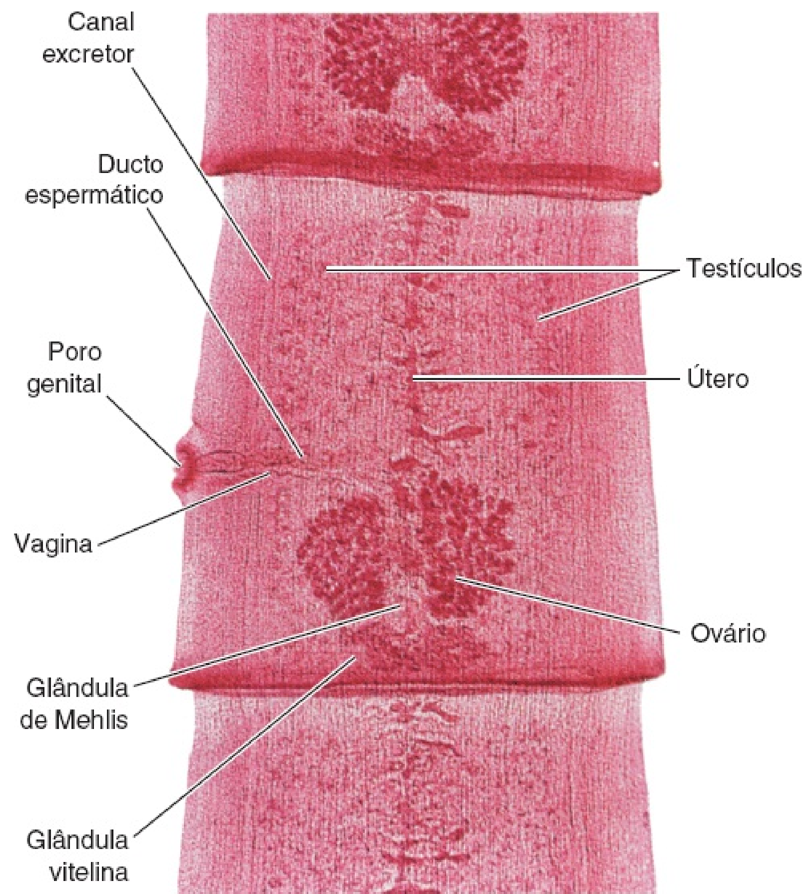


Figura 14.23 Proglótide madura de *Taenia pisiformis*, uma tênia do cão. Partes de outras duas proglótides também são mostradas.

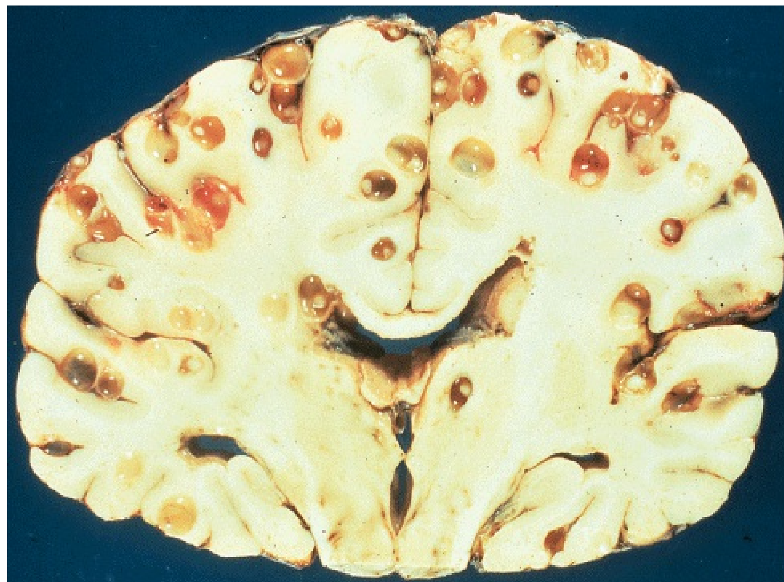


Figura 14.24 Corte através do cérebro de uma pessoa que morreu de cisticercose cerebral, uma infecção com cisticerco de *Taenia solium*.

***Echinococcus granulosus* | A hidátide unilocular.** *Echinococcus granulosus* (Gr. *echinos*, ouriço, + *kokkos*, núcleo) (Figura 14.25B), uma tênia dos cães, causa hidatidose, uma doença humana muito séria em várias partes do mundo. Os vermes adultos desenvolvem-se em canídeos, e as formas juvenis, em mamíferos de mais de 40 espécies, incluindo seres humanos, macacos, ovelhas, renas e gado. Assim, no caso dessa tênia, os seres humanos podem ser hospedeiros finais que não transmitem a

infecção. O estágio juvenil é uma forma especial de cisticerco denominada **cisto hidático** (Gr. *hydatis*, vesícula aquosa). Ele cresce lentamente, mas por um longo tempo – até 20 anos –, atingindo o tamanho de uma bola de basquete. Aloja-se em qualquer local, como o fígado. Se a hidátide crescer em um local crítico, como, por exemplo, o coração ou o sistema nervoso central, sintomas sérios podem manifestar-se mais cedo. O cisto principal apresenta uma única (ou unilocular) câmara, mas os cistos-filhos que brotam contêm milhares de escóleces. Cada escólex, após ingerido por um canídeo, dá origem a um verme. O único tratamento possível é a remoção cirúrgica da hidátide.

Classificação do filo Platyhelminthes

Classe Turbellaria (L. *turbellae* [pl.], movimento, agitação, + *aria*, como ou conectado a): **turbelários**. Geralmente formas de vida livre com corpos achatados e moles; revestidos de uma epiderme ciliada que contém células secretoras e corpos bastoniformes (rabditos); boca geralmente na superfície ventral, às vezes próxima do centro do corpo; sem cavidade do corpo exceto as lacunas intercelulares no parênquima; maioria hermafrodita, alguns com fissão assexuada. Táxon parafilético pendente de revisão taxonômica. Exemplos: *Dugesia* (planária), *Microstomum*, *Planocera*.

Classe Trematoda (Gr. *trema*, com furos, + *eidos*, forma): **trematódeos digenéticos**. Corpo do adulto revestido de um tegumento sincicial sem cílios; corpo foliáceo ou cilíndrico; geralmente com ventosas oral e ventral, sem ganchos; canal alimentar comumente com duas ramificações principais; maioria monoica; desenvolvimento indireto, sendo o primeiro hospedeiro um molusco, e o definitivo, geralmente um vertebrado; parasitos de todas as classes de vertebrados. Exemplos: *Fasciola*, *Clonorchis*, *Schistosoma*.

Classe Monogenea (Gr. *mono*, simples, + *gene*, origem, nascimento): **trematódeos monogenéticos**. Corpo do adulto revestido de um tegumento sincicial não ciliado; corpo geralmente com forma oval a cilíndrica. Órgão de fixação posterior com ganchos, ventosas ou grampos, geralmente uma combinação deles; monoicos; desenvolvimento direto, com um único hospedeiro, normalmente com uma larva ciliada livre-nadante; todos parasitos, a maioria na epiderme ou brânquias de peixes. Exemplos: *Dactylogyrus*, *Polystoma*, *Gyrodactylus*.

Classe Cestoda (Gr. *kestos*, cintura, + *eidos*, forma): **tênias**. Adultos com corpo revestido por um tegumento sincicial não ciliado; corpo com aspecto geral de fita; escólex com ventosas ou ganchos, às vezes ambos, para adesão; corpo geralmente dividido em uma série de proglótides; sem órgãos digestivos; geralmente monoicos; larva com ganchos; parasitos do tubo digestivo de todas as classes de vertebrados; desenvolvimento indireto com dois ou mais hospedeiros; o primeiro hospedeiro pode ser vertebrado ou invertebrado. Exemplos: *Diphyllobothrium*, *Hymenolepis*, *Taenia*.

FILO GASTROTRICHA

Os Gastrotricha (N. L. fr. Gr., *gaster, gastros*, estômago ou barriga, + *thrix*, *trichos*, pelo) incluem animais pequenos, geralmente menores que 1 mm de comprimento, e achatados ventralmente. A maior espécie de Gastrotricha pode atingir comprimento de cerca de 3 mm. Superficialmente, os gastrótricos podem assemelhar-se um pouco aos rotíferos, embora não sejam dotados de corona nem de mástax e apresentem, caracteristicamente, um corpo cerdoso ou escamoso. Eles são normalmente encontrados deslizando, por meio de seus cílios ventrais, sobre o substrato, sobre a superfície de plantas ou animais aquáticos, ou compõem parte da meiofauna em espaços intersticiais entre as partículas do substrato.

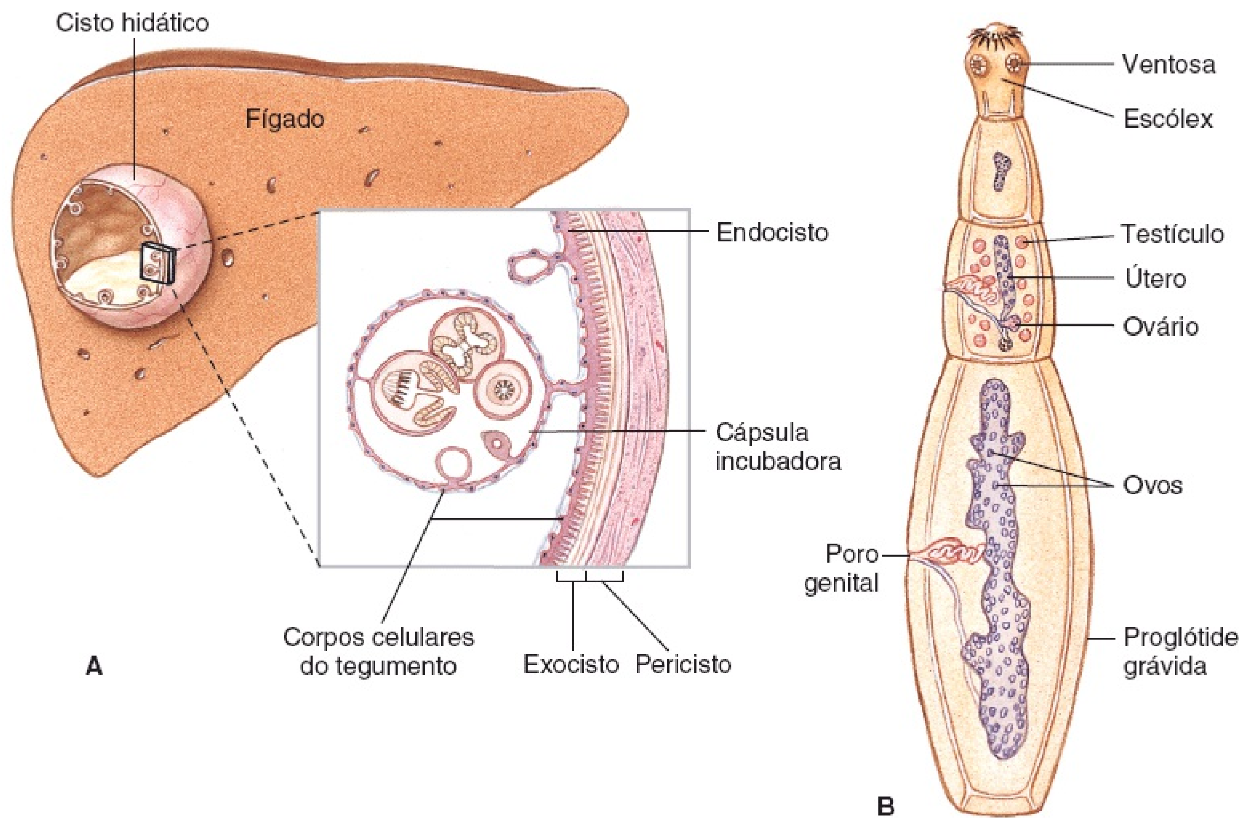


Figura 14.25 *Echinococcus granulosus*, uma tênia dos cães que pode ser perigosa para os seres humanos. **A.** O cisto hidático jovem ou estágio de cisticerco, encontrado em gado, ovelhas, porcos e, às vezes, em seres humanos, produz a doença da hidátide. Os seres humanos adquirem a doença tendo hábitos sanitários inadequados associados aos cachorros. Quando os ovos são ingeridos, as larvas liberadas geralmente se encistam no fígado, pulmões ou outros órgãos. As cápsulas incubadoras com escóleces no seu interior são formadas na camada interna de cada cisto. O cisto cresce, desenvolvendo outros cistos com bolsas incubadoras. Um cisto pode crescer por anos até o tamanho de uma bola de basquete, sendo necessária intervenção cirúrgica. **B.** A tênia adulta vive no intestino de um cão ou de outros carnívoros.

Os gastrótricos são encontrados em água doce, salobra e salgada. As cerca de 450 espécies estão mais ou menos igualmente divididas entre esses ambientes. Muitas espécies são cosmopolitas, mas apenas algumas ocorrem tanto em água doce quanto no mar. Muito ainda há para aprender sobre sua distribuição e biologia.

Forma e função

Um gastrótrico (Figuras 14.26 e 14.27) é geralmente alongado, com uma superfície dorsal convexa em um padrão de cerdas, espinhos ou escamas, e uma superfície ventral ciliada aplainada. As células da superfície ventral podem ser monociliadas ou multiciliadas. A cabeça é frequentemente lobulada e ciliada, e a extremidade caudal pode ser muito alongada ou em forquilha em algumas espécies.

Uma epiderme parcialmente sincicial é encontrada abaixo da cutícula e apresenta algumas regiões celulares. Os músculos longitudinais são mais desenvolvidos que os circulares e, na maioria dos casos, não são estriados. Tubos adesivos secretam uma substância para aderência. O sistema duoglandular para aderência e liberação assemelha-se àquele descrito para Turbellaria (ver anteriormente).

Nos gastrótricos não há estruturas respiratórias nem circulatórias especializadas; nesses animais diminutos, as trocas gasosas ocorrem por difusão simples. Pelo menos algumas espécies parecem capazes de realizar respiração anaeróbia. Seu sistema digestivo é completo, sendo composto por uma boca, uma faringe muscular, um estômago-intestino e um ânus (Figura 14.26C). O alimento é composto em grande parte por algas, protozoários, bactérias e detritos, os quais são dirigidos à boca pelos cílios da cabeça. A digestão parece ser extracelular, embora pouco se saiba sobre os mecanismos exatos da digestão e absorção de nutrientes. Os protonefrídios são equipados com **solenócitos** em vez de células-flama (ver Capítulo 30). Os solenócitos apresentam um único flagelo envolvido por um cilindro de bastões citoplasmáticos, diferentemente dos vários flagelos presentes nos bulbos-flama. Nos gastrótricos não há cavidade corpórea, e os órgãos ficam justapostos dentro de seu

compacto corpo.

O sistema nervoso inclui um cérebro próximo à faringe e um par de troncos nervosos laterais. As estruturas sensoriais são semelhantes àquelas dos rotíferos, exceto que manchas ocelares estão geralmente ausentes, embora algumas espécies apresentem manchas pigmentares (ocelos) no cérebro. As cerdas sensoriais, frequentemente concentradas na cabeça e primariamente táteis, são cílios modificados.

Os gastrótricos são tipicamente hermafroditas, embora o sistema masculino de alguns seja tão rudimentar que eles são, funcionalmente, fêmeas partenogenéticas. Como os rotíferos, alguns gastrótricos produzem ovos de desenvolvimento rápido com cascas finas e ovos dormentes de cascas espessas. Os ovos de casca espessa podem resistir a condições ambientais graves e sobreviver em dormência por alguns anos. Embora não tenha sido muito estudada, a clivagem parece ser radial. O desenvolvimento é direto, e os jovens têm a mesma forma dos adultos. O crescimento e a maturação são frequentemente rápidos; os jovens recém-eclodidos atingem a maturidade sexual em poucos dias.

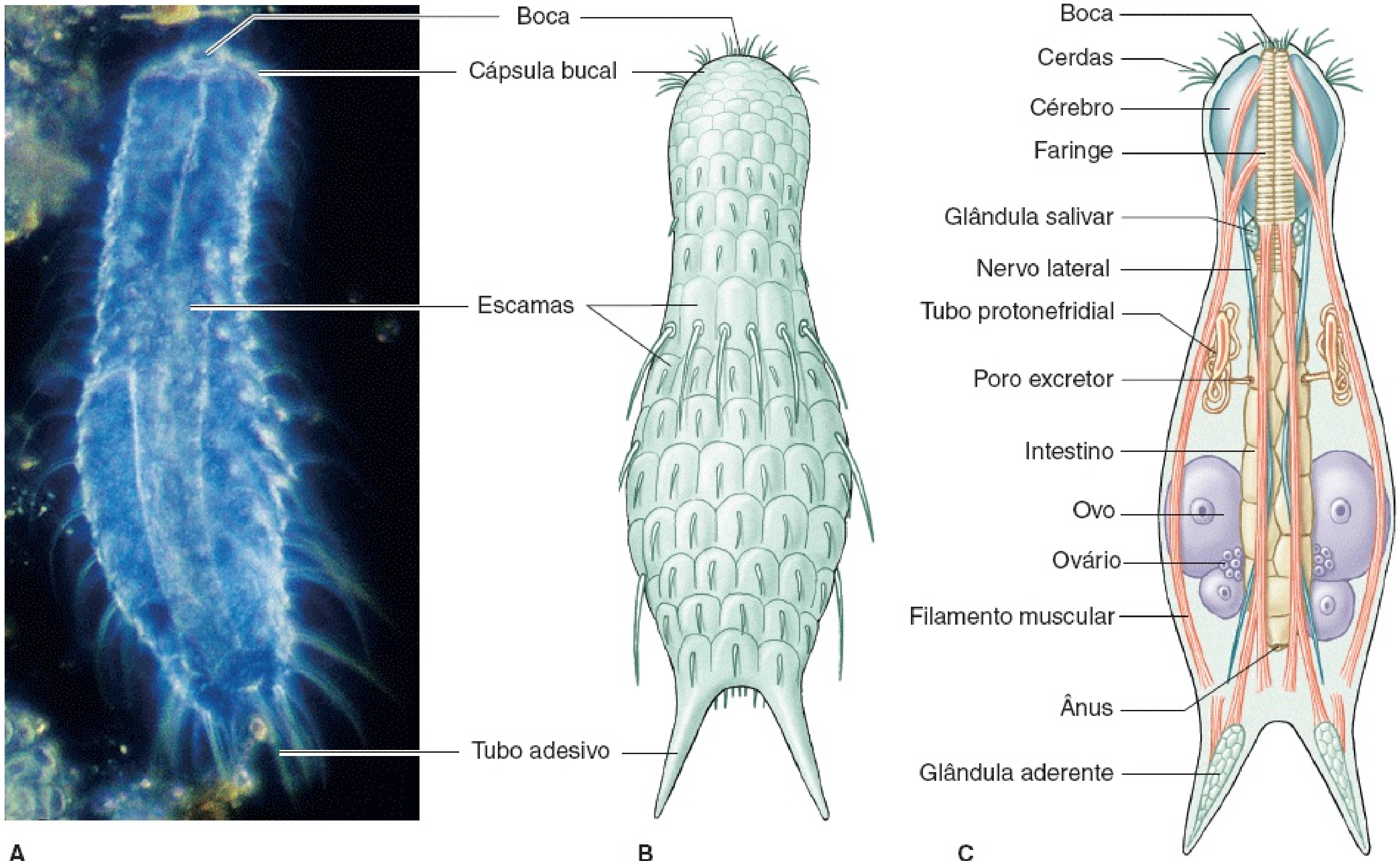


Figura 14.26 A. *Chaetonotus simrothic* vivo, um gastrótrico comum. **B.** Superfície dorsal. **C.** Estrutura interna, visão ventral.

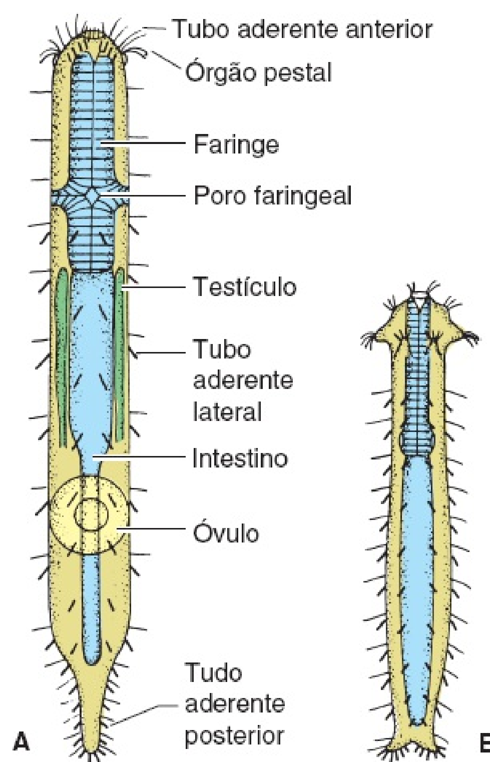


Figura 14.27 Gastrótricos na ordem Macrodasyida. **A.** *Macrodasys*. **B.** *Turbanella*.

CLADO GNATHIFERA

Quatro filos de Lophotrochozoa pertencem a um pequeno clado cujos ancestrais possuem mandíbulas cuticulares complexas com uma microestrutura homóloga. O clado é chamado Gnathifera, e seus membros são Gnathostomulida, Micrognathozoa, Rotifera e Acanthocephala (Figura 14.4). Os gnathiferos, exceto os acantocéfalos, possuem mandíbulas, mas seu número varia de acordo com o clado. Membros do Gnathostomulida, Micrognathozoa e Rotifera são pequenos animais aquáticos e de vida livre. Acantocéfalos são endoparasitos vermiformes cujas formas adultas vivem em peixes ou outros vertebrados.

Rotifera e Acanthocephala são presumivelmente grupos-irmãos, juntos formando um clado denominado Syndermata. A estreita relação entre ambos foi evidenciada a princípio em filogenias moleculares, levando morfologistas a reexaminar os acantocéfalos e procurar por evidências de que esses parasitos fossem rotíferos altamente derivados. Há pouca semelhança externa entre os rotíferos, livre-nadantes, e vermes endoparasitos, mas membros de ambos os grupos apresentam uma epiderme sincicial **eutélica**. Eutelia refere-se à constância nos números de núcleos presentes, como ilustrado pelo número constante de núcleos em diversos órgãos de uma espécie de rotífero: E. Martini (1912) relatou que sempre encontrou 183 núcleos no cérebro, 39 no estômago e 172 no epitélio da corona. Apesar da estrutura compartilhada da epiderme, a união desses dois táxons morfologicamente discrepantes no clado Syndermata é ainda controversa.

FILO GNATHOSTOMULIDA

Gnatostomúlidos são animais vermiformes delicados com menos de 2 mm de comprimento (Figura 14.28). A primeira espécie conhecida de Gnathostomulida (Gr. *gnathos*, mandíbula, + *stoma*, boca, + L. *ulus*, sufixo diminutivo) foi observada em 1928 no Báltico, mas sua descrição não foi publicada até 1956. Desde então, gnatostomúlidos foram encontrados em muitas partes do mundo, inclusive na costa atlântica dos EUA, e foram descritas mais de 80 espécies em 18 gêneros.

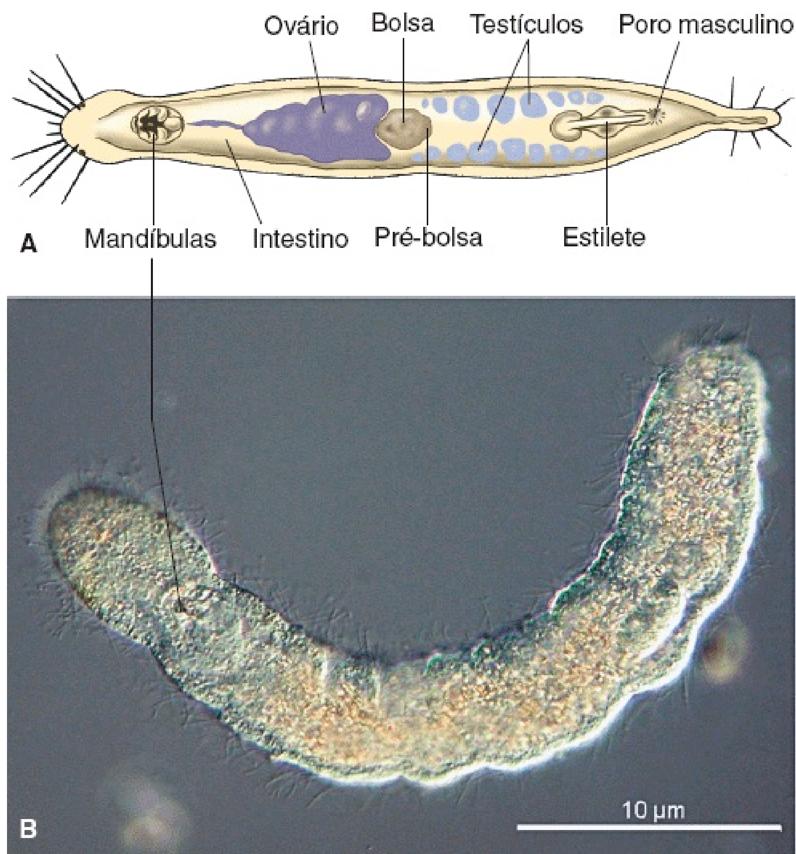


Figura 14.28 A. *Gnathostomula jenneri* (Filo Gnathostomulida) é um membro minúsculo da fauna intersticial que vive entre grãos de areia ou lama. As espécies desta família estão entre as minhocas de mandíbula mais comumente encontradas, vivendo tanto em águas rasas e como em profundidades de várias centenas de metros. **B.** O *Gnathostomula paradoxa* é abundante em sedimentos próximos a tocas de poliquetas marinhos no mar do Norte. Sua ecologia é muito semelhante àquela dos *G. jenneri* da costa atlântica da América do Norte.

Os gnatostomúlidos vivem em espaços intersticiais de sedimentos arenosos muito finos e lodosos dos litorais, desde a zona entremarés a profundidades de várias centenas de metros. Podem suportar concentrações muito baixas de oxigênio. Eles geralmente ocorrem em grandes números, frequentemente em associação com gastrótricos, nematódeos, ciliados, tardígrados e outras formas pequenas.

Os gnatostomúlidos podem deslizar, nadar em voltas e espirais e dobrar a cabeça de lado a lado. A epiderme é ciliada, mas cada célula epidérmica apresenta somente um cílio, uma condição raramente encontrada nos lofotrocozoários, exceto em alguns gastrótricos (ver anteriormente). O sistema nervoso foi descrito apenas parcialmente, mas parece estar principalmente associado a uma miríade de cílios sensoriais e poros sensoriais ciliados na cabeça.

Gnatostomúlidos alimentam-se raspando bactérias e fungos do substrato com auxílio de um par de mandíbulas na faringe. A faringe conduz a um intestino cego simples. Alguns morfologistas sugeriram que uma faixa de tecido que conecta a região posterior do tubo digestivo à epiderme seria um vestígio de um intestino completo ancestral, mas essa conjectura requer maior embasamento.

O corpo é acelomado e apresenta uma camada de parênquima pouco desenvolvida. Não há sistema circulatório; portanto, os gnatostomúlidos provavelmente dependem de difusão para a circulação, excreção e trocas gasosas.

A descrição dos sistemas reprodutivos e do comportamento de cópula desses vermes está longe de ser completa. Os gnatostomúlidos são primariamente protândricos ou hermafroditas simultâneos que realizam fertilização cruzada mútua, a qual ocorre internamente. Cada animal fertilizado parece produzir um único zigoto que se desenvolve por meio de clivagem espiral.

FILO MICROGNATHOZOA

A primeira e única espécie de Micrognathozoa, *Limnognathia maerski*, foi coletada na Groenlândia, em 1994, mas formalmente descrita apenas em 2000. Os micrognathozoários são pequenos animais intersticiais (que vivem entre grãos de areia) de cerca de 142 μm de comprimento. O corpo consiste em uma cabeça dividida em duas partes, um tórax e um abdome

com uma cauda curta (Figura 14.29). A epiderme celular apresenta placas dorsais, mas não há placas na região ventral. Esses animais movem-se por meio de cílios, além de apresentarem um exclusivo coxim adesivo e ciliar que produz uma substância aderente.

Há três pares de mandíbulas complexas. A boca conduz a um tubo digestivo relativamente simples. O ânus abre-se para o exterior apenas periodicamente. Há dois pares de protonefrídios.

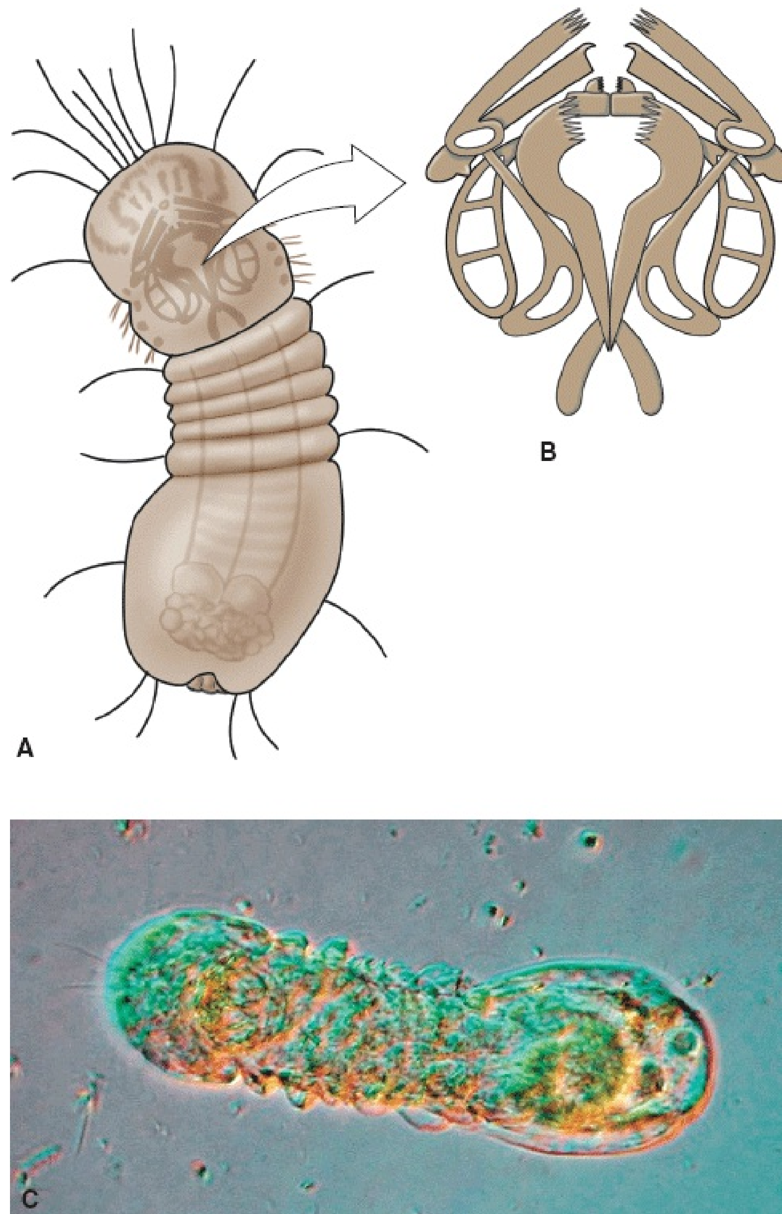


Figura 14.29 A. *Limmognathia maerski*, um Micrognathozoa. **B.** Detalhes das mandíbulas complexas. **C.** Um espécime vivo. Este animal foi encontrado no musgo em uma nascente de água doce na Ilha Disko, Groelândia. Ele nada ou rasteja, consumindo bactérias, algas cianofíceas e diatomáceas.

O sistema reprodutivo não é completamente compreendido. Foram encontrados apenas órgãos reprodutores femininos; portanto, talvez esses animais se reproduzam partenogeneticamente. A clivagem e o desenvolvimento subsequente não foram ainda investigados.

FILO ROTIFERA

Os Rotifera (L. *rota*, roda, + *fera*, aqueles que possuem) têm seu nome derivado da **corona** ou **coroa** ciliada característica que, ao bater, frequentemente se assemelha a rodas girando (Figura 14.30). Os rotíferos variam de 40 μm a 3 mm de comprimento, mas a maioria mede entre 100 e 500 μm. Há cerca de 2.000 espécies de rotíferos.

Os rotíferos são habitantes comuns de lagos e lagoas de água doce. Eles estão adaptados a diversas condições ecológicas. A maioria das espécies de água doce é bentônica, vivendo sobre o substrato, na vegetação ou ao longo da margem. Eles podem nadar ou rastejar sobre a vegetação. Algumas espécies vivem no filme de água entre os grãos de areia das praias (meiofauna). Formas pelágicas (Figura 14.31B) são comuns em águas de superfície de lagos e lagoas de água doce. Alguns

rotíferos são epizoicos (vivem sobre o corpo de outro animal) ou parasíticos.

Alguns rotíferos têm formas bizarras (Figura 14.31). Suas formas estão frequentemente correlacionadas com seu modo de vida. Os flutuadores são normalmente globulares e saculiformes; os rastejadores e nadadores são um tanto alongados e vermiformes; e os tipos sésseis são geralmente vasiformes, com uma epiderme exterior espessada (lorica). Alguns são coloniais.

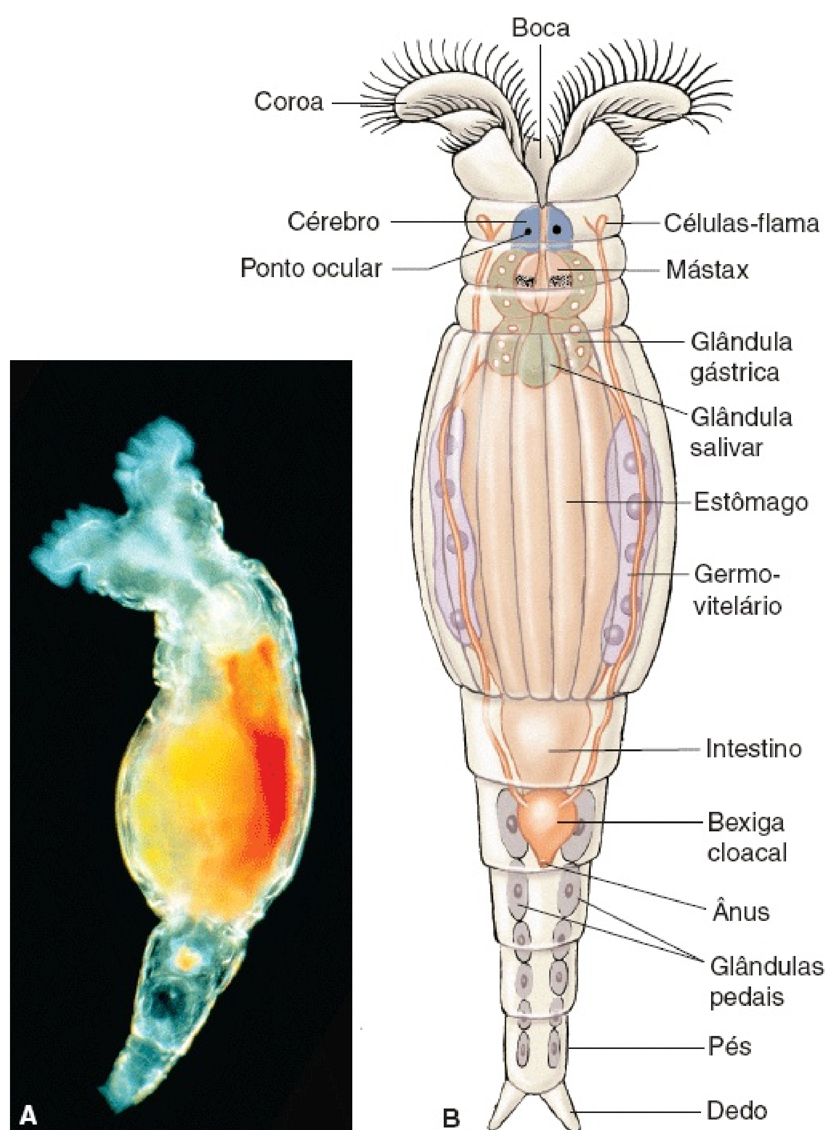


Figura 14.30 A. Uma *Philodina* viva, um rotífero comum. **B.** Estrutura da *Philodina*.

Muitas espécies de rotíferos podem suportar longos períodos de dessecação, durante os quais se assemelham a grãos de areia. Rotíferos dessecados são muito tolerantes a extremos ambientais. Por exemplo, algumas espécies que vivem em musgos foram mantidas dessecadas por até 4 anos, revivendo após a adição de água. Outros rotíferos foram capazes de sobreviver a temperaturas tão frias quanto –272°C antes de serem revividos com sucesso.

Forma e função

Características externas

O corpo de um rotífero compreende uma cabeça portando uma corona ciliada, um tronco e uma cauda posterior, ou pé. Com exceção da corona, o corpo é desprovido de cílios e coberto por uma cutícula. Um dos gêneros mais bem conhecidos é *Philodina* (Gr. *philos*, gostar muito de, + *dinos*, girando) (Figura 14.30).

A corona, ou coroa, ciliada envolve uma área central sem cílios na cabeça, a qual pode portar cerdas ou papilas sensoriais. O aspecto da cabeça depende de qual dos vários tipos de corona o indivíduo apresenta – normalmente, um círculo de algum tipo, ou um par de discos trocais ou coronais (o termo *trocal* vem de uma palavra grega que significa roda). Os cílios na corona batem em sucessão, assemelhando-se a uma roda ou a um par de rodas girando. A **boca** situa-se na corona no lado medioventral. Os cílios coronais atuam tanto na locomoção como na alimentação.

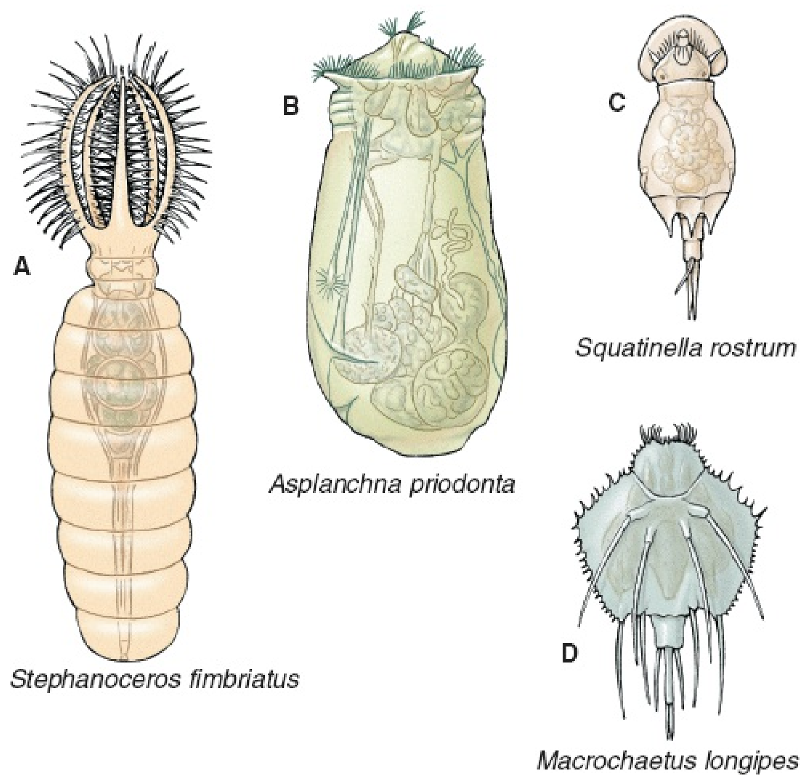


Figura 14.31 Variedade de formas dos rotíferos. **A.** Os *Stephanoceros* possuem cinco lóbulos coronais semelhantes a um dedo com espirais de cerdas curtas. Capturam sua presa fechando seu funil quando os organismos da comida flutuam neste, enquanto os lóbulos com cerdas impedem que escapem. **B.** *Asplanchna* é um gênero predatório e pelágico sem pés. **C.** A *Squatinella* possui uma extensão longa semelhante a um capuz transparente e não retrátil que cobre sua cabeça. **D.** O *Macrochaetus* é dorsoventralmente achatado.

O tronco pode ser alongado, como em *Philodina* (Figura 14.30), ou saculiforme (ver Figura 14.31). Ele contém os órgãos viscerais e, frequentemente, apresenta antenas sensoriais. A parede do corpo de muitas espécies é superficialmente anelada, dando a aparência de segmentação. Embora alguns rotíferos tenham uma verdadeira cutícula secretada, todos apresentam uma camada fibrosa dentro da epiderme. A camada fibrosa em alguns é bastante espessa e forma uma **lorica** capsular, a qual está frequentemente organizada em placas ou anéis.

O **pé** é mais estreito e normalmente tem de um a quatro **dedos**. Sua cutícula pode ser anelada de maneira a ser telescopicamente retrátil. O pé é um órgão de adesão e contém **glândulas pedais** que secretam um material adesivo utilizado tanto por formas sésseis como rastejantes. Ele é gradualmente afilado em algumas formas (Figura 14.30) e nitidamente mais destacado em outras (Figura 14.31). Em formas pelágicas nadantes, o pé está frequentemente reduzido. Os rotíferos podem se locomover rastejando com movimentos de mede-palmos com auxílio do pé, ou nadando com os cílios coronais, ou ambos.

Características internas

Abaixo da cutícula há uma **epiderme sincicial**, que secreta a cutícula, e faixas de **músculos subepidérmicos**, que incluem músculos circulares e longitudinais e músculos que atravessam a pseudocele em direção a órgãos viscerais. A **pseudocele** é ampla, ocupando o espaço entre a parede de corpo e as vísceras. Ela é preenchida por fluido, por algumas das faixas musculares e por uma rede de células mesenquimais ameboides.

O sistema digestivo é completo. Alguns rotíferos alimentam-se captando diminutas partículas orgânicas ou algas para a boca por meio do batimento dos cílios coronais. Os cílios descartam as partículas maiores que sejam inadequadas. A faringe (**mástax**) é provida com uma porção muscular, que é equipada com mandíbulas rígidas (**trofos**) para sucção e trituração de partículas alimentares. O mástax pode ser do tipo triturador e esmagador, como dentre os suspensívoros, ou do tipo apanhador e perfurador, como em espécies predadoras. O mástax, que está constantemente "mastigando", é uma característica frequentemente distintiva desses minúsculos animais. As espécies carnívoras alimentam-se de formas unicelulares e de pequenos animais, que elas capturam apanhando-os ou por meio de armadilhas. Os rotíferos que usam armadilhas apresentam uma área em forma de funil ao redor da boca. Quando a pequena presa nada para dentro do funil, os lobos se dobram para capturá-la e a seguram até que ela seja passada à boca e à faringe. Os rotíferos caçadores apresentam trofos, que são

projetados e utilizados como pinças para agarrar a presa, trazê-la à faringe e, então, perfurá-la ou quebrá-la de tal modo que as partes comestíveis possam ser aproveitadas e o resto descartado. As **glândulas salivares** e **gástricas** provavelmente secretam enzimas para a digestão extracelular. A absorção ocorre no estômago.

O sistema excretor consiste tipicamente em um par de **túbulos protonefridiais**, cada um com várias **células-flama** (ver Capítulo 30) que se conectam a uma bexiga comum. A bexiga, por pulsação, esvazia-se em uma **cloaca** – na qual o intestino e os ovidutos também se abrem. A pulsação bastante rápida dos protonefrídios – 1 a 4 vezes por minuto – indica que os protonefrídios são importantes órgãos de osmorregulação. A água entra aparentemente pela boca, e não através da epiderme; mesmo espécies marinhas esvaziam suas bexigas a intervalos frequentes.

O **cérebro** bilobado, dorsal em relação ao mástax na região do "pescoço" do corpo, envia nervos pareados para os órgãos sensoriais, mástax, músculos e vísceras. Os órgãos sensoriais incluem **ocelos** pareados (em algumas espécies como *Philodina*), cerdas e papilas sensoriais, poros ciliados e antenas dorsais.

Reprodução

Os rotíferos são dioicos, sendo os machos normalmente menores que as fêmeas. Entretanto, apesar de apresentarem sexos separados, os machos são completamente desconhecidos na classe Bdelloidea, e em Monogononta eles parecem ocorrer apenas durante algumas poucas semanas do ano.

O sistema reprodutivo feminino dos Bdelloidea e Monogononta consiste em ovários combinados e glândulas vitelinas (**germovitelários**) e ovidutos que se abrem na cloaca. O vitelo flui para dentro dos óvulos em desenvolvimento através das pontes citoplasmáticas, em vez de ser armazenado como células vitelinas separadas, como nos platelmintos ectolécitos.

Em Bdelloidea (p. ex., *Philodina*), todas as fêmeas são partenogenéticas e produzem ovos diploides que eclodem em fêmeas diploides. Essas fêmeas alcançam a maturidade em poucos dias. Na classe Seisonidea, as fêmeas produzem ovos haploides, que precisam ser fertilizados e que podem desenvolver-se em machos ou fêmeas. Em Monogononta, porém, as fêmeas produzem dois tipos de ovos (Figura 14.32). Durante a maior parte do ano, as fêmeas diploides produzem **ovos diploides amícticos** de casca fina. Ovos amícticos desenvolvem-se partenogeneticamente em fêmeas diploides (amícticas). Entretanto, esses rotíferos frequentemente vivem em poças temporárias ou córregos e são cíclicos em seus padrões reprodutivos. Qualquer um dos vários fatores ambientais – por exemplo, adensamento da população, dieta ou fotoperíodo (de acordo com a espécie) – pode induzir os ovos amícticos a se desenvolverem em fêmeas diploides mícticas que produzem **ovos haploides** de casca fina. Se esses ovos não forem fertilizados, eles se desenvolverão em machos haploides. Mas, se fertilizados, os ovos, denominados ovos **mícticos**, desenvolvem uma casca espessa e resistente e tornam-se dormentes. Eles sobrevivem durante todo o inverno ("ovos de inverno") ou até que as condições ambientais sejam novamente satisfatórias, quando eclodirão em fêmeas amícticas. Os ovos de dormência são frequentemente dispersos pelo vento ou por aves.

Míctico (Gr., *miktos*, misturado) refere-se à capacidade dos ovos haploides de serem fertilizados (*i. e.*, "misturados") com o núcleo do espermatozoide do macho para formar um embrião diploide. Os ovos amícticos ("sem mistura") são diploides e desenvolvem-se por partenogênese (sem fertilização).

O sistema reprodutivo masculino inclui um único testículo e um ducto espermático ciliado que se dirige a um poro genital (os machos normalmente não apresentam uma cloaca). A extremidade do ducto espermático é especializada na forma de um órgão copulador. A cópula normalmente ocorre por impregnação hipodérmica; o pênis pode penetrar qualquer parte da parede do corpo feminino e injetar o esperma diretamente na pseudocele. O zigoto sofre clivagem espiral modificada.

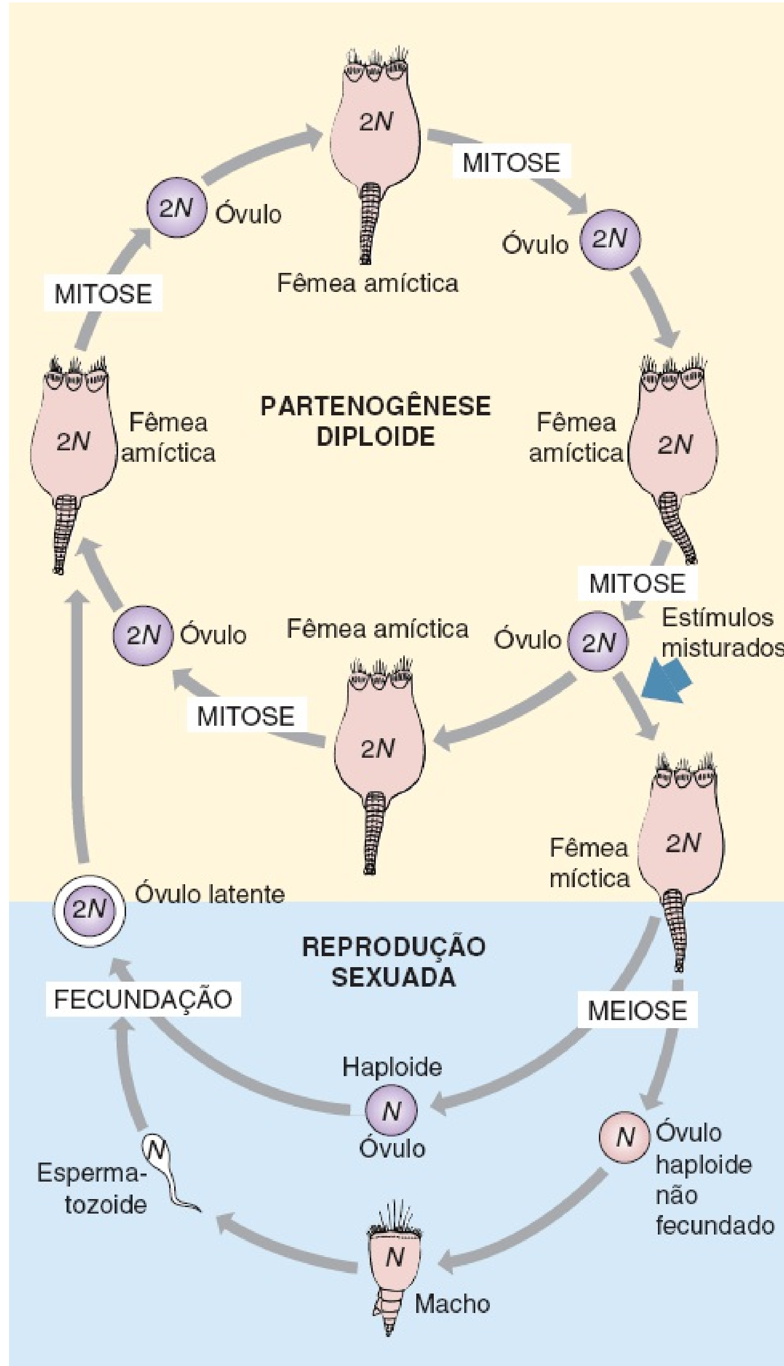


Figura 14.32 A reprodução de alguns rotíferos (classe Monogononta) ocorre por partogênese durante parte do ano quando as condições ambientais são favoráveis. Em resposta a determinados estímulos, as fêmeas começam a produzir óvulos haploides (*N*). Se estes não forem fecundados, eles dão origem a machos haploides. Os machos fornecem espermatozoides para fecundar outros óvulos haploides, que então se desenvolvem em diploides (2*N*), óvulos latentes que podem resistir a invernos rigorosos. Quando voltam as condições favoráveis, os óvulos latentes continuam seu desenvolvimento, e dá-se origem a uma fêmea.

As fêmeas eclodem de seus ovos com características de adulto, necessitando apenas alguns poucos dias de crescimento para atingir a maturidade. Os machos frequentemente não crescem e são sexualmente maduros já na eclosão.

Filogenia de Rotifera

Os rotíferos são um grupo cosmopolita com cerca de 2.000 espécies, algumas das quais ocorrem em todo o mundo. Entretanto, estudos moleculares recentes começaram a questionar a afinidade taxonômica de alguns desses grupos, sugerindo que a distribuição cosmopolita de alguns deles seja um artefato de sua semelhança morfológica em vez de proximidade taxonômica. Rotíferos são mais comuns em água doce, mas muitas espécies também vivem em água salobra ou mesmo em solos úmidos ou em musgos. Comparativamente, as espécies estritamente marinhas são bem poucas em número.

Classificação do filo Rotifera

A classificação dos rotíferos permanece objeto de debate. Alguns autores consideram Seisonidea e Bdelloidea como ordens dentro da classe Digonata. Outros consideram o filo Acanthocephala como uma classe dentro do filo Rotifera. Até que esse debate esteja resolvido, continuamos a apresentar neste livro o esquema tradicional de classificação.

Classe Seisonidea (Gr. *seison*, vaso de barro, + *eidos*, forma). Marinha; formas alongadas; corona vestigial; sexos semelhantes em tamanho e forma; fêmeas com um par de ovários e sem vitelários; um único gênero (*Seison*) com duas espécies; epizoicos das brânquias de um crustáceo (*Nebalia*).

Classe Bdelloidea (Gr. *bdella*, sanguessuga, + *eidos*, forma). Formas nadantes ou rastejantes; extremidade anterior retrátil; corona normalmente com um par de discos trocais; machos desconhecidos; partenogenéticas; dois germovitelários. Exemplos: *Philodina* (Figura 14.30), *Rotaria*.

Classe Monogononta (Gr. *monos*, um, + *gonos*, glândula sexual primária). Formas nadantes ou sésseis; um único germovitelário; machos de tamanho reduzido; ovos de três tipos (amícticos, mícticos e dormentes). Exemplos: *Asplanchna* (Figura 14.31), *Epiphanes*.

De acordo com o esquema tradicional de classificação aqui apresentado, Rotifera apresenta três classes, mas alguns autores consideram Seisonidea e Bdelloidea como ordens dentro de uma classe chamada Digonata. Outros dividem o filo em duas classes: uma que contém os Seisonidea e a outra contendo Bdelloidea e Monogononta, sob o nome Eurotatoria.

Em algumas filogenias moleculares, os "vermes de cabeça espinhosa", ou acantocéfalos (ver a seguir), emergem dentro de Rotifera. A ideia de que esses endoparasitos especializados seriam rotíferos altamente derivados[1] é controversa, mas, se essa relação for corroborada por outros conjuntos de dados, o Filo Acanthocephala será classificado como uma classe dentro de Rotifera. No momento, apresentamos Acanthocephala como grupo-irmão de Rotifera.

FILO ACANTHOCEPHALA

Os membros do filo Acanthocephala (Gr. *akantha*, espinho, + *kephalē*, cabeça) são geralmente chamados "vermes de cabeça espinhosa". O filo tem seu nome derivado de uma de suas características mais distintas, uma probóscide cilíndrica invaginável que apresenta fileiras de espinhos curvos, com os quais o verme se prende ao intestino de seu hospedeiro (Figura 14.33). O filo é cosmopolita, e mais de 1.100 espécies são conhecidas; a maioria delas parasita peixes, aves e mamíferos. Todos os acantocéfalos são endoparasitos, vivendo quando adultos no intestino de vertebrados. As larvas de acantocéfalos desenvolvem-se no corpo de artrópodes, tanto em crustáceos como em insetos, dependendo da espécie.

As diversas espécies do filo apresentam tamanhos que variam de menos de 2 mm a mais de 1 m de comprimento. As fêmeas são normalmente maiores que os machos. O corpo é geralmente achatado bilateralmente, com numerosas pregas transversais. Os vermes tipicamente apresentam coloração creme, mas podem absorver pigmentos amarelos ou marrons do conteúdo intestinal do hospedeiro.

Forma e função

O corpo é um tanto achatado em vida, embora em aulas práticas os estudantes possam se deparar com espécimes túrgidos e cilíndricos, que foram tratados com água de torneira antes da fixação (Figura 14.33).

A parede do corpo é sincicial, e sua superfície é coberta por criptas diminutas de 4 a 6 μm de profundidade, as quais aumentam muito a área de superfície do tegumento. Cerca de 80% da espessura do tegumento é a zona fibrosa radial, que contém um **sistema lacunar** de canais ramificados preenchidos por fluido (Figura 14.33D e E). A difusão através da parede corporal realiza as trocas gasosas, de nutrientes e de dejetos entre o fluido lacunar circulante e a água do exterior. Não há coração, mas os músculos da parede do corpo formam tubos conectados com o sistema lacunar. Tanto músculos da parede corporal longitudinais quanto circulares estão presente. Os músculos da parede corporal coletivamente funcionam como um coração, formando um sistema de tubos contráteis. Portanto, o sistema lacunar, o qual também permeia a maioria dos tecidos do corpo, parece ser um sistema circulatório incomum.

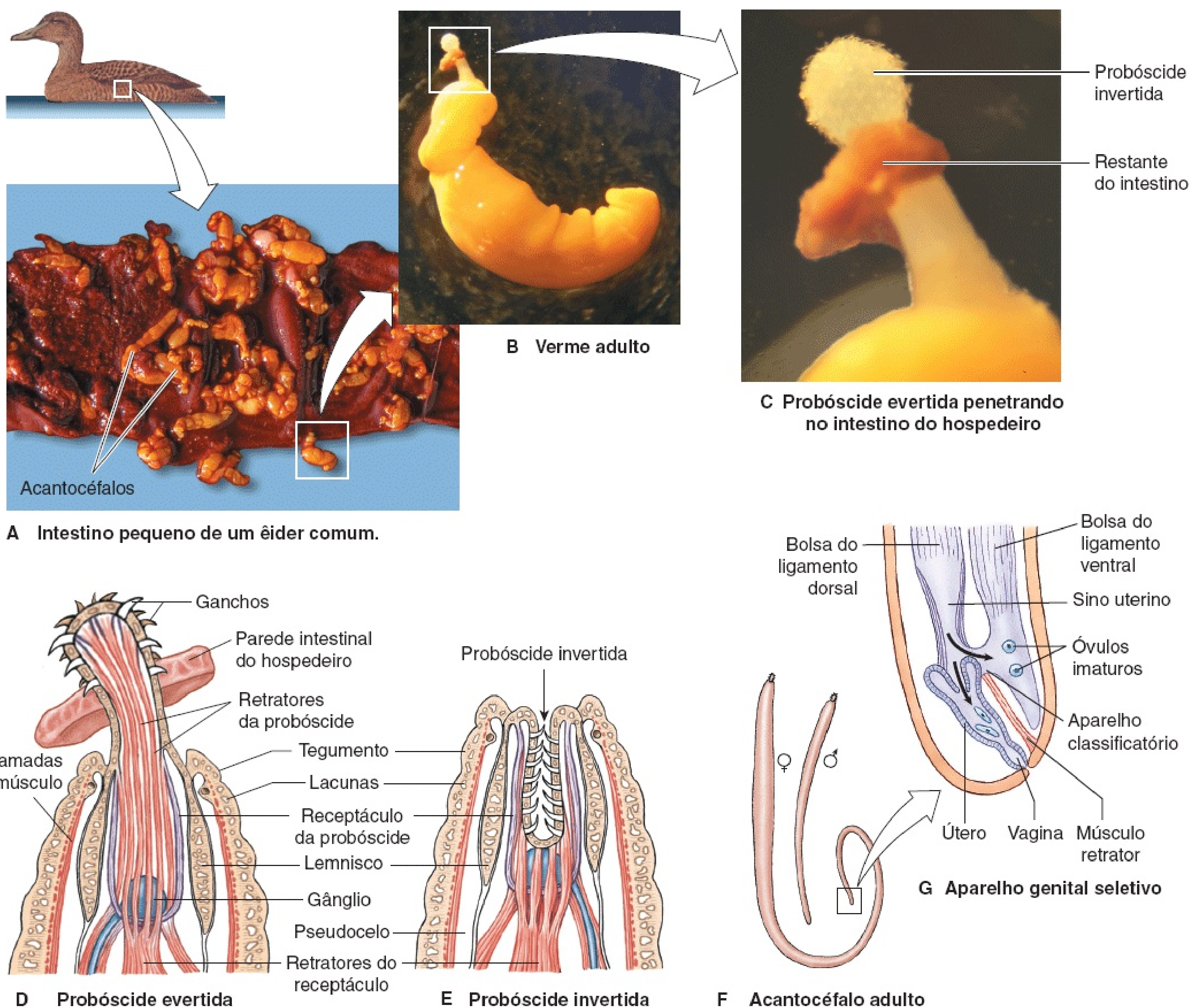


Figura 14.33 A. Uma quantidade letal de vermes, *Polymorphus botulus*, acumula-se no intestino de um pato êider. Antes de morrer, o pato alimentou-se de caranguejos do litoral, um hospedeiro intermediário dos endoparasitas, devido à ausência de mexilhões azuis, a presa preferida desses patos em Cabo Cod. **B.** Um verme adulto. **C.** Uma probóscide evertida, mostrando um atributo do qual os vermes de cabeça espinhosa recebem seu nome. A probóscide fica colada às paredes do intestino; os nutrientes são absorvidos pelo tegumento. **D.** Seção longitudinal diagramática de uma probóscide evertida mostrando os músculos. **E.** Seção longitudinal diagramática de uma probóscide evertida no pseudoceloma. **F.** O macho normalmente é menor do que a fêmea. **G.** Esquema do aparelho genital seletivo de um acantocéfalo fêmea. É um dispositivo exclusivo para separar os óvulos fecundados imaturos dos maduros. Os óvulos que contêm larvas entram no sino uterino e passam. Os óvulos imaturos são desviados para a bolsa do ligamento ventral ou para o pseudocelo para sofrer um desenvolvimento adicional.

A probóscide, a qual apresenta fileiras de ganchos curvos, é unida à região do pescoço (Figura 14.33) e pode ser invertida para o interior de um **receptáculo da probóscide** por meio de músculos retratores. Dois longos sacos hidráulicos (lemniscos) encontram-se também unidos à região de pescoço (mas não dentro da probóscide). Eles podem auxiliar na troca gasosa entre o corpo e a probóscide, ou talvez servir como reservatórios do fluido lacunar da probóscide quando esse órgão é invaginado.

Não há sistema respiratório. Quando presente, o sistema excretor consiste em um par de **protonefrídios** com células-

flama, que se unem para formar uma abertura tubular comum no ducto espermático ou útero.

O sistema nervoso apresenta um gânglio central dentro do receptáculo da probóscide e nervos irradiados para a probóscide e para o corpo. Há terminações sensoriais na probóscide e na bolsa genital. Entretanto, como em muitos endoparasitos obrigatórios, o sistema nervoso e os órgãos sensoriais desses animais são bastante reduzidos.

Os acantocéfalos não apresentam trato digestivo, absorvendo todos os nutrientes através de seu tegumento. Eles podem absorver várias moléculas por meio de mecanismos específicos de transporte de membrana, e outras substâncias podem cruzar a membrana do tegumento por pinocitose. O tegumento contém algumas enzimas, como peptidases, capazes de clivar diversos dipeptídios, e os aminoácidos sendo então absorvidos pelo verme. Assim como os cestódios (ver anteriormente), os acantocéfalos necessitam do carboidrato da dieta do hospedeiro, mas seu mecanismo para absorção de glicose é diferente. Quando a glicose é absorvida, ela é rapidamente fosforilada e compartimentalizada, de tal modo que um "escoadouro" metabólico é criado, para dentro do qual a glicose do meio circundante pode fluir. A glicose difunde-se para o interior do verme devido ao gradiente de concentração, que é mantido à medida que a glicose é constantemente removida assim que ela entra.

Os acantocéfalos são dioicos. Os machos apresentam um par de testículos, cada um com vaso deferente e um ducto ejaculatório comum, o qual termina em um pênis pequeno. Durante a cópula, o esperma é lançado na vagina, viaja para cima no ducto genital e escapa para dentro da pseudocele da fêmea.

Nas fêmeas, o tecido ovariano no saco do ligamento divide-se em **esferas ovarianas** que são liberadas dos ligamentos genitais, ou sacos do ligamento, e flutuam livremente na pseudocele. Um dos sacos do ligamento conduz a um **sino uterino**, na forma de funil, que recebe os embriões encapsulados em desenvolvimento e passa-os para o útero (Figura 14.33). Um aparelho de seleção interessante e único opera aqui. Os embriões completamente desenvolvidos são ligeiramente maiores que os imaturos e são ativamente selecionados e passados para o útero, enquanto os ovos imaturos são rejeitados e retidos para uma maturação adicional. Os embriões encapsulados são liberados nas fezes do hospedeiro vertebrado e não eclodem até que sejam comidos por um hospedeiro intermediário.

Nenhuma espécie é normalmente um parasito de seres humanos, embora espécies que normalmente ocorrem em outros hospedeiros infectem seres humanos ocasionalmente. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Gr. *makros*, longo, grande, + *akantha*, espinho, + *rhynchos*, bico) ocorre no mundo todo no intestino delgado de porcos e às vezes em outros mamíferos. Para *M. hirudinaceus* o hospedeiro intermediário é qualquer uma das várias espécies de larvas de besouros habitantes de solo, especialmente escarabeídeos. As larvas dos besouros *Phyllophaga* são hospedeiros frequentes. Nesse caso, a larva do parasito (**acântor**) perfura o intestino e desenvolve-se em um jovem (**cistacântor**) na hemocele do inseto. Os porcos se infectam ao comer as larvas. Os acantocéfalos penetram na parede intestinal com suas probóscides espinhosas para se anexarem ao hospedeiro. Em muitos casos há notavelmente pouca inflamação, mas em algumas espécies a resposta inflamatória do hospedeiro é intensa. A infecção por esses vermes pode causar muita dor, particularmente se a parede do intestino estiver completamente perfurada. As infecções múltiplas podem causar dano considerável ao intestino de um porco e podem ocorrer perfurações intestinais.

Filogenia de Acanthocephala

Com base principalmente na forma e organização dos espinhos da probóscide, os acantocéfalos são tradicionalmente divididos em três classes: Archiacanthocephala, Eoacanthocephala e Palaeacanthocephala. Estudos moleculares recentes sugerem que o *status* de filo desse grupo não está assegurado e que, na verdade, os acantocéfalos seriam uma classe de rotíferos altamente derivada, possivelmente o táxon-irmão de Bdelloidea. Essa descoberta provocou um debate considerável entre os zoólogos de invertebrados. Se acantocéfalos evoluíram a partir dos Rotifera, deve ser possível traçar alguns dos passos na evolução do parasitismo, desde um rotífero ancestral até um acantocéfalo.

FILO MESOZOA

O nome Mesozoa (Gr. *mesos*, no meio de, + *zōon*, animal) foi cunhado por um antigo pesquisador (van Beneden, 1876) que pensava que o grupo seria um "elo perdido" entre os protozoários e os metazoários. Esses diminutos animais vermiformes e ciliados representam um nível de organização extremamente simples. Todos os mesozoários vivem como parasitos ou simbiontes em invertebrados marinhos, a maioria deles com um comprimento de apenas 0,5 a 7 mm, e é constituída por apenas

20 a 30 células basicamente organizadas em duas camadas. As camadas não são homólogas aos folhetos germinativos dos outros metazoários.

As duas classes de mesozoários, Rhombozoa e Orthonectida, diferem tanto entre si que alguns pesquisadores os colocam em filos separados.

Os Rhombozoa (Gr. *rhombos*, peão giratório, + *zōon*, animal) vivem nos rins de cefalópodes bentônicos (polvos, lulas e calamares habitantes dos fundos oceânicos), sem aparentemente causar danos aos hospedeiros. Os adultos, denominados **vermiformes** (ou nematógenos), são alongados e afilados (Figura 14.34). Em seu interior, células reprodutoras originam larvas vermiformes, as quais crescem e se reproduzem. Quando uma população atinge altas densidades, as células reprodutoras de alguns adultos se desenvolvem como estruturas em forma de gônada, as quais produzem gametas masculinos e femininos. Os zigotos crescem, tornando-se diminutas (0,04 mm) larvas infusoriformes ciliadas (Figura 14.34B), bem diferentes do progenitor. Essas larvas são liberadas na água do mar através da urina do hospedeiro. Desconhece-se a etapa seguinte do ciclo de vida porque as larvas infusoriformes não infeccionam imediatamente um novo hospedeiro.

Os Orthonectida (Gr. *orhtos*, correto, + *nektos*, nadante) (Figura 14.35) parasitam uma ampla variedade de invertebrados, como ofiuroides, moluscos bivalves, poliquetas e nemertinos. Seus ciclos de vida incluem fases sexuadas e assexuadas. Esta última fase é bastante diferente daquela dos Rhombozoa; consiste em massa multinucleada chamada **plasmódio** que, após experimentar divisões celulares, origina machos e fêmeas.

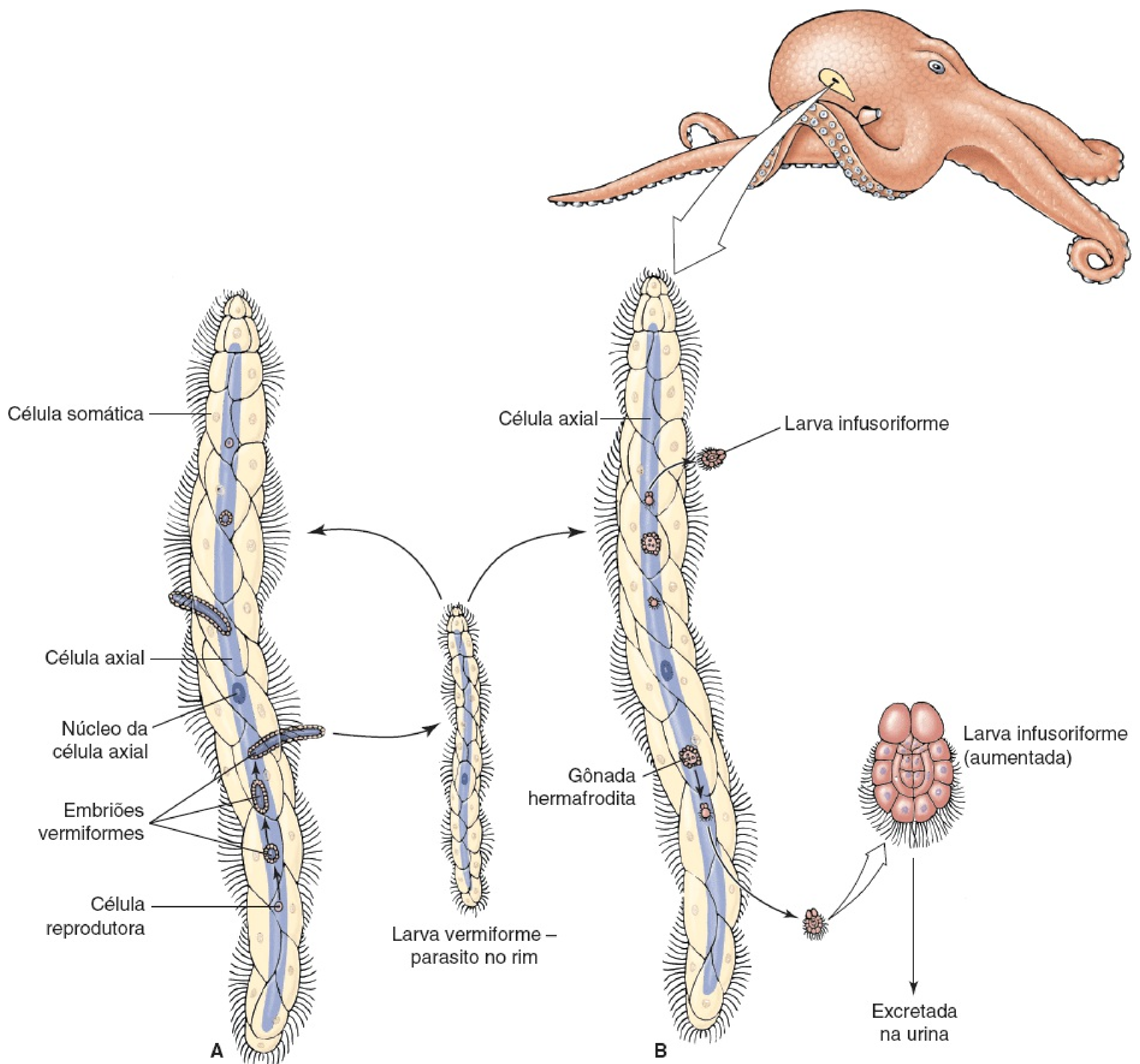


Figura 14.34 Dois modos de reprodução dos mesozoários. **A.** Desenvolvimento assexuado de larvas vermiformes a partir de células reprodutivas na célula axial de um adulto. **B.** Em altas densidades populacionais, no interior do rim de um cefalópode, as células reprodutivas desenvolvem-se como gônadas; estas têm gametas que produzem larvas dispersoras infusoriformes liberadas na urina do hospedeiro.

Filogenia

Uma análise do cladograma na contracapa mostra um grande clado chamado Bilateria que contém quase todos os animais triploblásticos. A maioria das filogenias atuais classifica os membros do filo Acoelomorpha como táxon-irmão de todos os outros Bilateria. Os Acoelomorpha diferem das tênias no filo Platyhelminthes em seus padrões de clivagem embriônica, no que se refere às suas formas mesodérmicas e sua estrutura do sistema nervoso.

Nos Bilateria, as evidências das análises sequenciais de genes ribossômicos sugerem que os protostômios ancestrais dividiram-se a partir dos deuterostômios ancestrais no período Pré-cambriano. Posteriormente, os protostômios dividiram-se em dois grandes grupos, algumas vezes chamados de superfilos, Ecdysozoa e Lophotrochozoa. As relações evolutivas nos Lophotrochozoa ainda estão em análise. Descrevemos um clado chamado Platyzoa, mas nem todas as filogenias são compatíveis com este agrupamento. Os Platyzoa incluem os Platyhelminthes, Gastrotricha e Gnathifera. Algumas filogenias colocam os Platyhelminthes como o táxon-irmão do Gastrotricha, mas outros colocam o Gnathostomulida como o táxon-irmão

do Gastrotricha, então, por enquanto, descrevemos uma politomia dentro dos Platyzoa.

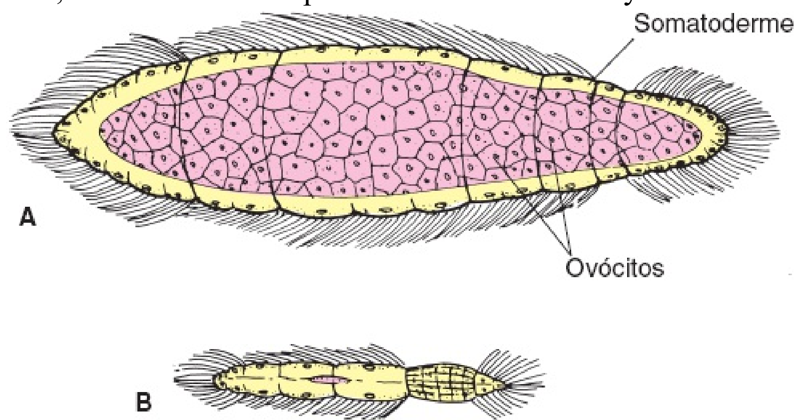


Figura 14.35 A, Uma fêmea e, **B**, um macho de Orthonectida (*Rhopalura*). Esse mesozoário parasita animais tais como platelmintos, moluscos, anelídeos e ofiuroides. Estruturalmente, são formados por uma única camada de células epiteliais ciliadas que circundam massa interna de células sexuais.

As tênias no filo Platyhelminthes são membros provisórios do Platyzoa. Dentro dos Platyhelminthes, a classe Turbellaria é claramente parafilética, mas estamos conservando o táxon atual, pois uma análise cladística minuciosa requer mais táxons e características que ainda não são comuns na literatura zoológica. Por exemplo, os ectolécitos Turbellaria devem ser aliados aos Trematoda, Monogenea e Cestoda no grupo-irmão aos ectolécitos Turbellaria. Alguns ectolécitos Turbellaria compartilham algumas outras características derivadas com os Trematoda e Cestoda e foram colocados por Brooks (1989) em um grupo chamado Cercomeria. Várias sinapomorfias, como a estrutura exclusiva do tegumento e as características da sequência molecular, indicam que os neodermados (trematódeos, monogêneos e cestódios) formam um grupo monofilético.

O grupo Gnathifera emerge em diferentes filogenias, mas a maioria dos estudos moleculares não inclui sequências dos Micrognathozoa. Nos Gnathifera, é surpreendente a relação de táxons-irmãos entre Acanthocephala e Rotifera por motivos já discutidos (ver anteriormente). Ambos os táxons são unidos como Syndermata, compartilhando uma epiderme sincicial eutélica. O Syndermata emerge de estudos filogenéticos repetidas vezes, e estudos recentes mostram que os acantocéfalos pertencem ao Rotifera. A classificação dos táxons Rotifera está em constante mudança, mas um grupo chamado bdeloides é de interesse. Esses rotíferos são rastejantes ou nadadores, a maioria com discos trocais no topo (ver *Philodina*, Figura 14.30, anteriormente). Não se tem conhecimento de bdeloides machos, e a reprodução é por partenogênese. Vários estudos filogenéticos recentes colocam os acantocéfalos como táxons-irmãos dos bdeloides, tornando os Rotifera parafiléticos como concebidos atualmente. Os acantocéfalos serão incluídos no filo Rotifera se este resultado for confirmado. O nome do grupo Syndermata não seria mais necessário.

Os Mesozoa são identificados como protostômios lofotrocozoários com base nos dados moleculares, mas não são incluídos no Platyzoa. Eles não são submetidos à gastrulação, mas a ausência de ambos os estágios de desenvolvimento típicos e a estrutura corporal complexa associada aos lofotrocozoários pode ser devido aos estilos de vida endossimbióticos e parasitários dos Mesozoa modernos.

Resumo

Os Acoelomorpha e os Platyhelminthes estão entre as formas animais mais simples com simetria bilateral, uma condição de valor adaptativo para organismos que rastejam ou nadam ativamente. Eles são acelomados. São triblásticos e têm uma organização em sistemas de órgãos. Os membros de Acoelomorpha apresentam os sistemas nervoso e digestivo muito simples; alguns carecem por completo de intestino.

A superfície corpórea dos turbelários geralmente é formada por um epitélio celular, ao menos em parte ciliado e com rabditos bastoniformes, que participa da locomoção. O corpo dos membros das outras classes de platelmintos é revestido de um tegumento sincicial não ciliado cujos corpos celulares estão localizados sob as camadas musculares superficiais. A digestão é extra e intracelular na maior parte dos casos; os cestódios não apresentam tubo digestivo e absorvem os nutrientes pré-digeridos através do tegumento. A osmorregulação é realizada com protonefrídios providos de células-flama, e tanto a eliminação dos resíduos metabólicos como a troca de gases respiratórios ocorrem por difusão através da parede do corpo. Os Platyhelminthes têm um sistema nervoso cuja forma assemelha-se a uma escada, com neurônios motores, sensoriais e de

associação. A maior parte dos platelmintos é hermafrodita, e a reprodução assexuada está presente em vários grupos.

A classe Turbellaria é um grupo parafilético que inclui membros predominantemente de vida livre e carnívoros. Os trematódeos digêneos têm um molusco como hospedeiro intermediário; o hospedeiro definitivo quase sempre é um vertebrado. A ampla reprodução assexuada que ocorre nos hospedeiros intermediários auxilia a aumentar as chances de que alguns dos indivíduos da prole alcancem o hospedeiro definitivo. Além do tegumento, os digêneos compartilham com os turbelários muitas das características estruturais básicas. Dentro dos digêneos figura um importante número de parasitos de seres humanos e de animais domésticos. À diferença dos Digenea, os Monogenea são importantes endoparasitos de peixes e têm um ciclo de vida direto (sem hospedeiros intermediários).

Os cestódios (tênias) geralmente apresentam um escólex na extremidade posterior seguido de uma cadeia de proglótides, cada uma das quais contém um conjunto completo de órgãos reprodutores de ambos os sexos. Evolutivamente, a região anterior do corpo foi perdida. Os cestódios adultos vivem dentro do tubo digestivo de vertebrados. Os microtricos, que lembram microvilos, existentes no tegumento aumentam a área superficial de absorção. As larvas encapsuladas saem com as fezes, e os novos vermes desenvolvem-se em um hospedeiro intermediário, invertebrado ou vertebrado.

Provavelmente, os platelmintos e os cnidários evoluíram de um ancestral comum, planuloide, que, por um lado, teria dado origem a organismos que se tornariam sésseis ou livre-nadantes e radiais (cnidários), e, por outro, originaria organismos que se tornariam rastejadores e bilaterais (platelmintos).

Análises de sequências de rDNA, bem como de algumas características do desenvolvimento e morfológicas, sugerem que Acoelomorpha, até então considerados membros dos turbelários, divergiram de um ancestral comum a outros Bilateria e seriam o grupo-irmão de todos os outros filos de simetria bilateral.

Os gastrótricos também são minúsculos animais aquáticos. Eles possuem corpos achatados no ventre com espinhas ou escamas. Eles se movem por meio de glândulas aderentes ou ciliadas.

O clado Gnathifera contém quatro filos sobre os quais levanta-se a hipótese de que o ancestral comum possua mandíbulas cuticulares com uma microestrutura exclusiva. Os filos incluídos são Gnathostomulida, Micrognathozoa e Acanthocephala.

O Gnathostomulida é um filo curioso que contém minúsculos animais semelhantes a uma minhoca que vivem entre grãos de areia e lodo. Não apresentam ânus.

Micrognathozoa consiste em uma espécie singular de animais minúsculos que vivem entre grãos de areia. Apresentam três pares de mandíbulas complexas semelhantes àquelas nos rotíferos e gnatostomúlidos.

O filo Rotifera é composto de espécies pequenas, em sua maioria, de água doce com uma coroa ciliada, que cria correntes de água para arrastar alimentos planctônicos até sua boca. Esta se abre em uma faringe muscular ou mástax, equipada com mandíbulas. A reprodução dos Bdelloidea ocorre por meio de partenogênese, e parece não existirem machos nesse grupo.

Os Acanthocephala, quando em fase adulta, são todos parasitas do intestino de vertebrados e, quando em estágio juvenil, desenvolvem-se nos artrópodes. Eles possuem uma probóscide cilíndrica invaginável com espinhos, com a qual se agarram à parede intestinal de seu hospedeiro. Não possuem um trato digestivo e, assim, precisam absorver todos os nutrientes por meio do seu tegumento.

A evidência molecular e uma epiderme sincicial eutélica sugerem uma afinidade filogenética dos acantocéfalos e rotíferos e, portanto, uma origem Gnathifera dos acantocéfalos, o que requer a perda evolutiva das mandíbulas em uma linhagem ancestral dos acantocéfalos.

Os membros do filo Mesozoa são animais com uma organização corpórea muito simples, e são parasitos do rim de moluscos cefalópodes (classe Rhombozoa) e vários outros grupos de invertebrados (classe Orthonectida). Eles têm apenas duas camadas celulares, não homólogas aos folhetos germinativos dos metazoários superiores. Têm ciclos de vida complicados, ainda não bem compreendidos. Sua organização simples poderia ser derivada de um ancestral mais complexo de aspecto semelhante ao de um platelminto.

Questões de revisão

1. Por que a simetria bilateral tem valor adaptativo para os animais que se locomovem ativamente?
2. Associe os termos da coluna à direita com as classes da coluna à esquerda:

_____ Turbellaria
_____ Monogenea
_____ Trematoda
_____ Cestoda
a. Endoparasito
b. De vida livre e comensal
c. Ectoparasito

3. Descreva o plano corpóreo geral de um turbelário.
4. Faça a distinção entre os dois mecanismos mediante os quais os platelmintos fornecem vitelo aos seus embriões. Qual dos mecanismos é evolutivamente ancestral e qual é derivado?
5. O que comem as planárias (platelmintos tricládidos) e como digerem o alimento?
6. Descreva sucintamente o sistema osmorregulador, o sistema nervoso e os órgãos sensoriais dos turbelários, trematódeos e cestódios.
7. Compare a reprodução assexuada entre os turbelários tricládidos, os Trematoda e os Cestoda.
8. Compare o ciclo de vida típico de um monogêneo com o de um trematódeo digêneo.
9. Descreva e compare o tegumento da maioria dos turbelários com o das outras classes de platelmintos. O tegumento oferece alguma evidência de que os trematódeos, os monogêneos e os cestódios formam um clado dentro dos Platyhelminthes? Por quê?
10. Responda às seguintes questões relativas a *Clonorchis* e *Schistosoma*: (a) Como os seres humanos são infectados,? (b) Qual é a área de distribuição geográfica geral desses grupos? (c) Quais são as principais afecções produzidas?
11. Por que a *Taenia solium* causa uma infecção mais perigosa que a *Taenia saginata*?
12. Quais são os dois cestódios que podem usar os seres humanos como hospedeiros intermediários?
13. Defina cada um dos seguintes termos relativos aos cestódios: escólex, microtricos, proglótides e estróbilo.
14. Quais são algumas das vantagens adaptativas de um pseudocelo em comparação com uma condição celomada?
15. Algumas evidências recentes sugerem que os membros dos Acoelomorpha constituem o grupo-irmão de todos os outros Bilateria. Em que se diferenciam os membros desse grupo dos típicos protostômios?
16. Quais características unem os membros do clado Gnathifera?
17. Quais características unem os rotíferos e os acantocéfalos como membros do clado Syndermata?
18. Qual *habitat* é compartilhado pelos Micrognathozoa e Gnathostomulida?
19. Qual é o tamanho normal de um rotífero, onde é encontrado e quais são suas características principais?
20. Explique a diferença entre os ovos mícticos e amícticos dos rotíferos. Qual é o valor adaptativo de cada?
21. O que é eutélio?
22. Descreva os principais recursos do corpo do acantocéfalo.
23. Como os acantocéfalos alimentam-se?
24. O ancestral evolutivo dos acantocéfalos é desconhecido. Descreva algumas características dos acantocéfalos que demonstrem por que é surpreendente que sejam derivados dos rotíferos.
25. O quão grandes são os gastrótricos, gnatostomúlidos e micrognathozoa?
26. Quantos tipos de mesozoários existem e onde você poderia encontra-los?

Para aprofundar seu raciocínio. Como poderia evoluir um endoparasito a partir de um ancestral de vida livre? Que outros modos de vida (p. ex., simbionte, comensal, ectoparasito) você poderia prever como parte da transição?

Referências selecionadas

Baguñà, J., and M. Ruitort. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of acoelomorph flatworms. Bioessays **26:**1046–1057. *Evidência genética e morfológica para acelomorfos que divergem precocemente de animais bilateralmente simétricos.*

Brooks, D. R. 1989. The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. J. Parasitol. **75:**606-616. *Análise cladística de vermes achatados parasitários.*

Desowitz, R. S. 1981. New Guinea tapeworms and Jewish grandmothers. New York, W. W. Norton & Company. *Relatos de parasitas e doenças parasitárias de seres humanos. Agradável e instrutivo. Recomendado para todos os estudantes.*

Giribet, G., M. V. Sorenson, P. Funch, R. M. Kristensen, and W. Sterrer. 2004. Investigations into the phylogenetic position of Micrognathozoa using four molecular *loci*. Cladistics **20:**1-13. *A pesquisa embasa a exclusão dos micrognathozoários de qualquer filo.*

Hanelt, B., D. Van Schyndel, C. M. Adema, L. L. Lewis, and E. S. Loker. 1996. The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis. Mol. Biol. Evol. **13:**1187–1191. *Os mesozoários Orthonectida alinham-se com animais triploblásticos e não formam o táxon-irmão dos rhombozoários.*

Kobayashi, M., H. Furuya, and P. W. H. Holland. 1999. Dicyemids are higher animals. Nature **401:**762. *A análise sequencial do gene para a proteína Hox evidencia que os mesozoários são membros do superfilo Lophotrochozoa e são derivados de um ancestral mais complexo que passou por simplificação durante sua evolução parasitária.*

Kristensen, R. M. 2002. An introduction to Loricifera, Cycliophora, and Micrognathozoa. Integ. and Comp. Biol. **42:**641-651. *Uma descrição clara e informativa de grupos de animais pouco conhecidos.*

Rieger, R. M., and S. Tyler. 1995. Sister-group relationship of Gnathostomulida and Rotifera-Acanthocephala. Invert. Biol. **114:**186-188. *Evidência que os gnathostomulidas são o grupo-irmão de um clado que contém rotíferos e acantocéfalos.*

Roberts, L. S., and J. Janovy, Jr. 2005. G. D. Schmidt and L. S. Roberts's foundations of parasitology, ed. 7. Dubuque, Iowa, McGraw-Hill Higher Education. *Relatos legíveis e atualizados de vermes achatados parasitários.*

Ruiz-Trillo, I., M. Ruitort, H. M. Fourcade, J. Baguñà, and J. L. Boore. 2004. Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of the Platyhelminthes. Mol. Phylogen. Evol. **33:**321-332. *Evidência que os acelomorfos são o táxon-irmão para os Bilateria restantes.*

Strickland, G. T. 2000. Hunter's tropical medicine and emerging infectious diseases, ed. 8. Philadelphia, W. B. Saunders Company. *Uma fonte valiosa de informações sobre parasitas de importância médica.*

Telford, M. J., A. E. Lockyear, C. Cartwright-Finch, and D. T. J. Littlewood. 2003. Combined large and small subunit ribosomal RNA phylogenies support a basal position of the acoelomate flatworms. Proc. R. Soc. London B **270:**1077–1083. *Análise da evidência molecular que levou à exclusão dos Acoela dos Platelmintos.*

Tyler, S., and M. S. Tyler. 1997. Origin of the epidermis in parasitic Platyhelminthes. Int. J. Parasit. **27:**715-738. *Descrições da substituição epidérmica como formas de tegumento no Neodermata.*

Wallace, R. L. 2002. Rotifers: exquisite metazoans. Integ. and Comp. Biol. **42:**660-667. *Este texto resume os trabalhos recentes sobre os rotíferos, mas pressupõe conhecimento básico do grupo.*

Witek, A., H. Herlyn, A. Meyer, L. Boell, G. Bucher, and T. Hankeln. 2008. EST-based phylogenomics of Syndermata questions monophyly of Eurotatoria. BMC Evolutionary Biology **8:**345. *Novos dados sequenciais sugerem que os acantocéfalos são o táxon-irmão dos rotíferos bdeloides.*

* N.T.: Há 160 espécies registradas para o Brasil.

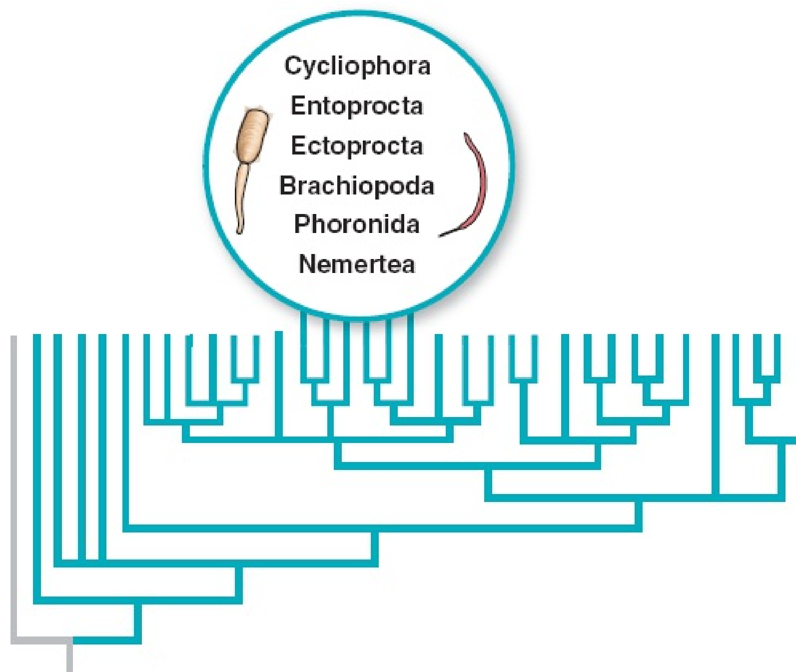
[1] Welch, M. D. B. 2000. Invert. Biol. **119:**17-26

CAPÍTULO 15

Polyzoa e Kryptrochozoa



Ectoproctos (*Bugula neritina*) e outros animais incrustando o casco de uma embarcação.



Alguns experimentos em evolução

O início do período Cambriano, há cerca de 570 milhões de anos, foi o período mais fértil da história evolutiva. Por 3 bilhões de anos antes daquele período, a evolução havia forjado nada mais do que algumas bactérias e algas cianofícias. Então, em um espaço de alguns milhões de anos, todos os grandes filos, e provavelmente todos os filos menores, estabeleceram-se. Essa foi a explosão cambriana, o maior "*bang*" evolutivo que o mundo já conheceu.* De fato, o registro fóssil sugere que existiram mais filos na Era Paleozoica do que existem agora, mas alguns desapareceram durante os grandes eventos de extinção que pontuaram a evolução da vida na Terra. A maior dessas rupturas foi a extinção do Permiano, há cerca de 230 milhões de anos. Assim, a evolução levou a muitos "modelos experimentais". Alguns desses modelos falharam porque não foram capazes de sobreviver às condições mutáveis. Outros deram origem a espécies dominantes abundantes e a indivíduos que habitam o mundo hoje. Alguns persistiram com pequenos números de espécies, vivendo em *habitats* muito especializados – por exemplo, nos lábios das lagostas. As formas estranhas e as estruturas de alimentação incomuns de muitos desses animais os fazem parecer mais personagens de ficção científica do que da realidade.

Os três filos – Phoronida, Ectoprocta e Brachiopoda – possuem uma coroa de tentáculos ciliados, chamado lofóforo, que usam para capturar alimentos e na respiração. Os braquiópodes eram abundantes na era Paleozoica, mas começaram a declinar a partir de então. O filo Ectoprocta surgiu no período Cambriano, difundiu-se na era Paleozoica, e permanece um grupo prevalente até hoje. A evidência filogenética indica que os lofóforos evoluíram mais de uma vez.

Os seis filos descritos neste capítulo são protostômios lofotrocozoários. O nome Lophotrochozoa foi desenvolvido pela fusão de termos de duas características presentes em muitos animais desse grupo: o lofóforo e o trocóforo. Um **lofóforo** (Gr. *lophas,* crista ou tufo, + *phorein,* para carregar) é uma coroa de tentáculos coberta com cílios nascida de uma crista ou dobra da parede do corpo. É um dispositivo de alimentação eficiente. A cavidade dentro do lofóforo é parte do celoma e é preenchida com fluido celômico. As paredes finas e ciliadas do lofóforo agem como uma superfície respiratória para troca de gases entre a água do ambiente e o fluido celômico. Um lofóforo normalmente pode ser estendido para alimentação e respiração e retraído para proteção.

Os três filos de animais possuem um lofóforo: Ectoprocta, Brachiopoda e Phoronida. Essa característica comum indica uma ancestralidade compartilhada? A maioria das evidências sugere que não. Uma análise detalhada da estrutura e função do lofóforo[1] indica que ele evoluiu duas vezes, uma vez em Ectoprocta e outra no ancestral comum de Brachiopoda e Phoronida. Os Ectoprocta foram colocados no clado com dois outros táxons que possuem tentáculos ciliados (Cycliophora e Entoprocta). Esses três táxons formam um clado chamado Polyzoa (Figura 15.1). Brachiopoda e Phoronida são unidos em um clado chamado Brachiozoa (Figura 15.1). O táxon-irmão de Brachiozoa difere nas análises filogenéticas, mas representamos Nemertea nessa posição. Os nemertinos são vermes marinhos, alongados e finos com uma forma incomum de capturar presas (ver adiante). Os três táxons formam um clado chamado Kryptrochozoa (Gr. *kryptos,* escondido, + *trochos,* roda, + *zoa,* animal) que é incorporado a um clado maior chamado Trochozoa (Figura 15.1). Os membros restantes do Trochozoa, Mollusca, Annelida e Sipuncula, são abordados nos Capítulos 16 e 17. O termo "troch" do nome Trochozoa refere-se a uma parte de uma larva trocófora. Uma trocófora é um estágio larval de alimentação livre-nadante que possui um anel de grandes células ciliadas em frente à boca (ver Figura 16.7). Esse anel de células é chamado de "prototroch" e é usado, principalmente, para locomoção, embora possa desempenhar um papel na alimentação. O estágio trocóforo é óbvio no desenvolvimento dos moluscos, anelídeos e sipunculídeos, entre outros táxons. Existe algum trocóforo no ciclo de vida dos criptrocozoários? Como sugere o nome, as formas larvais desse grupo podem ser trocóforos modificados, portando um conjunto de cílios ou um "prototroch" escondido. Embora esteja além do escopo deste texto uma discussão aprofundada sobre as formas larvais, há muitos biólogos renomados que consideram algumas dessas larvas muito além de "modificadas". Os padrões de desenvolvimento, características moleculares e morfologias dos animais abordados estão todos sendo estudados em detalhes; sendo assim, as relações evolutivas dos lofotrocozoários podem mudar. Esse anel de células é chamado de "prototroch" e é usado, principalmente, para locomoção, embora possa desempenhar um papel na alimentação. O estágio trocóforo é óbvio no desenvolvimento dos moluscos, anelídeos e sipunculáceos, entre outros táxons. Há algum trocóforo no ciclo de vida dos criptrocozoários? Como sugere o nome, as formas larvais desse grupo podem ser trocóforos modificados, carregando um conjunto de cílios ou um "prototroch" escondido. Embora esteja além do escopo deste texto uma discussão aprofundada sobre

as formas larvais, há muitos biólogos renomados que consideram algumas dessas larvas muito além de "modificadas". Os padrões de desenvolvimento, características moleculares e morfologias dos animais abordados estão todos sendo estudados em detalhes; sendo assim, as relações evolutivas dos lofotrocozoários pode mudar.

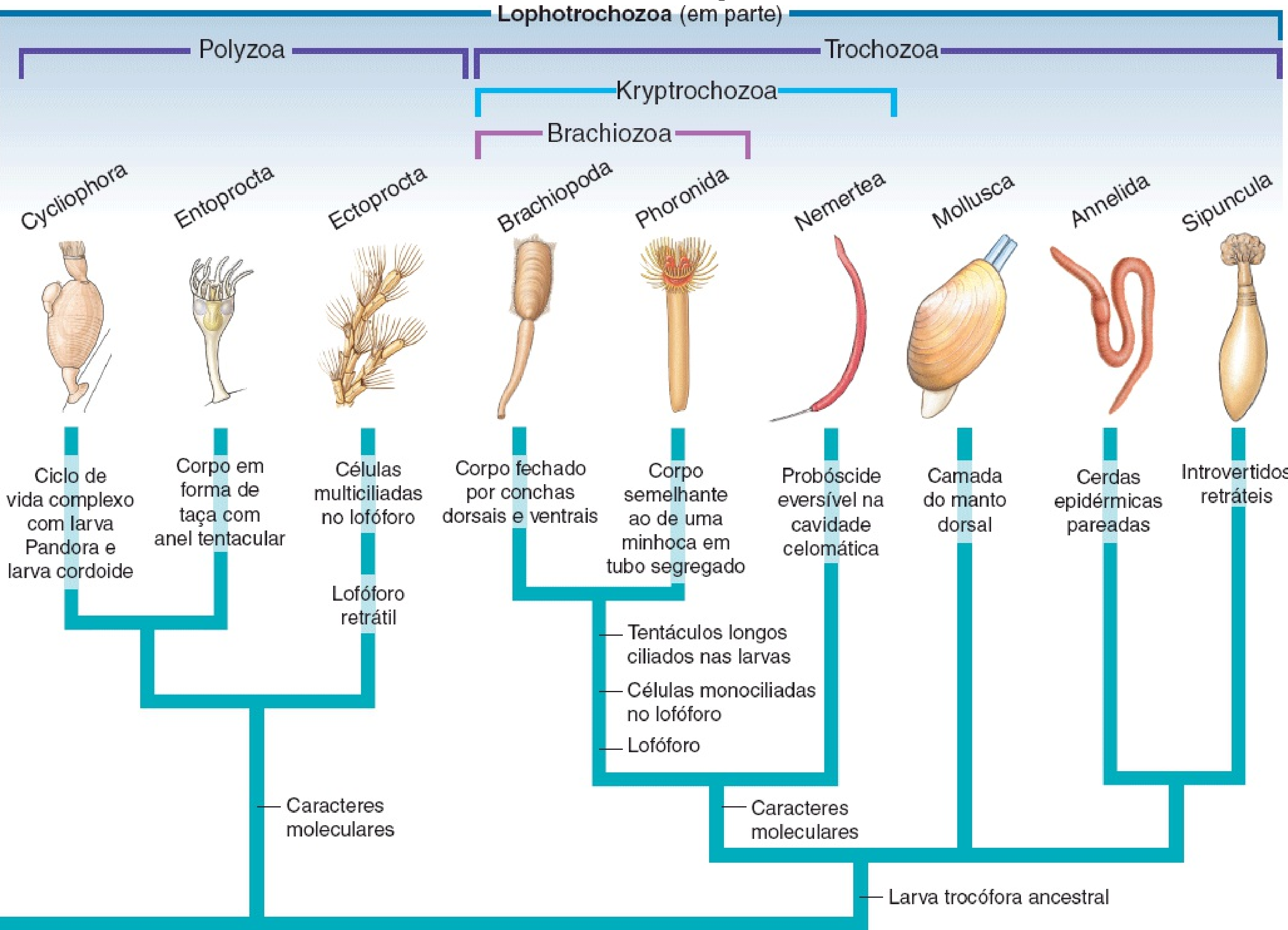


Figura 15.1 Proposta de relação entre membros dos grupos Polyzoa e Kryptochozoa. Os caracteres foram modificados em relação àqueles de Nielsen (2002) e Brusca e Brusca (2003).

Há vários modos de valorar a diversidade biológica, mas aqueles que procuram por valores práticos ou econômicos não precisam ir além das propriedades e compostos anticancerígenos extraídos de uma ampla gama de invertebrados marinhos. O briozoário *Bugula neritina*, ilustrado anteriormente, é a fonte da briostatina-1, um tratamento para tumores e linfomas. A briostatina é produzida, na realidade, por uma bactéria simbionte de *B. neritina*, chamada *Candidatus endobugula sertula*, mas a bactéria não pode ser cultivada fora do hospedeiro. Outros compostos anticancerígenos são derivados das esponjas (p. ex., discodermolida), corais (p. ex., análogos da eleuterobina), tunicados (p. ex., ecteinascidina), bivalves (p. ex., espisulosina) e pepinos-do-mar (p. ex., calcigerosídeo B). Esses organismos citados estão entre os invertebrados marinhos mais conhecidos, então nos perguntamos quais compostos únicos serão descobertos nos animais discutidos neste capítulo. Muitos animais tratados aqui são estudados apenas por especialistas, e assim seu potencial pode estar inexplorado. Sabemos tão pouco a respeito de seu papel na manutenção da saúde dos oceanos (serviços ecossistêmicos) quanto sobre suas inovações bioquímicas.

CLADO POLYZOA

O clado Polyzoa une os ciclióforos aos entoproctos e ectoproctos, também chamados de briozoários (Figura 15.1). Essa união é hoje embasada pelos estudos filogenéticos usando genes múltiplos, mas uma relação mais próxima entre os Ectoprocta e os Entoprocta foi proposta em bases morfológicas há 40 anos. Os Cycliophora não foram descobertos até 1995, por isso não teriam sido incluídos naqueles estudos iniciais, mas semelhanças com os entroproctos foram notadas quando os animais foram

descritos pela primeira vez. Os animais pequeninos nesses três filos têm incríveis estruturas corporais e ciclos de vida.

FILO CYCLIOPHORA

Em dezembro de 1995, P. Funch e R. M. Kristensen informaram a descoberta de algumas pequenas criaturas, muito estranhas, agarradas em partes da boca da lagosta da Noruega (*Nephrops norvegicus*). Os animais eram diminutos, medindo apenas 0,35 mm de comprimento e 0,10 mm de largura, e não se encaixavam em qualquer filo conhecido. Eles foram nomeados *Symbion pandora*, os primeiros membros do filo Cycliophora (Figura 15.2).

Os Cycliophora têm um *habitat* muito especializado: eles vivem em partes da boca de crustáceos decápodes marinhos no Hemisfério Norte. Eles se fixam às cerdas de partes bucais com um disco adesivo na extremidade de um pedúnculo acelular. Eles se alimentam coletando bactérias ou partículas de alimento soltas pela lagosta hospedeira, em um anel de cílios compostos que circunda a boca.

O plano corpóreo é relativamente simples. A boca leva a um tubo digestivo em forma de U, que termina em um ânus que se abre para fora do anel ciliado. O corpo é acelomado. A epiderme é celular e recoberta por uma cutícula.

O ciclo de vida apresenta fases sexuada e assexuada. Os animais que se alimentam produzem brotos internos, denominados larvas Pandora, que, após serem liberadas, tornam-se novos indivíduos tróficos. Os clones ocupam rapidamente as áreas livres nas peças bucais da lagosta. O brotamento interno é também utilizado para formar um novo sistema de alimentação e digestivo para um animal que se alimenta – o sistema existente se degenera e é substituído por um novo a partir do broto interno.

Como um prelúdio à reprodução sexuada, as larvas machos ou fêmeas são produzidas. A larva macho é liberada de um indivíduo que se alimenta e assenta-se sobre outro animal que abriga uma larva fêmea. A larva macho produz machos secundários contendo órgãos reprodutores; a fertilização interna ocorre à medida que um macho secundário copula com uma larva fêmea que deixa o corpo do animal que se alimenta. Uma vez que o óvulo da fêmea é fertilizado, uma larva cordoide desenvolve-se dentro do corpo do organismo-mãe, consumindo-o. A larva cordoide nada para uma nova lagosta hospedeira, onde ela forma um animal que se alimenta por brotamento interno. Este último forma, então, clone de um animal que se alimenta por brotamento interno.

FILO ENTOPROCTA

O Entoprocta (Gr. *entos*, dentro, + *proktos*, ânus) é um pequeno filo de cerca de 150 espécies de animais diminutos e sésseis que superficialmente se assemelham aos cnidários hidroides, mas têm tentáculos ciliados que tendem a se curvar para dentro (Figura 15.3B e C). A maioria dos entoproctos é microscópica, e nenhum deles ultrapassa 5 mm de comprimento. Podem ser solitários ou coloniais, mas todos são pedunculados e sésseis. Todos se alimentam por meio de mecanismos ciliares.

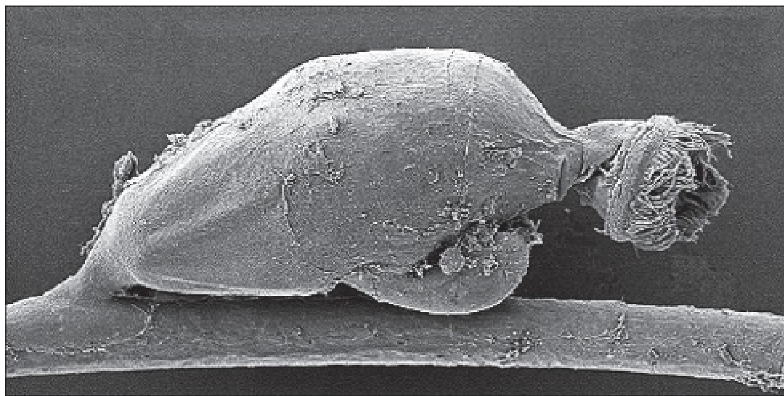


Figura 15.2 *Symbion pandora,* um Cycliophora que vive em cerdas nas peças bucais de lagosta.

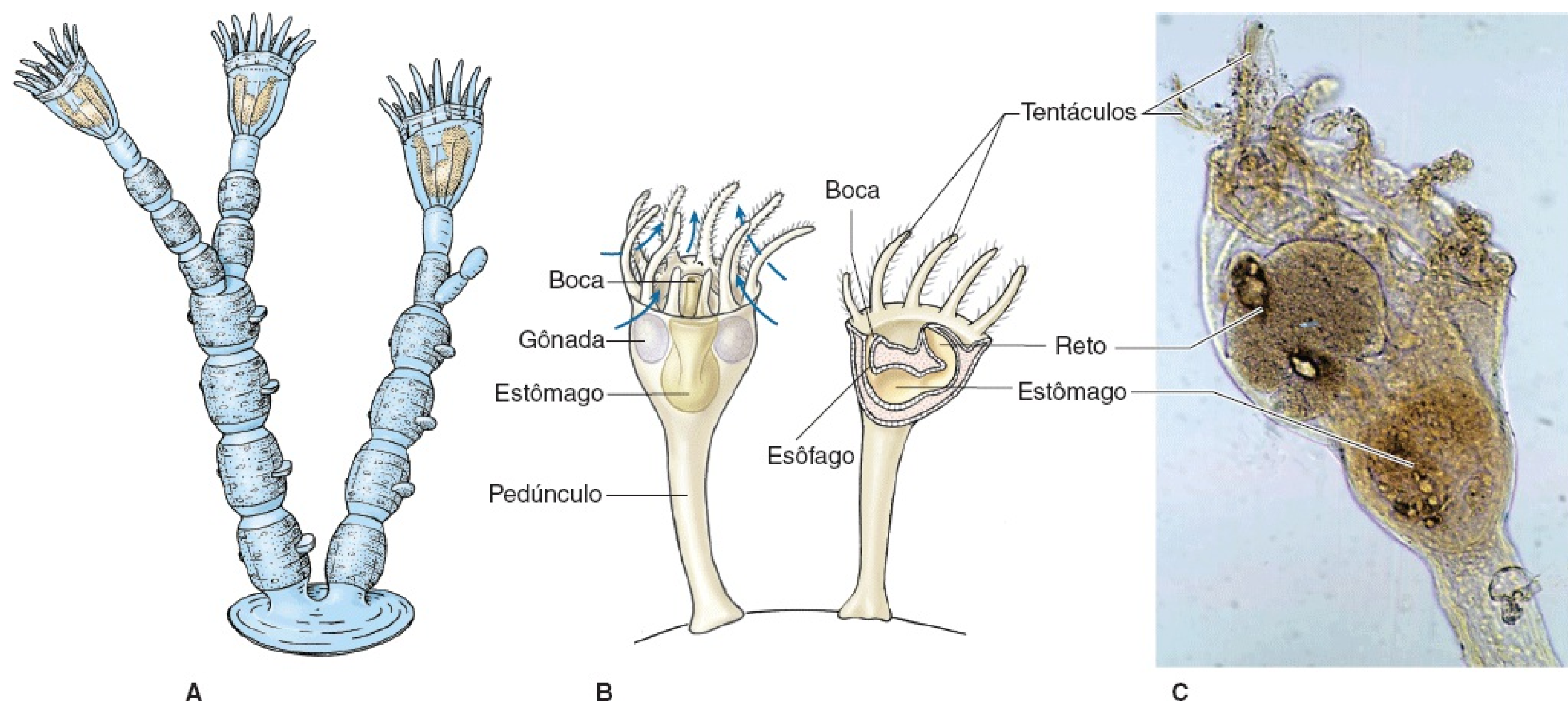


Figura 15.3 A. *Urnatella*, um entoprocto de água doce, forma colônias pequenas de dois ou três pedúnculos sobre uma placa basal. **B.** *Loxosomella*, um entoprocto solitário. As setas azuis indicam a direção do movimento da água; o fluxo acontece na direção oposta àquela que ocorre nos lofoforados, como os briozoários. Os entoproctos solitários e coloniais podem reproduzir-se assexuadamente por brotamento, assim como sexuadamente. **C.** Uma *Loxosomella* viva.

Com a exceção do gênero *Urnatella* (L. *urna*, urna, + *ellus*, sufixo diminutivo), que ocorre em água doce, todos os entoproctos são formas marinhas com ampla distribuição, desde as regiões polares até os trópicos. A maioria das espécies marinhas está restrita às águas costeiras e salobras e, frequentemente, cresce sobre conchas e algas. Alguns são comensais de vermes anelídeos marinhos. Os entoproctos ocorrem desde a zona entremarés até profundidades de cerca de 500 m. Os entoproctos de água doce ocorrem na face inferior de rochas em água corrente. *Urnatella gracilis* é a única espécie de água doce comum na América do Norte (Figura 15.3A).

Forma e função

O corpo, ou **cálice**, de um entoprocto tem a forma de um cálice, com uma coroa ou círculo de tentáculos ciliados, e pode estar fixo ao substrato por um pedúnculo único e um disco de fixação com glândulas adesivas, como nos solitários *Loxosoma* e *Loxosomella* (Gr. *loxos*, curvo, + *soma*, corpo) (Figura 15.3B), ou por dois ou mais pedúnculos nas formas coloniais. O movimento é geralmente restrito nos entoproctos, mas *Loxosoma*, que vive nos tubos de anelídeos marinhos, é bastante ativo, movendo-se livremente sobre o anelídeo e seu tubo.

A parede do corpo consiste em uma cutícula, uma epiderme celular e músculos longitudinais. Os tentáculos e o pedúnculo são prolongamentos da parede corporal. Os 8 a 30 tentáculos que compõem a coroa são ciliados em suas superfícies laterais e internas, e cada um pode mover-se individualmente. Os tentáculos podem enrolar-se para dentro, para cobrir e proteger a boca e o ânus, mas não podem ser retraídos para dentro do cálice. O intestino tem forma de U e é ciliado, e tanto a boca como o ânus abrem-se dentro do círculo de tentáculos. Os entoproctos são **suspensívoros** que se alimentam por meio de mecanismos ciliares. Os longos cílios nas laterais dos tentáculos mantêm uma corrente de água que flui por entre os tentáculos e que contém protozoários, diatomáceas e partículas de detrito. Os cílios curtos nas superfícies internas dos tentáculos capturam o alimento e o dirigem para baixo, em direção à boca. A digestão e a absorção ocorrem dentro do estômago e do intestino antes da eliminação dos dejetos pelo ânus.

A pseudocele é amplamente preenchida por um parênquima gelatinoso, no qual estão embebidos um par de protonefrídios (bulbos-flama) e seus tubos, que se unem e abrem-se próximo à boca. Há um **gânglio nervoso** bem desenvolvido na região ventral do estômago, e a superfície do corpo tem cerdas e poros sensoriais. Os órgãos circulatórios e respiratórios estão ausentes. As trocas gasosas ocorrem através da superfície do corpo, provavelmente em grande parte nos tentáculos.

Algumas espécies são dioicas, mas muitas são monoicas, a maioria sendo frequentemente hermafrodita protândrica, isto é, a gônada primeiramente produz espermatozoides e, posteriormente, óvulos. As formas coloniais podem apresentar zooides monoicos ou dioicos, e as colônias podem conter zooides de ambos os sexos. Os gonodutos abrem-se dentro do círculo de tentáculos.

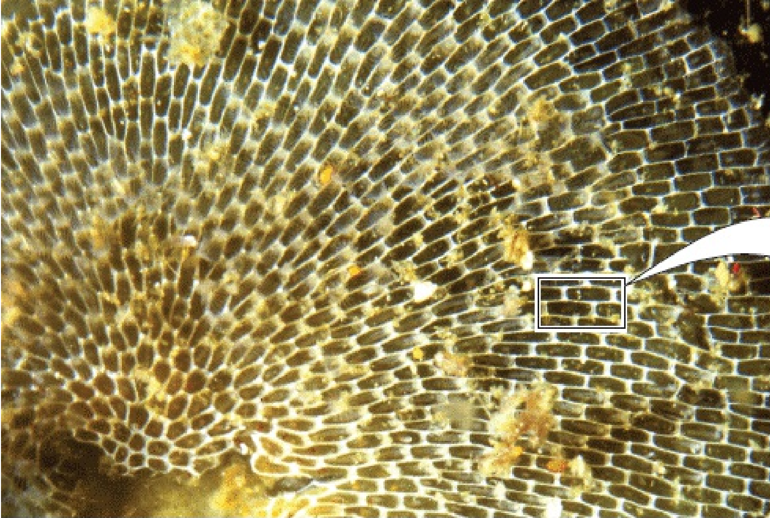
Os ovos fertilizados desenvolvem-se em uma depressão, ou bolsa incubadora, entre o gonóporo e o ânus. Os entoproctos têm um padrão de clivagem espiral modificada, com blastômeros em mosaico. O embrião sofre gastrulação por invaginação. O mesoderma desenvolve-se a partir da célula 4d (ver Capítulo 8). A larva, semelhante a uma trocófora (ver Capítulo 16), é ciliada e livre-nadante. Ela apresenta um tufo apical de cílios na extremidade anterior e um cinturão ciliado ao redor da margem ventral do corpo. A larva acaba assentando-se no substrato e metamorfoseando-se em um zooide adulto.

FILO ECTOPROCTA (BRYOZOA)

Ectoprocta (Gr. *ektos*, externo, + *proktos*, ânus) inclui animais aquáticos que frequentemente formam incrustações sobre superfícies duras. A maioria das espécies é séssil, embora algumas deslizem lentamente e outras rastejem ativamente sobre as superfícies que habitam. Com raríssimas exceções, são animais que formam colônias. Cada membro da colônia é pequeno, tipicamente menor que 0,5 mm. Os membros da colônia, denominados **zooides**, alimentam-se distendendo seus lofóforos na água circundante para captar partículas diminutas de alimento. Os zooides secretam pequenas câmaras dentro das quais eles vivem, formando, desse modo, um exoesqueleto (Figura 15.4). Dependendo da espécie, o exoesqueleto, ou **zoécio**, pode ser gelatinoso, quitinoso ou enrijecido com cálcio, podendo estar impregnado com areia. Seu aspecto pode ser em forma de caixa ou vaso, oval ou tubular.

Os ectoproctos deixaram um rico registro fóssil desde o período Ordoviciano e são diversos e abundantes atualmente. Há cerca de 4.500 espécies atuais, as quais ocupam tanto *habitats* de água doce como marinhos, principalmente em águas rasas.

Algumas colônias formam incrustações viscosas sobre algas, conchas e rochas; outras formam aglomerados indistintos ou emaranhados, ou colônias ramificadas eretas que se assemelham a algas (Figura 15.5). Alguns ectoproctos podem ser facilmente confundidos com hidroides, mas podem ser distinguidos, sob microscópio, acompanhando-se o movimento de partículas ou corante ao longo do lofóforo. Diferentemente dos tentáculos dos cnidários, o lofóforo tem cílios que geram uma corrente de água. Apesar de os zooides serem diminutos, frequentemente as colônias atingem vários centímetros de diâmetro; algumas colônias incrustantes podem ter 1 m ou mais de largura, e formas eretas podem atingir 30 cm ou mais de altura. As formas marinhas exploram todos os tipos de substratos firmes, como conchas, rochas, algas pardas de grandes dimensões, raízes de mangues, cascos de embarcações e até mesmo o fundo de *icebergs*! Ectoproctos de água doce podem formar colônias com aspecto de musgo sobre talos de vegetais ou sobre rochas, geralmente em lagoas ou poças rasas. Em algumas formas de água doce, os indivíduos são sustentados por estolões finamente ramificados, que formam delicados traçados na face inferior de rochas ou vegetais. Outros ectoproctos de água doce encontram-se imersos em grandes massas de material gelatinoso.



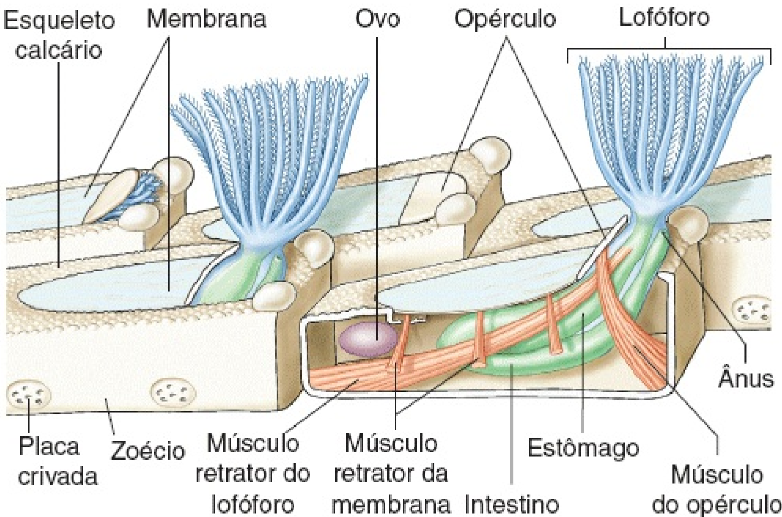


Figura 15.4 A. Uma colônia de *Membranipora*, um briozoário (Ectoprocta) marinho incrustante. Cada pequeno zoécio oblongo é o habitáculo calcário de um zooide. **B.** Porção de uma colônia de um briozoário incrustante. Dois zooides estão ilustrados com os lofóforos distendidos a partir de suas câmaras, os zoécios. Os diminutos zooides

projetam-se para fora a fim de capturar o alimento com sua coroa de tentáculos, retraindo-se rapidamente ante à mínima perturbação. A boca localiza-se dentro do anel do lofóforo, mas o ânus situa-se externamente a ele.

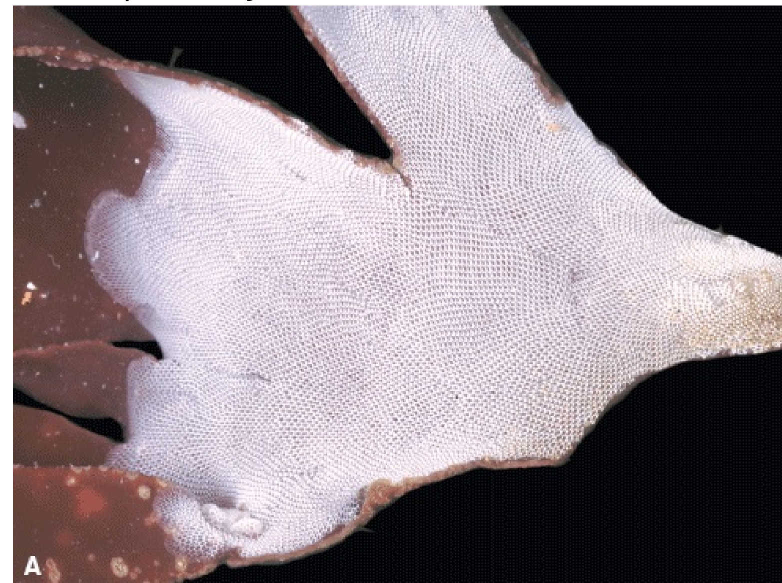




Figura 15.5 Colônias de ectoproctos marinhos. **A.** Os zooides são incrustantes nessa colônia rendada de *Membranipora tuberculata*. **B.** *Bugula neritina* com colônias eretas e ramificadas.

Durante muito tempo, os ectoproctos foram chamados de briozoários ou “animais-musgo” (Gr. *bryon*, musgo, + *zōon*, animal), uma denominação que originalmente incluía, também, os Entoprocta. Entretanto, devido ao fato de os entoproctos apresentarem o ânus localizado no interior da coroa de tentáculos, eles têm sido geralmente separados dos ectoproctos, os quais, à semelhança dos demais lofoforados, apresentam o ânus fora do círculo de tentáculos. Muitos autores continuam utilizando o nome “Bryozoa”, mas excluem os entoproctos desse grupo.

Forma e função

Cada um dos membros da colônia vive em uma diminuta câmara, denominada zoécio, que é secretada pela epiderme (Figura 15.4). Cada **zooide** consiste em um polipídio captador de alimento e um cistídio, que forma a câmara. O **polipídio** inclui o lofóforo, o trato digestivo, os músculos e os centros nervosos. Juntamente com o exoesqueleto secretado, ou zoécio, o **cistídio** constitui a parede do corpo do animal.

Os polipídios vivem uma existência do tipo caixa-surpresa (brinquedo de mola), saltando para se alimentar, mas à menor perturbação, rapidamente retraem-se para dentro de sua pequena câmara, que frequentemente contém um diminuto alçapão (opérculo), que se fecha para esconder seu ocupante (Figura 15.4). Para distender a coroa de tentáculos, determinados músculos contraem-se causando um aumento da pressão hidrostática no interior da cavidade do corpo. Essa pressão empurra o lofóforo para fora por meio de um mecanismo hidráulico. Outros músculos podem se contrair para retrair a coroa para a segurança com grande rapidez.

Quando está se alimentando, o animal projeta o lofóforo e distende os tentáculos formando um funil. Os cílios dos tentáculos criam um fluxo de água para dentro do funil e para fora, por entre os tentáculos. As partículas de alimento capturadas pelos cílios no funil são levadas para dentro da boca, tanto pela ação de um bombeamento da faringe muscular como pela ação dos cílios ao longo dos tentáculos e na própria faringe. As partículas indesejáveis podem ser rejeitadas pela reversão da ação dos cílios, pela aproximação dos tentáculos ou pela retração de todo o lofóforo para o interior do zoécio. A crista do lofóforo tende a ser circular nos ectoproctos marinhos (Figura 15.6A) e em forma de U nas espécies de água doce (Figura 15.6B). Um septo divide a mesocele do lofóforo da metacele, que é maior e posterior. A protocele e o epístoma (uma aba que se projeta sobre a boca; ver Figura 15.10) ocorrem apenas nos ectoproctos de água doce.

A digestão no interior do tubo digestivo ciliado e em forma de U inicia-se extracelularmente no estômago e é concluída intracelularmente no intestino. O tubo digestivo é completo. Não há órgãos respiratórios, vasculares e excretores. A troca de

gases ocorre através da superfície do corpo, e, visto que os ectoproctos são animais pequenos, o fluido celomático é suficiente para o transporte interno. Em alguns deles, poros nas paredes de zooides vizinhos permitem a troca de materiais por toda a colônia através do fluido celomático, mas, em outros, um sistema funicular transporta lipídios e outros nutrientes através da colônia. Os celomócitos englobam e armazenam os materiais a serem excretados. Massa ganglionar e um anel nervoso circundam a faringe, mas não há órgãos sensoriais especializados.

A maioria das colônias tem indivíduos apenas tróficos, mas, em algumas espécies, há zooides especializados incapazes de se alimentar (coletivamente chamados heterozooides). Um tipo de zooide modificado (denominado *aviculário*) assemelha-se a um bico de ave e ataca pequenos organismos invasores que poderiam se fixar sobre a colônia. Um outro tipo (denominado *vibráculo*) tem uma longa cerda que, aparentemente, auxilia a varrer para longe as partículas estranhas (Figura 15.6A).

A maioria dos ectoproctos é hermafrodita. Algumas espécies liberam os óvulos na água do mar, mas a maioria incuba os zigotos, alguns no interior do celoma e alguns externamente em uma câmara incubadora, denominada ovicele, que é um zoécio modificado no qual o embrião se desenvolve. Em alguns casos, vários embriões proliferam assexuadamente a partir do embrião inicial, em um processo chamado **poliembrionia**. A clivagem é radial, mas o desenvolvimento ocorre, aparentemente, em mosaico. Pouco se sabe a respeito da derivação do mesoderma. As larvas das espécies não incubadoras têm um tubo digestivo funcional e nadam por uns poucos meses antes do assentamento; as larvas das espécies incubadoras não se alimentam, fixando-se ao substrato após uma breve existência livre-nadante. Elas aderem ao substrato por meio de secreções de um **saco adesivo**, sofrendo, então, metamorfose para a forma adulta.

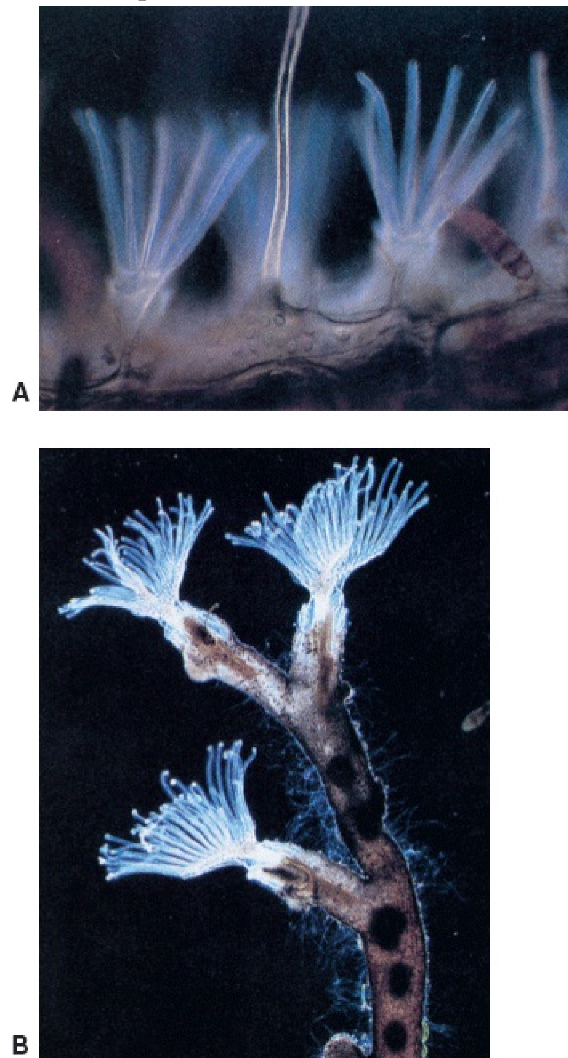


Figura 15.6 A. Lofóforo ciliado de *Electra pilosa*, um ectoprocto marinho. O tubo delgado central é a base de um vibráculo, um zooide modificado que varre a superfície da colônia. **B.** *Plumatella repens*, um briozoário de água doce (filo Ectoprocta). Ele cresce na face inferior das pedras e sobre a vegetação em lagos, lagoas e riachos.

Cada colônia origina-se a partir desse único zooide primário metamorfoseado, denominado **ancéstrula**. A ancéstrula sofre, então, um brotamento assexuado, produzindo os vários zooides de uma colônia. Os ectoproctos de água doce têm um

outro tipo de brotamento que produz **estatoblastos** (Figura 15.7), estruturas rígidas, resistentes e em forma de cápsulas, que contêm massa de células germinativas. Os estatoblastos são formados durante o verão e o outono. Quando a colônia morre ao final do outono, os estatoblastos permanecem e, na primavera, dão origem a novos polipídios e, eventualmente, a novas colônias.

CLADO KRYPTROCHOZOA

O táxon Trochozoa é composto de animais com larva trocófora, conforme discutido na seção de abertura deste capítulo. Nos Trochozoa, são unidos três táxons como Kryptrochozoa (Figura 15.1); o nome refere-se a um estágio larval trocóforo "escondido" ou altamente modificado, também descrito no início deste capítulo. O Kryptrochozoa abrange um grupo de vermes marinhos finos, chamados nemertinos, e dois outros táxons formam o clado Brachiozoa.

CLADO BRACHIOZOA

O clado Brachiozoa une os braquiópodes e os foronídeos; ambos os caracteres moleculares e as características morfológicas embasam este pareamento (Figura 15.1). Ambos os táxons possuem um lofóforo, embora um grupo não tenha casca e o outro seja vermiforme.

FILO BRACHIOPODA

O Brachiopoda (Gr. *brachiōn*, braço, + *pous*, *podos*, pé) é um grupo antigo. Apesar de existirem cerca de 325 espécies atuais, foram descritas cerca de 12.000 espécies fósseis, que um dia prosperaram nos mares das eras Paleozoica e Mesozoica. As formas modernas mudaram pouco em relação às mais antigas. O gênero *Lingula* (L. língua) (Figura 15.8A) é considerado um "fóssil vivo", tendo existido virtualmente sem alterações desde os tempos ordovicianos. A maioria das conchas dos braquiópodes modernos atinge entre 5 e 80 mm de comprimento, mas algumas formas fósseis chegaram a 30 cm.



Figura 15.7 Estatoblasto de *Cristatella*, um ectoprocto de água doce. O estatoblasto tem cerca de 1 mm de diâmetro com espinhos em forma de gancho.

Os braquiópodes são formas marinhas fixas e bentônicas que, na maioria, preferem águas rasas, embora ocorram em quase todas as profundidades oceânicas. Externamente, os braquiópodes assemelham-se aos moluscos bivalves devido a suas duas valvas em concha calcárias secretadas pelo manto. Na verdade, eles foram classificados como moluscos até meados do século 19, e seu nome faz referência aos braços do lofóforo, considerados, então, como homólogos ao pé dos moluscos. No entanto, os braquiópodes têm valvas dorsal e ventral, em vez de laterais direita e esquerda, como as dos moluscos bivalves. Além disso, diferentemente dos bivalves, a maioria ou se fixa diretamente ao substrato, ou o faz por meio de um pedúnculo carnoso denominado **pedicelo**. Alguns, como *Lingula*, vivem em galerias verticais escavadas na areia ou no lodo. Os músculos abrem e fecham as valvas, além de promoverem os movimentos do pedúnculo e dos tentáculos.

Na maioria dos braquiópodes, a valva ventral (pedicelar) é ligeiramente maior do que a dorsal (braquial), e uma das extremidades projeta-se na forma de um bico curto e pontudo, perfurado onde o pedúnculo carnoso passa através da concha para ancorar-se ao substrato (Figura 15.8B). Em muitos, a valva pedicelar tem a forma de uma lamparina de óleo clássica da Grécia e Roma antigas, de modo que, em alguns lugares, os braquiópodes são chamados de "conchas-lâmpada".

A estrutura da concha distingue as duas classes de braquiópodes. As valvas da concha dos Articulata têm uma dobradiça de conexão com um arranjo de encaixe do tipo dente-alvéolo, como em *Terebratella* (L. *terebratus*, orifício, + *ella*, sufixo

diminutivo); as valvas dos Inarticulata não têm dobradiça e são unidas apenas pela musculatura, como em *Lingula* e *Glottidia* (Gr. *glōttidos*, abertura da glote).

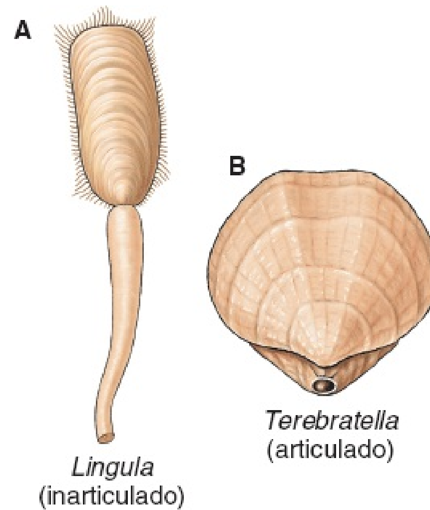


Figura 15.8 Braquiópodes. **A.** *Lingula*, um braquiópode inarticulado que normalmente ocupa uma galeria. O pedicelo contrátil pode retrair o corpo para o interior da galeria. **B.** *Terebratella*, um braquiópode articulado. As valvas têm uma articulação do tipo dente-alvéolo, e um pedicelo curto projeta-se através da valva pedicelar para ancorar-se ao substrato.

O corpo ocupa apenas a parte posterior do espaço entre as valvas (Figura 15.9), e as extensões da parede do corpo formam os lobos do manto que revestem e secretam a concha. O grande lofóforo em forma de ferradura, localizado na cavidade anterior do manto, tem tentáculos longos e ciliados, utilizados na respiração e na captura de alimento. As correntes de água promovidas por cílios transportam as partículas de alimento por entre as valvas entreabertas e por sobre o lofóforo. Os tentáculos capturam as partículas de alimento, e sulcos ciliados as conduzem ao longo dos braços do lofóforo até a boca. Os tratos de rejeição conduzem partículas indesejáveis ao lobo do manto, onde são carreadas por correntes ciliares. Os detritos orgânicos e certas algas constituem aparentemente as fontes principais de alimento. O lofóforo dos braquiópodes não produz apenas fluxos d'água para alimentação, como acontece nos outros lofoforados, mas também parece absorver nutrientes dissolvidos diretamente da água do mar circundante.

Há outras três cavidades celômicas, chamadas protocele, mesocele e metacele, mas a cavidade posterior (metacele) contém as vísceras. Um ou dois pares de nefrídios abrem-se no celoma e esvaziam-se na cavidade do manto. Os celomócitos, que ingerem rejeitos particulados, são expelidos pelos nefrídios. Há um sistema circulatório aberto com um coração contrátil. O lofóforo e o manto são, provavelmente, os sítios principais das trocas gasosas. Há um anel nervoso com um pequeno gânglio dorsal e um gânglio ventral maior.

A maioria das espécies tem sexos separados, e gônadas temporárias eliminam os gametas através dos nefrídios. A fertilização é externa na maioria, mas algumas espécies incubam os zigotos e os jovens.

A clivagem é radial e, pelo menos em alguns braquiópodes, a formação do celoma e do mesoderma é enterocélica. O blastóporo fecha, mas sua relação com a futura boca é incerta. Nos articulados, a metamorfose da larva ocorre após ela se fixar por meio do pedicelo. Nos inarticulados, os jovens assemelham-se a braquiópodes em miniatura, com um pedicelo espiralado na cavidade do manto. Não há metamorfose. Assim que a larva assenta, o pedicelo se fixa ao substrato e a vida como animal adulto tem início.

FILO PHORONIDA

O Filo Phoronida (L. *Phoronis*, na mitologia o epíteto de Io, transformada em uma novilha branca) inclui aproximadamente 20 espécies de animais pequenos e vermiformes. A maioria vive sobre o substrato abaixo das águas costeiras rasas, principalmente nos mares temperados. Eles variam de uns poucos milímetros até 30 cm de comprimento. Cada verme secreta um tubo coriáceo ou quitinoso no interior do qual se move livremente, mas que nunca abandona. Esses tubos podem ser ancorados isoladamente ou em massas emaranhadas sobre rochas, conchas e estacarias, ou então enterrados na areia. Eles distendem os tentáculos do lofóforo para a captura do alimento, mas, caso sejam perturbados, podem retrair-se completamente para dentro do tubo.

O lofóforo tem duas cristas paralelas em forma de ferradura, com a curvatura posicionada ventralmente e a boca localizada entre as duas cristas (Figura 15.10). Frequentemente, as projeções das cristas enrolam-se em espirais pares. Cada crista porta tentáculos ocos ciliados, os quais, à semelhança das próprias cristas, constituem extensões da parede do corpo.

Os cílios dos tentáculos dirigem uma corrente de água para um sulco entre as duas cristas, que conduz à boca. O plâncton e os detritos capturados nesse fluxo são aglutinados em muco e transportados pelos cílios até a boca. O ânus localiza-se dorsalmente em relação à boca, fora do lofóforo, com um nefridióporo em cada lado. A água que deixa o lofóforo passa sobre o ânus e os nefridióporos, levando os rejeitos para fora. Os cílios na área do estômago, do intestino em forma de U, auxiliam na movimentação do alimento.

A parede do corpo é formada por uma cutícula, pela epiderme e tanto pela musculatura longitudinal como pela circular. A protocele está presente como uma pequena cavidade no epístoma; ela se conecta à mesocele por meio de prolongamentos laterais do epístoma (Figura 15.10). A metacele é separada da mesocele por um septo. Os foronídeos têm um extenso sistema de vasos sanguíneos contráteis em um sistema circulatório funcionalmente (mas não tecnicamente) fechado. Eles não têm coração. O sangue contém hemoglobina no interior de células nucleadas. Há um par de metanefrídios. Um anel nervoso envia nervos aos tentáculos e à parede do corpo, mas o sistema é difuso e não tem um gânglio distinto que pudesse ser considerado um cérebro. Uma única fibra motora gigante estende-se pela epiderme, e um plexo nervoso epidérmico supre a parede do corpo e a epiderme.

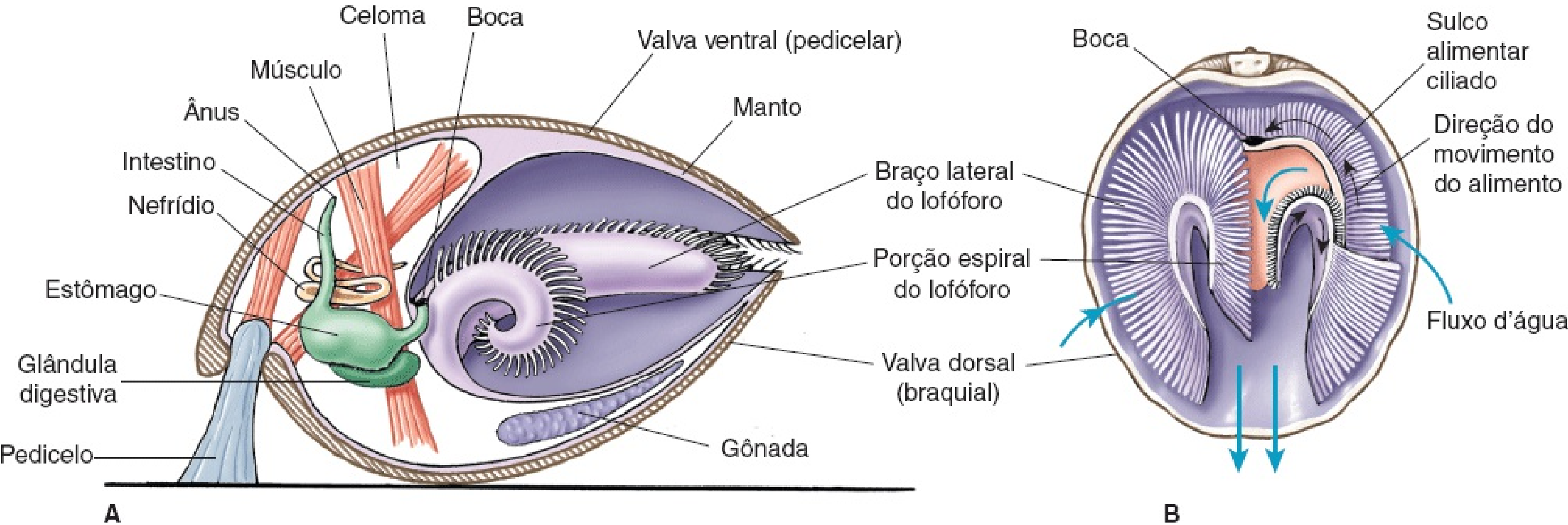


Figura 15.9 Filo Brachiopoda. **A.** Um braquiópode articulado (seção longitudinal). Note que o pedicelo projeta-se a partir da valva ventral, de modo que, quando está fixo a um substrato, o braquiópode articulado está "de cabeça para baixo", com sua valva ventral voltada para cima e a dorsal para baixo. **B.** Fluxos de água utilizados na captura de alimento e respiração. As setas maiores (em azul) mostram a água fluindo sobre o lofóforo; as setas menores (em preto) indicam o movimento do alimento em direção à boca no sulco alimentar ciliado.

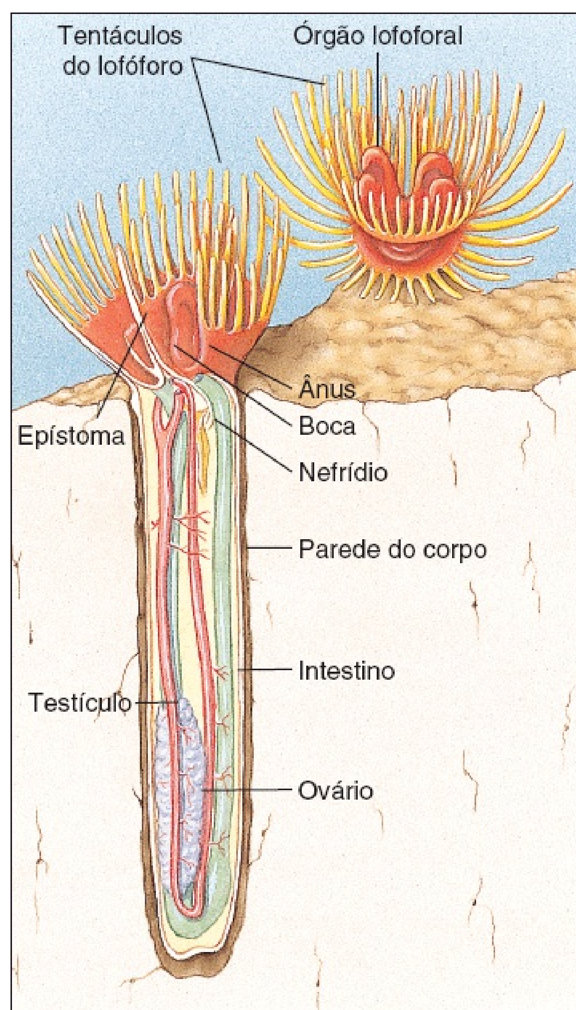


Figura 15.10 Diagrama da estrutura interna de *Phoronis* (filo Phoronida) em seção vertical.

Há tanto espécies monoicas (a maioria) como dioicas de Phoronida, e pelo menos duas espécies se reproduzem assexuadamente. A fertilização pode ser interna ou externa, mas, contrariamente a relatos iniciais, a clivagem é radial. A formação do celoma dá-se por meio de uma forma altamente modificada do padrão enterocélico, mas o blastóporo se torna a boca. Uma larva ciliada livre-nadante, denominada actinotroca, desce para o fundo do oceano, onde se metamorfoseia no animal adulto. Secreta um tubo e torna-se séssil.

FILO NEMERTEA (RHYNCHOCOELA)

O nome nemertino (Gr. *Nemertes*, uma das Nereides, infalível) refere-se à pontaria infalível da probóscide, um longo tubo muscular (Figuras 15.11 e 15.12) que pode ser estendido rapidamente para capturar a presa. O filo também é denominado Rhynchocoela (Gr. *rhynchos*, bico, + *koilos*, furo) também em referência à probóscide. São vermes com forma de cordão ou de fita, bilateralmente simétricos e triblásticos. O grupo é formado por aproximadamente 1.000 espécies, quase todas elas marinhas.



Figura 15.11 Os vermes de fita *Amphiporus bimaculatus* (filo Nemertea) possuem de 6 a 10 cm de comprimento, mas outras espécies chegam a tamanhos maiores. A probóscide desse espécime é parcialmente estendida na parte superior, com duas manchas marrons na cabeça. O animal foi fotografado sobre uma fronde algal.

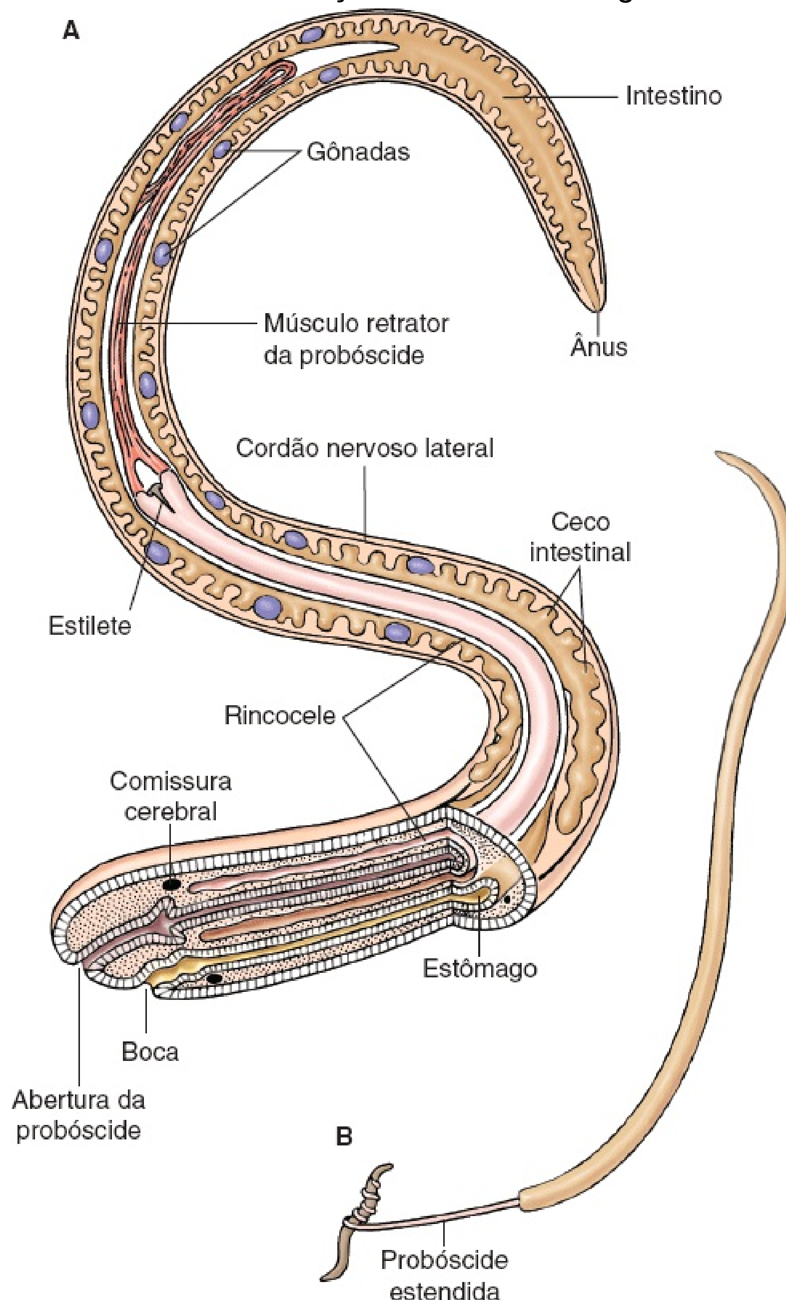


Figura 15.12 A. Estrutura de um verme nemertino fêmea *Amphiporus* (diagramático). Visão dorsal para mostrar o probóscide. **B.** *Amphiporus*, com probóscide estendida para capturar a presa.

Geralmente, os vermes nemertinos têm um comprimento menor que 20 cm, embora uns poucos tenham vários metros de comprimento (Figura 15.13). *Lineus longissimus* (L. *linea*, linha), com seus 60 m, é o animal mais comprido do mundo! Esse verme tem apenas de 5 a 10 mm de largura. Os nemertinos podem ter colorido brilhante, mas a maioria tem cor escura ou pálida. Alguns secretam tubos gelatinosos dentro dos quais vivem.

Com poucas exceções, o plano corpóreo geral dos nemertinos é semelhante ao dos turbelários (Capítulo 14). A epiderme dos nemertinos é ciliada e tem numerosas células glandulares. O sistema excretor é composto de células-flama. Vários nemertinos têm rabditos, incluindo *Lineus*, mas alguns trabalhos sugerem que não são homólogos aos rabditos dos platelmintos. Os nemertinos também diferem dos platelmintos quanto ao sistema reprodutor. Quase todos são dioicos. A larva ciliada das formas marinhas tem certa semelhança com as larvas trocóforas de anelídeos e moluscos.

Os nemertinos exibem algumas características que são ausentes nos platelmintos. A mais evidente é a **probóscide** eversível e sua bainha, da qual não há contraparte em nenhum outro filo. No estranho gênero *Gorgonorhynchus* (Gr. *Gorgo*, nome de um monstro feminino de aspecto horrível, + *rhynchos*, bico), a probóscide é dividida em muitas probóscides, as quais adquirem forma de massa de estruturas vermiformes quando evertidas. Outra diferença é a presença de um **ânus** nos adultos, resultando em um **sistema digestivo completo**. O sistema digestivo com ânus é mais eficiente porque poupa a expulsão dos resíduos através da boca. A ingestão e a defecação podem ser realizadas simultaneamente. Os nemertinos também são os animais mais simples com um **sistema vascular sanguíneo** fechado.

Alguns poucos nemertinos ocorrem em solos úmidos e em água doce. *Prostoma rubrum* (Gr. *pro*, antes, em frente de, + *stoma*, boca), que tem 20 mm ou menos de comprimento, é uma espécie de água doce bem conhecida. A maior parte dos nemertinos é marinha; durante a maré baixa, frequentemente permanecem enrolados embaixo de rochas. Parece provável que sejam ativos durante a maré alta e quiescentes durante a maré baixa. Alguns nemertinos, como *Cerebratulus* (L. *cerebrum*, cérebro, + *ulus*, sufixo diminutivo), vivem frequentemente dentro de conchas vazias de moluscos. As espécies pequenas geralmente vivem entre as algas ou são encontradas nadando perto da superfície da água. Os nemertinos são comumente encontrados em dragagens a profundidades de 5 a 8 m ou mais.



Figura 15.13 O *Baseodiscus* é um gênero de nemertino, cujos membros normalmente têm muitos metros de comprimento. Este *B. mexicanus* é das ilhas Galápagos.

Embora algumas poucas espécies sejam comensais ou necrófagas, quase todos os nemertinos são predadores ativos de pequenos invertebrados. Poucas espécies são especializadas em predar ovos (consideradas ectoparasitos) em caranguejos braquiúros, e, quando os animais se reúnem em grandes números, podem consumir todos os embriões da ninhada do seu hospedeiro.

Forma e função

Muitos nemertinos são difíceis de examinar em virtude de seu longo comprimento e fragilidade. *Amphiporus* (Gr. *amphi*, a ambos os lados, + *poros*, poro), um gênero de formas pequenas que variam entre 2 e 10 cm de comprimento, tem a estrutura típica de um nemertino (Figura 15.12). A parede do seu corpo consiste em uma epiderme ciliada e camadas de músculos circulares e longitudinais (Figura 15.14). Locomovem-se principalmente deslizando sobre um piso de muco; as espécies

maiores movem-se por contração muscular. Algumas espécies grandes são até capazes de nadar, ondulando o corpo, quando ameaçadas.

A boca é anterior e ventral; o tubo digestivo é completo, estendendo-se ao longo de todo o corpo e terminando no ânus. O intestino em si, geralmente, não tem músculos; em vez disso, os cílios se encarregam de deslocar o alimento através do intestino. A digestão é principalmente extracelular, no lúmen intestinal.

As presas favoritas da maioria dos nemertinos são os anelídeos e outros pequenos invertebrados. Suas dietas podem ser muito especializadas ou extremamente diversificadas, dependendo da espécie. Algumas espécies parecem capazes de detectar presas apenas quando esbarram nelas, enquanto outras são capazes de detectá-las a grandes distâncias. Quando encontram a presa, agarram-na com a probóscide, que fica alojada em uma cavidade própria, a **rincocele**, acima do tubo digestivo (mas não conectada com ele). A probóscide em si é um tubo muscular longo e cego que se abre na extremidade anterior no poro da probóscide, acima da boca (Figura 15.12). A pressão muscular sobre o fluido da rincocele provoca a rápida eversão da longa probóscide tubular através do poro da probóscide. A eversão da probóscide expõe um espinho pontudo, denominado estilete (ausente em alguns nemertinos). A pegajosa probóscide, recoberta de muco, enrola-se ao redor da presa, a qual é espetada com o estilete (frequentemente, repetidas vezes) enquanto verte uma secreção tóxica sobre a presa (Figura 15.12). A neurotoxina de algumas espécies foi recentemente identificada como tetrodoxina, comumente conhecida como o veneno dos baiacus. Após retrair a probóscide, conduz a presa subjugada para a boca, e a engole inteira.

Os nemertinos têm um sistema circulatório verdadeiro e o fluxo sanguíneo é mantido mediante a ação conjunta das paredes contráteis dos vasos e dos movimentos gerais do corpo. O resultado é um fluxo irregular que, com frequência, inverte o sentido nos vasos. De dois a muitos protonefrídios com células-flama são intimamente associados ao sistema circulatório, de tal modo que parece funcionar como um sistema excretor verdadeiro (para eliminação de resíduos metabólicos), em contraste com o papel presumivelmente osmorregulador nos Platyhelminthes.

Características do filo Nemertea

- Uma **probóscide eversível**, exclusiva dos nemertinos, alojada livremente dentro de uma cavidade (rincocele) sobre o canal alimentar
- Em *habitats* marinhos, de água doce e terrestres úmidos
- Os nermetinos são na maioria de vida livre, com umas poucas espécies parasitas
- Simetria bilateral; corpo muito contrátil, cilíndrico na região anterior, achatado na posterior
- Corpo **triblástico**; parênquima dos adultos parcialmente gelatinoso
- A rincocele é uma cavidade celomática verdadeira, mas sua posição e função incomuns associadas ao mecanismo da probóscide suscitam dúvidas sobre a possibilidade de ser homóloga ao celoma de outros protostômios
- Epiderme com cílios e células glandulares; rabditos em alguns
- **Sistema digestivo completo** (boca a ânus)
- Musculatura da parede do corpo com camadas circular externa e longitudinal interna, e fibras diagonais entre elas; às vezes, camada adicional circular, interna à camada longitudinal
- Sistema nervoso geralmente com um cérebro de quatro lóbulos conectados a um par de troncos nervosos longitudinais ou, em alguns casos, troncos nervosos medianos dorsal e ventral
- **Fossetas ciliadas** ou **fendas cefálicas** sensoriais a cada lado do corpo, que comunicam o meio externo com o cérebro; órgãos táteis e ocelos (em alguns)
- Reprodução assexuada por fragmentação
- Sexos separados, com gônadas simples; poucos hermafroditas; **larva pilídio** em alguns
- Sistema excretor com dois canais espirais ramificados, com **células-flama**
- **Sistema vascular sanguíneo com dois ou três troncos longitudinais**
- Sem sistema respiratório

Os nemertinos têm um par de gânglios nervosos e um par, ou mais, de cordões nervosos longitudinais conectados entre si com nervos transversais.

Algumas espécies se reproduzem assexuadamente por fragmentação e regeneração. Os nemertinos mostram uma surpreendente gama de estratégias reprodutivas. A maioria das espécies é dioica e a fertilização é frequentemente externa, mas existem muitas exceções: algumas são hermafroditas; em outras, a fertilização é interna e algumas até mesmo são ovovivíparas.

Classificação do filo Nemertea

Classe Enopla (Gr. *enoplos*, armado). Probóscide geralmente armada com estiletes; a boca abre-se em frente ao cérebro. Exemplos: *Amphiporus*, *Prostoma*.

Classe Anopla (Gr. *anoplos*, desarmado). Probóscide sem estiletes; a boca abre-se abaixo ou posterior ao cérebro. Exemplos: *Cerebratulus*, *Tubulanus*, *Lineus*.

A classe Anopla é controversa porque alguns autores consideram que o grupo é parafilético.

Filogenia de Nemertea

Como muitos outros protostômios lofotrocozoários, os nemertinos apresentam clivagem espiral. A sequência do desenvolvimento varia através do filo, com alguns estudos mostrando uma formação típica de mesoderma a partir do endoderma, bem como instâncias de formação mesodérmica a partir do ectoderma.

Os nemertinos produzem formas larvais variadas e, em algumas espécies, todos os estágios de desenvolvimento ocorrem dentro da cápsula do ovo. As relações evolutivas entre as variadas formas larvais e a típica larva trocófora têm sido muito discutidas. Existem algumas semelhanças, mas não há um anel central de cílios (protroco) diferenciado. No entanto, um novo estudo do desenvolvimento de uma espécie de uma linhagem ancestral mostra a formação de uma faixa de cílios, circundando a larva, que posteriormente degenera. A breve existência dessa faixa ciliar fornece uma evidência de que a larva trocófora estava presente nos nemertinos ancestrais, e justifica seu posicionamento dentro dos Lophotrochozoa.

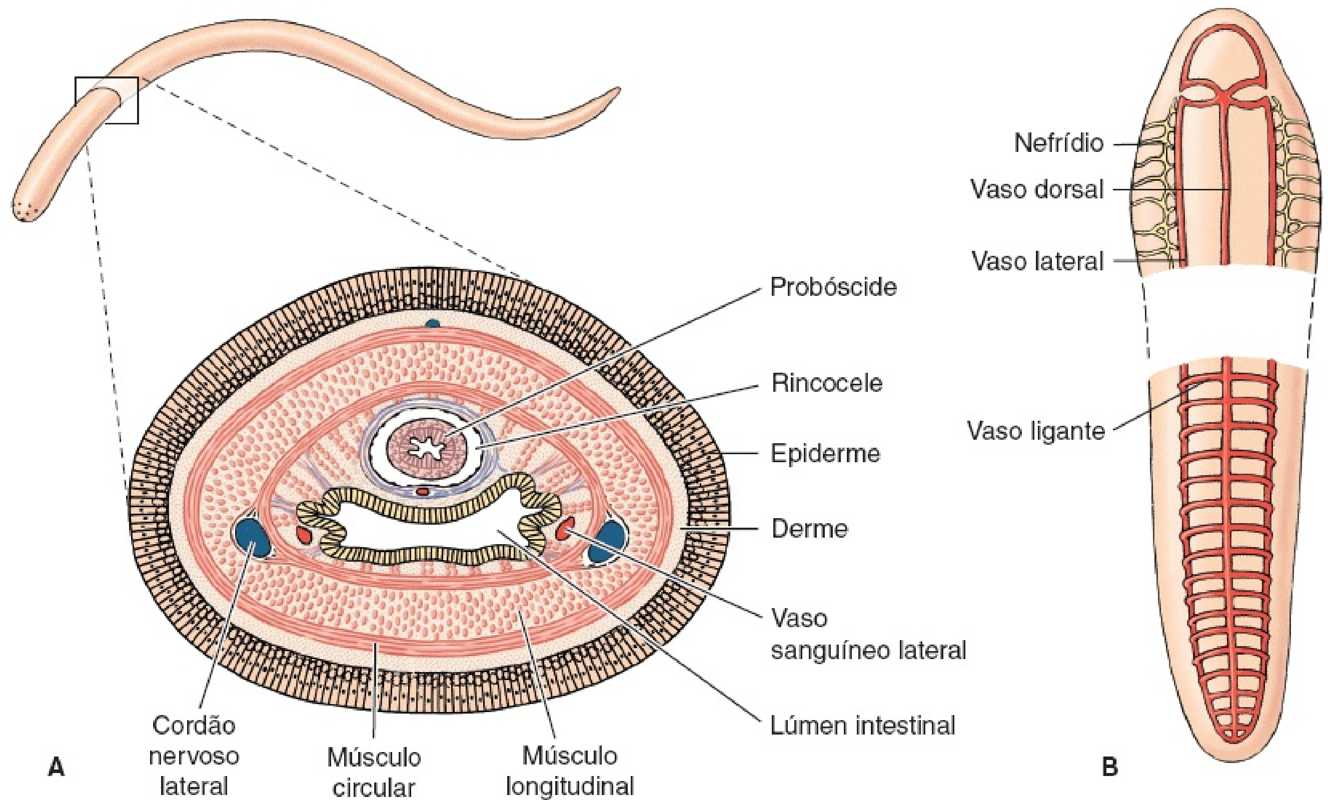


Figura 15.14 A. Diagrama de um verme nemertino fêmea em seção cruzada. **B.** Sistemas circulatório e excretório de vermes nemertinos. Observe como os canais que ligam um nefrídio ao próximo estão intimamente relacionados com os vasos sanguíneos laterais.

Uma segunda área de controvérsia é a natureza do plano corporal dos nemertinos. Os nemertinos são acelomados ou celomados? A rincocele é uma cavidade interna revestida de mesoderma que se forma por esquizocelia. Portanto, é um celoma

verdadeiro. Por outro lado, um celoma típico (Capítulo 8) forma uma cavidade preenchida de fluido ao redor do trato digestivo. Mas a rincocele é localizada acima do trato digestivo, estendendo-se até cerca de ¾ do comprimento do corpo, a partir da extremidade anterior. A rincocele difere do típico celoma na posição e na função. Um celoma típico envolve, amortece e protege o intestino, mas ele também forma parte do esqueleto hidrostático, enrijecendo-o quando os músculos que o envolvem se contraem. A rincocele é preenchida de fluido e é rodeada por músculos; a contração muscular aumenta a pressão hidrostática e provoca a eversão da probóscide. Deixamos o leitor, na companhia das futuras gerações de biólogos, para ponderar se o celoma dos protostômios e a rincocele são estruturas homólogas.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

Como os Lophotrochozoa emergiram primeiramente de filogenias baseadas em caracteres moleculares, os biólogos têm se esforçado para compreender os padrões da mudança morfológica neste grupo de diversos filos. Presume-se que o conjunto de atributos de desenvolvimento associados à clivagem espiral seja ancestral para o clado. Esse conjunto inclui embriões de clivagem espiral, clivagem em mosaico, em que o destino das células é determinado pelos fatores citoplasmáticos contidos, e a formação do mesoderma de derivados de uma célula específica, chamada célula 4d, presente em 64 estágios de clivagem da célula. O mesoderma é derivado do endoderma (através da célula 4d) e do ectorderma na maioria dos táxons com clivagem espiral. Se alguns ou todos desses caracteres são ancestrais, então deve haver uma perda de caracteres em vários táxons. Por exemplo, a clivagem espiral não ocorre em rotíferos, gastrotrícos, briozoários, foronídeos ou braquiópodes; nem o mesoderma vem da célula 4d na maioria desses táxons. A probabilidade de que esses caracteres tenham sido perdidos ao longo do tempo evolutivo, em oposição a nunca terem existido, não pode ser determinada até que haja uma boa compreensão do padrão de ramificação entre os Lophotrochozoa. A análise filogenética revelou-se desafiadora porque os resultados variam de acordo com os genes avaliados. É provável que, nos próximos anos, encontre-se uma solução para esse problema, à medida que grandes conjuntos de dados de multigênicos são desenvolvidos para a maioria ou todos os táxons.

Onde os Nemertea serão incluídos é uma questão controversa. Os nemertinos já foram colocados na mesma família que os platelmintos porque compartilham uma epiderme ciliada e estruturas excretoras de células-flama, embora a presença de um trato digestivo completo e uma probóscide eversível em uma cavidade celômica única nos nemertinos torne essa relação próxima mais improvável. No entanto, a posição da cavidade celômica acima do trato digestivo, em vez de ao redor dele, coloca os nemertinos separados de outros animais celomados.

Diversificação adaptativa

A unidade modular semelhante a uma caixa dos ectoproctos demonstrou ser muito flexível. Os zooides brotam para formar colônias, mas uma colônia pode ser incrustada ou semelhante a uma árvore, para citar apenas duas formas extremas. Uma colônia pode ser mole ou calcificada, e a forma dos zooides varia bastante, assim como a ornamentação da superfície. Os ectoproctos colonizaram *habitats* de água doce, embora haja muitos mais deles espalhados pelos *habitats* marinhos.

Resumo

Os Cycliophora são animais bastante diminutos, que vivem nas cerdas das peças bucais de lagostas. Têm ciclos de vida complexos, com fases sexuada e assexuada.

Os Entoprocta são animais aquáticos pequenos e sésseis, cujo corpo em forma de cálice apoia-se sobre um pequeno pedúnculo. Têm uma coroa de tentáculos de alimentação ciliados que circundam a boca e o ânus.

Todos os Ectoprocta, Brachiopoda e Phoronida apresentam um lofóforo, uma coroa de tentáculos ciliados que circunda a boca, mas não o ânus, e que contém uma extensão da mesocele. Eles são sésseis, quando adultos, têm um tubo digestivo em forma de U e uma larva livre-nadante. O lofóforo funciona como uma estrutura respiratória e também como captadora de alimento, com seus cílios criando fluxos d’água dos quais as partículas de alimento são filtradas.

Os ectoproctos são abundantes nos *habitats* marinhos, vivendo sobre uma variedade de substratos submersos, com um certo número de espécies comuns em água doce. Ectoproctos são coloniais e, apesar do tamanho diminuto de cada indivíduo, as colônias geralmente atingem muitos centímetros ou mais de diâmetro ou altura. Cada indivíduo vive em uma câmara (zoécio) formada por um exoesqueleto secretado de quitina, carbonato de cálcio ou material gelatinoso.

Os braquiópodes foram muito abundantes na Era Paleozoica, porém, desde o início da Era Mesozoica, o número de espécies e de indivíduos vem diminuindo. O corpo e o lofóforo são cobertos por um manto que secreta uma valva dorsal e outra ventral (concha). Em geral, fixam-se diretamente ao substrato ou por meio de um pedicelo.

Os Phoronida são os lofoforados menos comuns e vivem em tubos, principalmente em águas costeiras rasas. Eles projetam o lofóforo para fora do tubo a fim de capturar alimento.

Questões de revisão

1. Onde você procuraria se tivesse que encontrar um Cycliophora?
2. Em que um entoprocto difere de um ectoprocto?
3. Quais são as características distintas dos Entoprocta?
4. Analise a Figura 15.1. Quantas vezes o lofóforo evoluiu e quais são as evidências de que os lofoforados não formam um clado?
5. Descreva como um ectoprocto alimenta-se.
6. Defina cada um dos seguintes termos: lofóforo, zoécio, zooide, polipídio, cistídio e estatoblastos.
7. Como são as válvulas de um braquiópode em termos do eixo ventral dorsal?
8. Os braquiópodes assemelham-se superficialmente aos moluscos bivalves, como os amêijoas. Como você explicaria as diferenças na simetria e na estrutura interna para um leigo?
9. Onde você encontraria foronídeos nos ecossistemas marinhos? Que papel eles desempenham na cadeia alimentar?
10. Que fatores embasam a inclusão dos foronídeos e braquiópodes como táxons-irmãos?
11. Que evidência morfológica sugere que os nemertinos são celomados típicos?
12. Como um nemertino captura e consome sua presa?
13. Como animais tão delicados quanto os nemertinos conseguem ser predadores?

Para aprofundar seu raciocínio. Como você defenderia a necessidade de mais pesquisas sobre os animais discutidos neste capítulo? Considere, em sua resposta, questões econômicas, aplicações práticas, valor estético e a importância de um ecossistema diverso e saudável.

Referências selecionadas

Balavoine, G., and A. Adoutte. 1998. One or three Cambrian radiations? Science **280:**397-398. *Discute a radiação nos superfilos Ecdysozoa, Lophotrochozoa e Deuterostomia.*

Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 2003. Invertebrates, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Um texto abrangente sobre os invertebrados.*

Cohen, B. L., and A. Weydmann. 2005. Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the early Cambrian. Org. Divers. Evol. **5:**253-273. *Indica que os foronídeos surgiram nos Brachiopoda e não devem mais ser considerados um filo.*

Funch, P., and R. M. Kristensen. 1995. Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. Nature **378:**711-714. *A primeira descrição dos* Symbion pandora.

Gittenberger, A., and C. Schipper. 2008. Long live Linnaeus, *Lineus longissimus* (Gunnerus, 1770) (Vermes, Nemertea: Anopla: Heteronemertea: Lineidae), the longest animal worldwide and its relatives occurring in The Netherlands. Zool. Med. Leiden **82:**59-63. *Adoráveis fotografias dos nemertinos na natureza.*

Halanych, K. M., J. D. Bacheller, A. M. A. Aguinaldo, S. M. Liva, D. M. Hillis, and J. A. Lake. 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that lophophorates are protostome animals. Science **267:**1641–1643. *Apesar de muitas evidências desenvolvimentais e morfológicas de que os lofoforados são deuterostômios, eles são agrupados com anelídeos e moluscos nessa análise. Os autores propuseram o grupo chamado Lophotrochozoa, definido como o último ancestral comum dos táxons dos lofoforados, anelídeos e moluscos e todos os descendentes daquele ancestral.*

Halanych, K. M., and Y. Passamaneck. 2001. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in Hox-research. Am. Zool. **41:**629-639. *Uma boa análise dos argumentos a favor e contra a hipótese dos táxons dos lofotrocozoários e ecdysozoa.*

Hejnol, A. 2010. A twist in time–the evolution of spiral cleavage in the light of animal phylogeny. Integ. Comp. Biol. **50:**695-706. *Artigo de revisão interessante no ponto em que os táxons espiralianos são táxons de lofotrocozoários.*

Helfenbein, K. G., and J. L. Boore. 2004. The mitochondrial genome of *Phoronis architecta*–Comparisons demonstrate that phoronids are Lophotrochozoan protostomes. Mol. Biol. Evol. **21:**153-157. *A análise da sequência de DNA mitocondrial mostra uma disposição de gene muito semelhante àquela de um quíton.*

Lambert, J. D. 2010. Developmental patterns in spiralian embryos. Current Biology **20:**R72–R77. *Uma discussão sobre os caracteres espiralianos como características ancestrais para os Lophotrochozoa.*

Mayer, A. M. S., and K. R. Gustafson. 2003. Marine pharmacology in 2000: antitumor and cytotoxic compounds. Int. J. Cancer **105:**291-299. *Um resumo sucinto de resultados da química de produtos naturais marinhos.*

Nielsen, C. 2002. The phylogenetic position of Entoprocta, Ectoprocta, Phoronida, and Brachiopoda. Integ. and Comp. Biol. **42:**685-691. *Apresenta evidências de que os lofoforados não formam um grupo monofilético e que os foronídeos e os braquiópodes são deuterostômios.*

Podsiadlowski, L., A. Braband, T. H. Struck, J. von Doehren, and T. Bartolomaeus. 2009. Phylogeny and mitochondrial gene order in Lophotrochozoa in the light of new mitogenomic data from Nemertea. BMC Genomics **10:**364-377. *Um subconjunto de táxons de lofotrocozoários normalmente emerge como um clado, mas as relações de parentesco do filo mudam de acordo com o estudo; os dados da ordem do gene mitocondrial não são úteis.*

Turbeville, J. M. 2002. Progress in nemertean biology: development and phylogeny. Integ. and Comp. Biol. **42:** 692 a 703. *Uma discussão sobre as características dos nemertinos que sugere a ancestralidade compartilhada com vermes achatados e outros filos de lofotrocozoários.*

* N.R.T.: O autor faz alusão ao *big bang* da criação do universo na sua conjectura mais aceita.

[1] Nielsen, C. 2002. Integ. and Comp. Biol. **42:**685-691.

CAPÍTULO 16

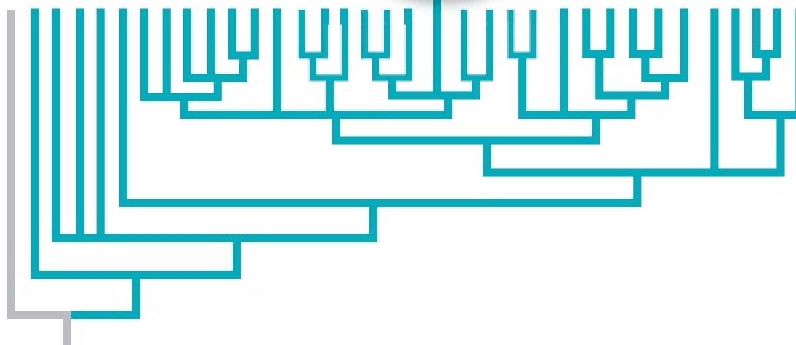
Moluscos

• FILO MOLLUSCA



Bivalve gigante canelado, *Tridacna maxima*.





O deleite de um colecionador de conchas

Há uma diversidade incrível de moluscos. Esse grupo inclui desde animais vermiformes a lulas gigantes, bem como animais com uma única concha, duas conchas, conchas com 8 placas, ou sem concha alguma. Alguns se perguntam se os moluscos realmente formam um clado, mas há várias características presentes em quase todos os moluscos que sugerem uma ancestralidade compartilhada. A maioria apresenta uma fileira de dentes incomum, chamada rádula, que usam para comer, geralmente raspando as algas de superfícies rígidas. A maioria dos moluscos tem um grande pé muscular usado na locomoção e uma camada de tecido exclusiva chamada manto. Este último secreta concha e compõe os órgãos respiratório e sensorial, entre outras coisas. Essas características comuns aos moluscos são usadas de maneiras muito diferentes pelas oito classes de moluscos: por exemplo, os dentes radulares são usados para injetar um veneno paralisante em algumas espécies, enquanto outro grupo perde a rádula junto com a cabeça. Os caracóis rastejam; já os polvos apresentam braços preênseis musculares.

Essa diversidade foi explorada de maneiras diferentes pelos humanos. Em quase todos os continentes, as conchas foram usadas como dinheiro – o cauri é um caracol cuja concha foi amplamente usada como moeda. Há um debate sobre se o primeiro uso das conchas foi como moeda ou adorno, mas estas ainda são usadas como joias, botões e decoração em todo mundo. As pérolas são outro importante produto dos moluscos bivalves. Mas, com certeza, o uso mais comum dos moluscos é como comida. Nós comemos amêijoas, ostras, vieiras, mexilhões, caracóis, abalones, lulas e polvos, para nomear apenas alguns dos moluscos explorados comercialmente. Algumas vezes, consumimos o manto, em outras o pé e, em outras, o corpo todo. Nossa dependência desses animais reserva-nos um papel importante no controle do ambiente dos moluscos, mantendo os *habitats* costeiros, oceânicos e ribeirinhos despoluídos e desenvolvendo práticas exploratórias sustentáveis.

MOLUSCOS

Mollusca (L. *molluscus*, mole) é um dos maiores filos do reino animal depois dos Arthropoda. Existem mais de 90.000 espécies atuais e cerca de 70.000 fósseis. Os moluscos são protostômios lofotrocozoários celomados, e, como tais, desenvolvem-se via clivagem espiral em mosaico, formando um celoma por esquizocelia. O estágio larval ancestral é uma trocófora, mas o desenvolvimento é amplamente modificado dentre as classes.

O nome Mollusca indica uma de suas características distintas, o corpo mole. Esse grupo muito diversificado (Figura 16.1) inclui os quítons, escafópodes ou dentes-de-elefante, caracóis, lesmas, nudibrânquios, pterópodes ou borboletas-do-mar, amêijoas, mexilhões, ostras, lulas, polvos e náutilos. O grupo varia desde organismos razoavelmente simples a alguns dos invertebrados mais complexos; em tamanho, variam do quase microscópico até a lula gigante do gênero *Architeuthis*. Esses gigantescos moluscos podem atingir cerca de 20 m de comprimento, incluindo seus tentáculos, e pesar até 900 kg. As conchas de alguns bivalves gigantes (p. ex., *Tridacna gigas*) que habitam os recifes de corais do Indo-Pacífico atingem 1,5 m de comprimento e pesam mais de 250 kg. Entretanto, esses são casos extremos, pois provavelmente 80% de todos os moluscos têm menos que 10 cm como dimensão máxima da concha. O filo inclui alguns dos invertebrados mais vagarosos e alguns dos mais velozes e ativos. Ele inclui, ainda, herbívoros pastadores, carnívoros predadores, filtradores, detritívoros e parasitas.

Os moluscos ocupam uma grande variedade de *habitats*, desde os trópicos até os mares polares. Eles ocorrem a altitudes que excedem 7.000 m, em pequenos e grandes lagos, cursos d'água, em planícies lodosas litorâneas, em regiões sujeitas ao impacto de fortes ondas e em mar aberto, desde a superfície até profundidades abissais. Eles apresentam uma diversidade de hábitos de vida, incluindo alimentadores do fundo, cavadores, perfuradores e formas pelágicas.

De acordo com a evidência fóssil, os moluscos originaram-se no mar e a maioria deles ali permaneceu. Boa parte de sua evolução ocorreu ao longo das áreas costeiras, onde o alimento era abundante e os *habitats* variados. Somente os bivalves e os gastrópodes invadiram *habitats* de águas salobra e doce. Como se alimentam por filtração, os bivalves foram incapazes de deixar o ambiente aquático. As lesmas e os caracóis (gastrópodes) são os únicos que realmente invadiram o ambiente terrestre. Os caracóis terrestres têm distribuição limitada por suas necessidades de umidade, abrigo e presença de cálcio no solo.

Os moluscos são explorados de diversas maneiras pelos humanos. Como mostra o texto inicial, muitas espécies são fontes de alimento. Os botões de madrepérola são obtidos de conchas de bivalves. As bacias dos rios Mississippi e Missouri, cujo estoque de bivalves tem sido mantido empregando-se a propagação artificial, fornecem material para essa indústria nos EUA. As pérolas, tanto as naturais quanto as cultivadas, são produzidas nas conchas de amêijoas e ostras, a maioria delas na ostra perlífera marinha, *Meleagrina*, encontrada no entorno da Ásia oriental.

Alguns moluscos são considerados pragas. Os teredos (ou cupins-do-mar, turus), que são bivalves de várias espécies (Figura 16.32), causam grande dano a navios e ancoradouros de madeira. Para prevenir a devastação causada pelos teredos, os ancoradouros devem ser tratados com creosoto ou construídos em concreto (infelizmente, alguns teredos ignoram o creosoto, e outros bivalves perfuram concreto). Os caracóis e as lesmas frequentemente danificam jardins e outras vegetações. Além disso, os caramujos servem como hospedeiros intermediários para perigosos parasitas de humanos e animais domésticos. Os caramujos perfuradores do gênero *Urosalpinx* rivalizam com as estrelas-do-mar na destruição de ostras.



Figura 16.1 Moluscos: uma diversidade de formas de vida. O plano corporal básico desse grupo ancestral tornou-se adaptado de forma variada aos diferentes *habitats*. **A.** Um quíton (*Tonicella lineata*), classe Polyplacophora. **B.** Um caramujo marinho (*Calliostoma*), classe Gastropoda, no topo de uma esponja incrustada. **C.** Um nudibrânquio (*Chromodoris* sp.) classe Gastropoda. **D.** As amêijoas Geoduck do Estreito de Puget, Washington, estendem seus grandes sifões, classe Bivalvia. **E.** O polvo (*Octopus briareus*), classe Cephalopoda, forrageia à noite sobre um recife de corais do Caribe.

Neste capítulo exploramos os principais grupos de moluscos (Figura 16.2), incluindo aqueles com limitada diversidade (classes Caudofoveata, Solenogastres, Monoplacophora e Scaphopoda). Os membros da classe Polyplacophora (quítons) são animais marinhos comuns e abundantes, especialmente na zona entremarés. Os bivalves (classe Bivalvia) diversificaram-se em muitas espécies, tanto marinhas quanto de água doce. A classe Cephalopoda (lulas, sibas, polvos e seus parentes) incluem os maiores e mais inteligentes de todos os invertebrados. Entretanto, os moluscos mais abundantes e mais disseminados são os caramujos e seus parentes (classe Gastropoda). Embora imensamente diversificados, os moluscos têm em comum um plano corporal básico (ver adiante). O celoma nos moluscos está limitado a um espaço ao redor do coração, e talvez ao redor das gônadas e parte dos rins. Embora tenha uma origem embrionária similar à do celoma dos anelídeos (ver Capítulo 17), as consequências funcionais desse espaço são completamente diferentes, pois o celoma dos moluscos não é empregado na locomoção.

FORMA E FUNÇÃO

A enorme variedade, beleza exuberante e fácil disponibilidade de conchas de moluscos tornaram o hábito de colecioná-las um passatempo popular. Entretanto, muitos colecionadores amadores, ainda que capazes de mencionar os nomes de centenas de conchas que adornam nossas praias, conhecem muito pouco acerca dos animais que as produziram e que um dia ocuparam seu interior. Reduzido às suas dimensões mais simples, o plano corporal dos moluscos tem uma porção **cefalopediosa** e uma **massa visceral** (Figura 16.3). A porção cefalopediosa é a mais ativa, contendo os órgãos da alimentação, sensoriais cefálicos

e locomotores. Ela depende primariamente da ação muscular para o seu funcionamento. A massa visceral é a região que contém os órgãos dos sistemas digestivo, circulatório, respiratório e reprodutivo, e ela depende primariamente de tratos ciliares para o seu funcionamento. As duas pregas da epiderme projetam-se a partir da parede dorsal do corpo e formam um **manto** protetor, o qual envolve um espaço entre o manto e a parede corporal, chamado **cavidade do manto** (**cavidade palial**). A cavidade do manto abriga as **brânquias** (**ctenídios**) ou um pulmão, e, em alguns moluscos, o manto secreta uma **concha** protetora sobre a massa visceral. As modificações das estruturas que formam a região cefalopediosa e a massa visceral são responsáveis pela grande diversidade de padrões observados em Mollusca. Um grande destaque, quer para a região cefalopediosa, quer para a massa visceral, pode ser observado em várias classes de moluscos.

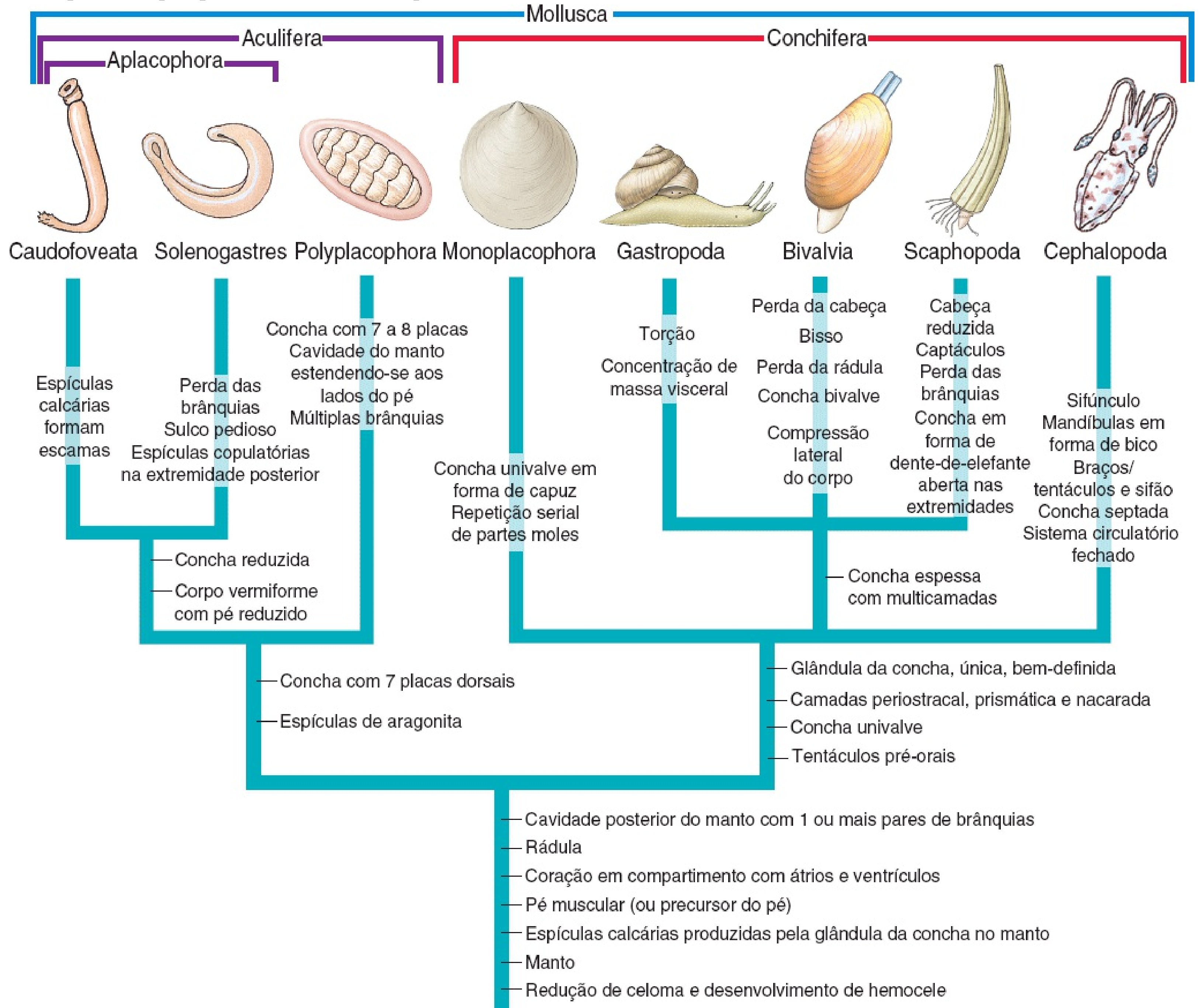


Figura 16.2 Cladograma mostrando relações hipotéticas entre as classes de Mollusca. São mostradas as sinapomorfias que identificam os vários clados, embora muitas dessas sinapomorfias tenham sido modificadas ou perdidas em alguns descendentes. Por exemplo, a concha univalve (bem como o enrolamento da concha) tornou-se reduzida ou perdeu-se por completo em muitos gastrópodes e cefalópodes, e muitos gastrópodes sofreram destorção. A concha bivalve de Bivalvia derivou-se de uma concha ancestral univalve. O bisso não está presente na maioria dos bivalves adultos, mas funciona na fixação larval de muitos deles; portanto, o bisso é considerado uma sinapomorfia de Bivalvia.

Cabeça-pé

A maioria dos moluscos tem cabeça bem desenvolvida, na qual se observam a boca e alguns órgãos sensoriais especializados. Os receptores fotossensoriais variam desde os mais simples até os complexos olhos dos cefalópodes. Os tentáculos estão frequentemente presentes. No interior da boca, situa-se uma estrutura exclusiva dos moluscos, a rádula, e, geralmente posterior à boca, situa-se o principal órgão locomotor, ou pé.

Rádula

A rádula é um órgão linguiforme raspador, protrátil, encontrado em todos os moluscos, exceto os bivalves e na maioria dos solenogásteres. Ela é uma membrana em forma de esteira com fileiras de diminutos dentes, flexionados em direção posterior, para alimentação (Figura 16.4). Os músculos complexos movem a rádula e suas cartilagens de suporte (**odontóforo**) para dentro e para fora da boca, enquanto a membrana parcialmente cobre as extremidades das cartilagens. Pode haver de uns poucos a tantos quanto 250.000 dentes, os quais, quando protraídos, podem raspar, perfurar, rasgar ou cortar. A função usual da rádula é dupla: a de raspar, arrancando de superfícies duras as partículas finas de material alimentar, e a de servir como uma esteira condutora para o transporte de partículas em um fluxo contínuo em direção ao trato digestivo. À medida que a rádula se desgasta na extremidade anterior, novas fileiras de dentes são continuamente repostas por secreção na extremidade posterior. O padrão e o número de dentes em uma fileira transversal são típicos para cada espécie e usados na classificação dos moluscos. Especializações radulares muito interessantes, como cavar em materiais duros ou arpoar presas, ocorrem em algumas formas.

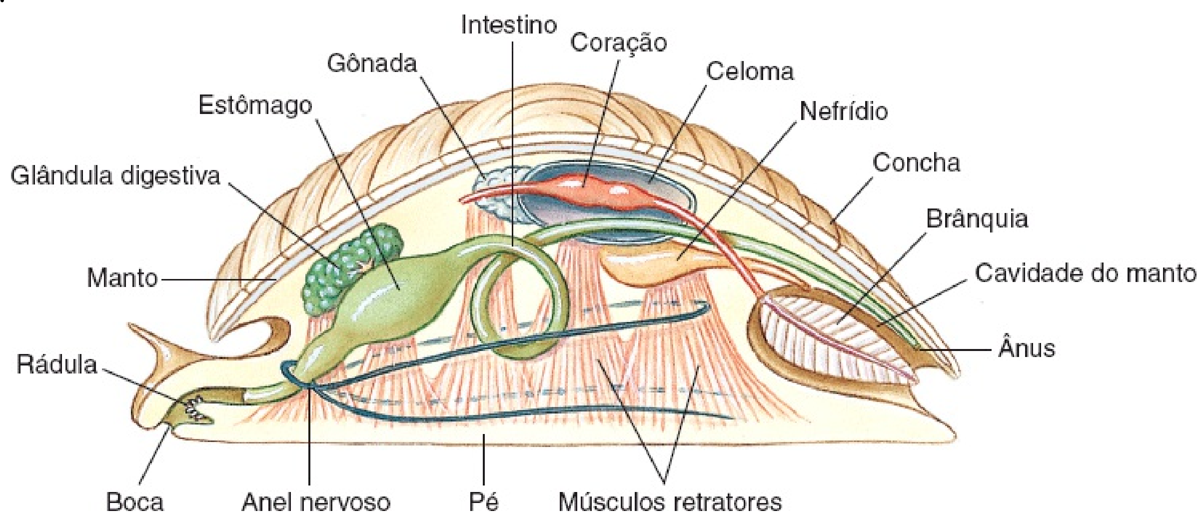
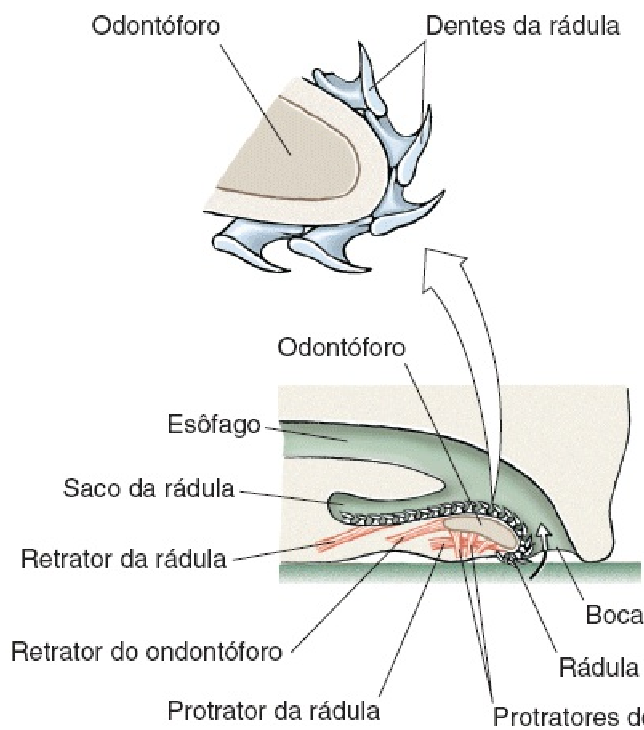


Figura 16.3 Molusco generalizado. Embora essa construção seja frequentemente apresentada como a de um "molusco ancestral hipotético (MAH)", muitos especialistas agora rejeitam essa interpretação. Tal diagrama é útil, entretanto, para facilitar a descrição do plano corporal geral dos moluscos.



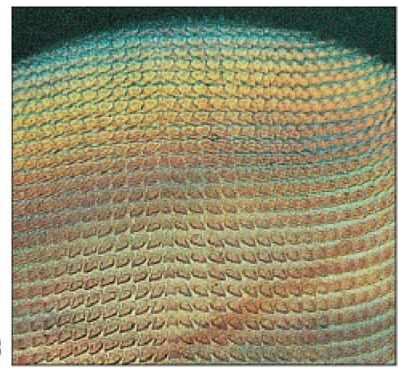


Figura 16.4 A. Seção longitudinal diagramática da cabeça de um gastrópode mostrando a rádula e o saco da rádula. A rádula move-se para trás e para frente sobre o odontóforo cartilaginoso. À medida que o animal pasteja, a boca abre-se, o odontóforo é impelido para frente, a rádula raspa vigorosamente, sendo movida para trás e trazendo alimento para dentro da faringe, e a boca se fecha. A sequência é repetida ritmicamente. À medida que a esteira radular se desgasta na extremidade anterior, é continuamente reposta na extremidade posterior. **B.** Rádula de um caracol preparada para exame ao microscópio.

Características do filo Mollusca

- Parede dorsal do corpo forma um par de dobras chamadas **manto**, o qual delimita a **cavidade do manto** e dá origem às **brânquias** ou **pulmão** e secreta a **concha** (concha ausente em alguns); parede ventral do corpo especializada como um **pé** muscular, diversamente modificado, mas usado principalmente para a locomoção; rádula no interior da boca
- Vive em *habitats* marinhos, de água doce e terrestres
- De vida livre ou, ocasionalmente, parasitas
- Corpo bilateralmente simétrico (assimetria bilateral em alguns); não segmentado; frequentemente com cabeça definida
- Corpo triblástico
- **Celoma** limitado principalmente ao redor do coração, e talvez ao lúmen das gônadas, parte dos rins e, ocasionalmente, parte do intestino
- Epitélio da superfície geralmente ciliado e provido de glândulas de muco e terminações nervosas sensoriais
- Sistema digestivo complexo; órgão raspador (**rádula**) geralmente presente; ânus geralmente localizado na cavidade do manto; **tratos ciliares** internos e externos frequentemente de grande importância funcional
- Músculos circulares, oblíquos e longitudinais presentes na parede do corpo; manto e pé altamente musculares em algumas classes (p. ex., cefalópodes e gastrópodes)
- Sistema nervoso constituído de gânglios pares cerebral, pleural, pedioso e visceral, com cordões nervosos e plexo subepidérmico; gânglios centralizados em anel nervoso nos gastrópodes e cefalópodes
- Órgãos sensoriais do tato, olfato, paladar, equilíbrio e visão (em alguns); o **olho** direto altamente desenvolvido dos cefalópodes (células fotossensoriais da retina voltadas para a fonte de luz) é similar ao olho indireto (células fotossensoriais da retina voltadas contra a fonte de luz) dos vertebrados, mas tem origem como um derivado da epiderme em contraste com o olho cerebral dos vertebrados
- Reprodução assexuada ausente

- Formas **monoicas** e **dioicas**; **clivagem espiral**; larva ancestral do tipo **trocófora**, muitos também com larva **véliger**, alguns com desenvolvimento direto
- Um ou dois rins (**metanefrídios**) que se abrem para dentro da cavidade pericárdica e geralmente drenam para dentro da cavidade do manto
- Troca gasosa através das brânquias, pulmão, manto ou superfície corporal
- **Sistema circulatório aberto** (secundariamente fechado nos cefalópodes) de coração (geralmente com três câmaras), vasos sanguíneos e seios; pigmentos respiratórios no sangue

Pé

O pé dos moluscos (Figura 16.3) pode estar diversamente adaptado para locomoção, para fixação a um substrato ou para uma combinação de funções. É, geralmente, uma estrutura ventral, em forma de sola, na qual ondas de contração muscular promovem uma locomoção por rastejamento. Há, entretanto, muitas modificações, como o pé discoide das lapas, usado para adesão, o pé lateralmente comprimido ou "pé em machadinha" dos bivalves, ou o sifão para a propulsão a jato em lulas e polvos. O muco secretado é frequentemente usado como um auxiliar para a adesão, ou como esteira viscosa por pequenos moluscos que deslizam por ação ciliar.

Nos caramujos, caracóis e bivalves, o pé é estendido hidraulicamente a partir do corpo, por ingurgitamento com sangue. As formas cavadoras podem estender o pé para dentro do lodo ou areia, expandi-lo com a pressão sanguínea e, então, usá-lo assim ingurgitado como uma âncora para puxar o corpo para a frente. Nas formas pelágicas (livre-nadantes), o pé pode estar modificado em parapódios aliformes, ou nadadeiras delgadas, móveis, para a natação.

Massa visceral

Manto e cavidade do manto

O manto é uma bainha de pele que se estende a partir da massa visceral e pende de cada lado do corpo, protegendo as partes moles e criando, entre ela própria e a massa visceral, um espaço denominado cavidade do manto. A superfície externa do manto secreta a concha.

A cavidade do manto (Figura 16.3) desempenha importantíssimo papel na vida de um molusco. Ela comumente abriga os órgãos respiratórios (brânquias ou pulmão), os quais se desenvolvem a partir do manto, e a própria superfície exposta do manto serve também para trocas gasosas. Os produtos dos sistemas digestivo, excretor e reprodutor são lançados na cavidade do manto. Nos moluscos aquáticos, uma contínua corrente de água mantida por cílios da superfície do corpo, ou por ação muscular bombeadora, traz oxigênio para dentro e, em algumas formas, alimento. Essa mesma corrente de água também arrasta dejetos para fora e carrega elementos reprodutivos para o ambiente externo. Nas formas aquáticas, o manto está geralmente equipado com receptores sensoriais para testar a água do ambiente. Nos cefalópodes (lulas e polvos), o manto muscular e a respectiva cavidade palial geram jato-propulsão usada na locomoção. Para se protegerem, muitos moluscos podem recolher a cabeça ou o pé para dentro da cavidade do manto, a qual é circundada pela concha.

Nas formas mais simples, o ctenídio (brânquia) consiste em um eixo longo, achatado, prolongando-se a partir da parede da cavidade do manto (Figura 16.5). Muitos filamentos foliáceos projetam-se a partir do eixo central. A água é impelida por cílios entre os filamentos branquiais, e o sangue difunde-se através do filamento vindo de um vaso aferente e passando para um vaso eferente, ambos situados no eixo central. A direção do movimento do sangue é oposta àquela da água, estabelecendo-se assim um mecanismo de troca em contracorrente (ver Capítulo 31). Os dois ctenídios estão localizados em lados opostos da cavidade do manto, e dispostos de tal forma que a cavidade é dividida funcionalmente em uma câmara inalante e outra exalante. O arranjo básico das brânquias é modificado de várias maneiras em muitos moluscos.

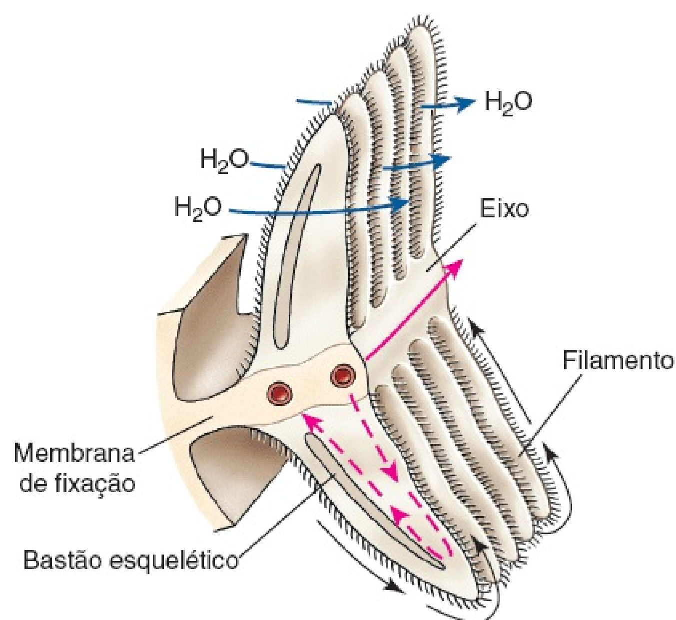


Figura 16.5 Condição primitiva do ctenídio dos moluscos. A circulação da água entre os filamentos branquiais é promovida por cílios, e o sangue difunde-se através do filamento vindo do vaso aferente e passando para o vaso eferente. As *setas pretas* indicam correntes ciliares limpadoras. As *setas vermelhas* indicam o fluxo sanguíneo.

Concha

A concha dos moluscos, quando presente, é secretada pelo manto e revestida por ele, tipicamente por três camadas (Figura 16.6A). O **perióstraco** é a camada orgânica mais externa, composta de uma substância orgânica denominada conchiolina, a qual consiste em proteína associada a quinonas. O perióstraco ajuda a proteger as camadas calcárias subjacentes contra a erosão causada por organismos perfuradores. Ele é secretado por uma prega da margem do manto, e o crescimento ocorre somente na margem da concha. Nas partes mais velhas da concha, o perióstraco, frequentemente, torna-se desgastado. A **camada prismática** mediana é constituída de prismas densamente compactados de carbonato de cálcio (de aragonita ou de calcita) depositados em matriz proteica. Ela é secretada pela margem glandular do manto, e o aumento no tamanho da concha ocorre nas margens desta à medida que o animal cresce. A camada interna da concha, ou **camada nacarada**, fica em contato com o manto, sendo secretada continuamente pela superfície deste último, de tal forma que o nácar aumenta em espessura durante a vida do animal. O nácar calcário é depositado em lâminas finas. Lâminas muito finas e onduladas resultam na madrepérola iridescente encontrada nos abalones (*Haliotis*), nas conchas compartimentadas dos náutilos (*Nautilus*) e em muitos bivalves. Essas conchas podem ter de 450 a 5.000 camadas paralelas de carbonato de cálcio cristalino para cada centímetro de espessura.

Há muita variação na estrutura da concha entre os moluscos. Os de água doce comumente têm um perióstraco espesso que dá alguma proteção contra ácidos produzidos na água pela decomposição de detritos foliares. Em muitos moluscos marinhos, o perióstraco é relativamente fino e, em alguns, ausente. O cálcio necessário provém da água circundante, do solo ou do alimento. A primeira concha aparece durante o período larval e cresce continuamente por toda vida.

Estrutura interna e função

As trocas gasosas ocorrem em órgãos respiratórios especializados, como nos ctenídios, brânquias e pulmão secundários, bem como através da superfície corporal, particularmente do manto. Há um **sistema circulatório aberto** com um coração propulsor, vasos e seios sanguíneos. Em um sistema circulatório aberto, o sangue não fica inteiramente contido em vasos sanguíneos; pelo contrário, ele flui através de vasos em algumas regiões do corpo e penetra em seios abertos em outras partes (ver Capítulo 31). Um sistema circulatório aberto é menos eficiente em prover oxigênio a todos os tecidos do corpo, sendo, portanto, comum encontrá-lo em animais vagarosos. Os insetos são uma notável exceção, mas nesses animais o oxigênio é distribuído pelo sistema traqueal, não pelo sistema circulatório. Em um sistema circulatório fechado, o sangue circula pelos tecidos contido em vasos sanguíneos. A maioria dos cefalópodes tem sistema circulatório fechado, com vasos e capilares.

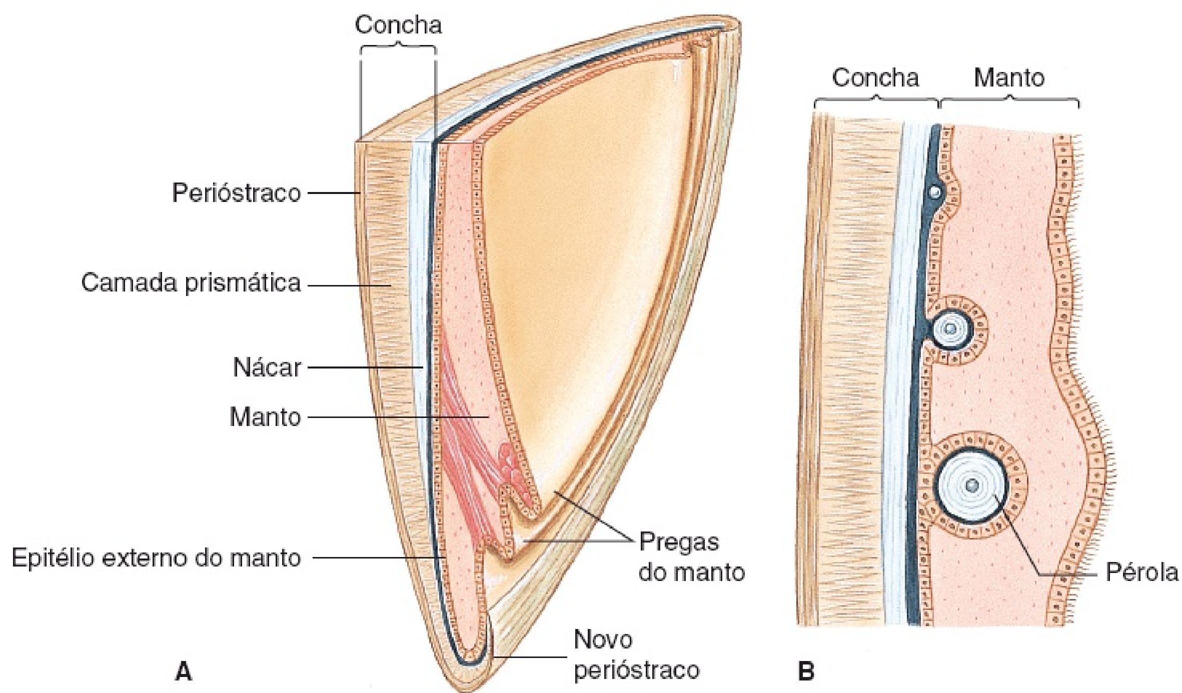


Figura 16.6 A. Seção vertical diagramática da concha e manto de um bivalve. O epitélio externo do manto secreta a concha; o epitélio interno é geralmente ciliado. **B.** Formação de pérola entre o manto e a concha à medida que um parasito ou fragmento de areia sob o manto torna-se coberto com nácar.

O trato digestivo é complexo e altamente especializado, de acordo com os hábitos alimentares dos vários moluscos e, geralmente, provido com extensos tratos ciliares. A maioria dos moluscos tem um par de rins (**metanefrídios**, um tipo de nefrídio no qual a extremidade interna abre-se para dentro do celoma por um **nefróstoma;** ver Capítulo 30). Em muitos moluscos, os ductos dos rins também servem como via para a liberação de ovos e espermatozoides.

O **sistema nervoso** consiste em vários pares de gânglios com cordões nervosos conectivos, sendo geralmente mais simples que aquele dos anelídeos e artrópodes. O sistema nervoso é dotado de células neurossecretoras que, pelo menos em certos caracóis de respiração aérea, produzem um hormônio de crescimento e funcionam na osmorregulação. Há vários tipos de órgãos sensoriais altamente especializados.

Reprodução e história de vida

A maioria dos moluscos é dioica, embora alguns deles sejam hermafroditas. A larva **trocófora** livre-nadante que emerge do ovo em muitos moluscos é notavelmente semelhante àquela dos anelídeos (Figura 16.7). A metamorfose direta de um trocófora em um pequeno juvenil, como dos quítons, é considerada como ancestral para os moluscos. Entretanto, em muitos grupos (especialmente gastrópodes e bivalves) o estágio de trocófora dá origem a um estágio larval exclusivo dos moluscos, denominado **véliger**. A larva véliger livre-nadante (Figura 16.8) tem os primórdios do pé, concha e manto. Em muitos moluscos, o estágio de trocófora ocorre no ovo, do qual eclode um véliger que se torna o único estágio livre-nadante. Nos cefalópodes, alguns bivalves e caramujos de água doce e alguns marinhos não se observam larvas livre-nadantes; em vez disso, os juvenis eclodem diretamente dos ovos.

As larvas trocóforas (Figura 16.7) são diminutas, translúcidas, algo cônicas, dotadas de um cinturão ciliar proeminente (prototróquio) e, algumas vezes, de um ou dois cinturões ciliares acessórios. Elas caracterizam os moluscos e os anelídeos apresentando um padrão de desenvolvimento embrionário ancestral e são, em geral, consideradas homólogas entre os dois filos. Algumas formas de larva trocoforoide ocorrem também em turbelários, nemertinos, braquiópodes, foronídeos, sipunculídeos e equiuróideos marinhos; esse fato, somado a evidências moleculares, fornece embasamento a um grupo taxonômico denominado Trochozoa, dentro do superfilo Lophotrocozoa.

CLASSES DE MOLUSCOS

Por mais de 50 anos, os taxonomistas reconheceram cinco classes de moluscos que existem hoje: Amphineura, Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia (também denominada Pelecypoda) e Cephalopoda. A descoberta de *Neopilina* na década de 1950

acrescentou outra classe (Monoplacophora), e Hyman[1] sustentou que solenogásters e quítons constituíam classes separadas (Aplacophora e Polyplacophora), colocando em desuso o nome Amphineura. Subsequentemente, a Aplacophora foi dividida nos grupos-irmãos Caudofoveata e Solenogastres.[2] Os membros de ambos os grupos são vermiformes e desprovidos de concha, com escamas calcárias ou espículas no tegumento. Eles têm cabeça reduzida sem nefrídios. Apesar dessas similaridades, há diferenças importantes entre esses grupos.

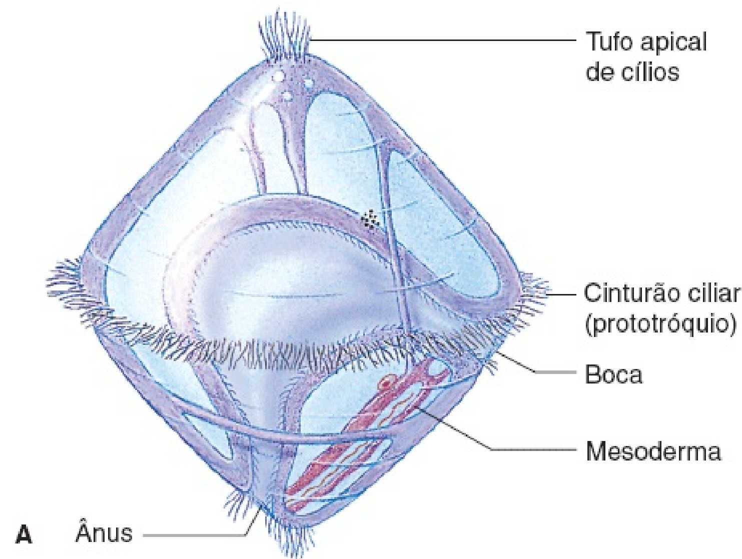




Figura 16.7 A. Larva trocófora generalizada. Moluscos e anelídeos com padrão ancestral de desenvolvimento embrionário têm larvas trocóforas, como ocorre em vários outros filos. **B.** Trocófora do verme *Spirobranches spinosus* (Annelida).



Figura 16.8 Véliger de um caramujo, *Pedicularia*, nadando. Os adultos são parasitos de corais. As projeções ciliadas (véu) desenvolvem-se do prototróquio da trocófora (Figura 16.7).

Classe Caudofoveata

Os membros da classe Caudofoveata compreendem cerca de 120 espécies de organismos marinhos vermiformes, que variam de 2 a 140 mm de comprimento (Figura 16.9). Eles são, em sua maioria, cavadores que se posicionam verticalmente no interior do sedimento, com a extremidade posterior, onde estão a cavidade do manto e respectivas brânquias, situada à entrada da galeria. Alimentam-se principalmente de microrganismos e detritos. Eles possuem um escudo oral, um órgão aparentemente associado a seleção e tomada de alimento, e uma rádula. Têm um par de brânquias e são dioicos. O plano corporal dos caudofoveatos pode ter mais características em comum com o ancestral dos moluscos do que qualquer outro grupo atual. Essa classe é por vezes denominada Chaetodermomorpha.



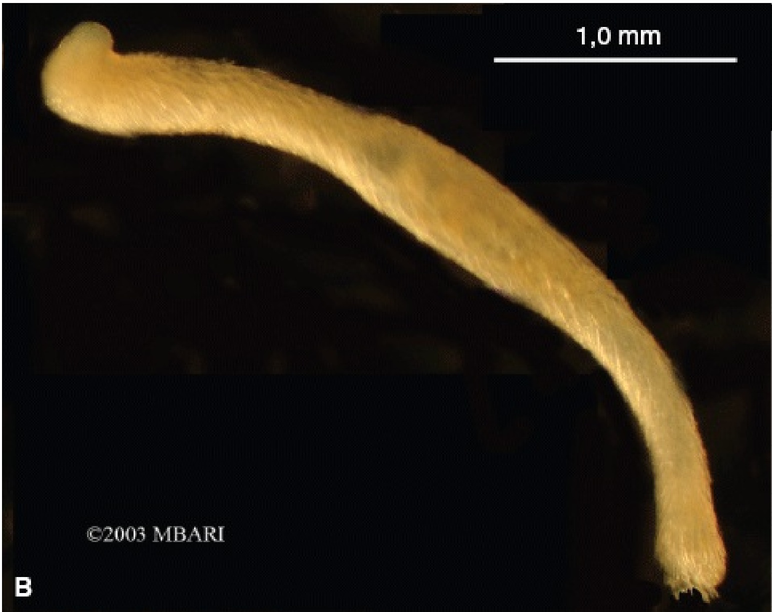


Figura 16.9 As espículas são claramente visíveis na pele dos solenogastres e dos caudofoveatos. **A.**

Neomeniomorpha, um solenogáster. **B.** *Chaetoderma elegans*, um caudofoveato.

Classe Solenogastres

Os solenogásters (Figura 16.9) constituem um pequeno grupo de cerca de 250 espécies de animais marinhos muito similares aos caudofoveatos. Os solenogásters, entretanto, geralmente não têm rádula, nem brânquias (embora estruturas respiratórias secundárias possam estar presentes). O pé é representado por um estreito sulco mediano ventral, o sulco pedioso. Eles são hermafroditas. Os solenogásters são habitantes de fundo e frequentemente vivem e se alimentam de cnidários. Essa classe é por vezes denominada Neomeniomorpha.

Classe Polyplacophora | Quítons

Os quítons (Gr. armadura, túnica) (Figura 16.10) representam um grupo mais diversificado de moluscos, reunindo cerca de 1.000 espécies descritas. São animais um tanto achatados dorsoventralmente, com a superfície dorsal convexa guarnecida com sete a oito placas calcárias articuláveis, ou valvas, daí o nome Polyplacophora ("portadores de muitas placas"). As placas se sobrepõem posteriormente, e são geralmente de colorido fosco para combinar com o tom das rochas sobre as quais os quítons aderem. A cabeça e os órgãos sensoriais cefálicos são reduzidos, mas estruturas fotossensoriais (**estetos**), que penetram nas placas, têm forma de olhos em alguns quítons.

Os quítons são em sua maioria pequenos (2 a 5 cm); a maior espécie, *Cryptochiton* (Gr. *crypto*, escondido, + *chiton*, armadura), raramente excede 30 cm. Esses moluscos preferem superfícies rochosas nas regiões entremarés, embora alguns vivam a grandes profundidades. Muitos quítons são organismos "caseiros", que vagueiam a curtas distâncias em torno de uma área restrita em busca de alimento. A maioria alimenta-se projetando a rádula a partir da boca e raspando algas das rochas. A raspagem é auxiliada pelos dentes radulares reforçados com magnetita, mineral que contém ferro. O quíton *Placiphorella velata*, entretanto, é uma espécie predadora incomum que captura pequenos invertebrados usando uma aba cefálica especializada. Um quíton fixa-se tenazmente à rocha com seu pé amplo e chato; se removido, pode enrolar o corpo como um tatuzinho de jardim para se proteger.



Figura 16.10 Quíton muscoso, *Mopalia muscosa*. A superfície superior do manto, ou "cinturão", é coberta com pelos e cerdas, uma adaptação para defesa.

O manto forma um cinturão ao redor da margem das placas e, em algumas espécies, as dobras do manto cobrem parcial ou completamente as placas. Comparada com outras classes de moluscos, a cavidade do manto dos poliplacóforos estende-se ao longo dos lados do pé, e as brânquias são mais numerosas. As brânquias estão suspensas a partir do teto da cavidade do manto, ao longo de cada lado do amplo pé ventral (Figura 16.11). Com o pé e a margem do manto aderindo firmemente ao substrato, esses sulcos tornam-se câmaras fechadas, abertas apenas nas extremidades. A água entra para os sulcos anteriormente, flui através das brânquias, trazendo um suprimento contínuo de oxigênio, e sai posteriormente. Na maré baixa, as margens do manto podem ser pressionadas fortemente contra o substrato para diminuir a perda d'água, mas em algumas circunstâncias essas margens podem ser mantidas abertas para uma limitada respiração aérea. Um par de **osfrádios** (órgãos sensoriais quimiorreceptores para testar a água) ocupam os sulcos do manto, próximo ao ânus de muitos quítons.

Sangue impulsionado pelo coração dotado de três câmaras chega às brânquias por meio de uma aorta e dos seios. Um par de rins (metanefrídios) conduz excretas da cavidade pericárdica para o exterior. Dois pares de nervos longitudinais conectam-se na região bucal.

Na maioria dos quítons, os sexos são separados, e as larvas trocóforas se metamorfoseiam diretamente em juvenis, sem um estágio intermediário de véliger.

Classe Monoplacophora

Por muito tempo, os monoplacóforos foram considerados extintos; eram conhecidos somente a partir de conchas da Era Paleozoica. Entretanto, em 1952, espécimes vivos de *Neopilina* (Gr. *neo*, novo, + *pilos*, capuz de feltro) foram dragados do fundo do mar próximo à costa oeste da Costa Rica. São conhecidas, atualmente, cerca de 25 espécies de monoplacóforos. Esses moluscos são pequenos e têm uma concha baixa, de contorno arredondado, e pé em forma de sola rastejadora (Figura 16.12). A boca apresenta a rádula característica. Apresentam semelhanças superficiais com as lapas, mas, ao contrário da maioria dos moluscos, alguns órgãos são repetidos serialmente. Esses animais têm de três a seis pares de brânquias, dois pares de átrios do coração, de três a sete pares de metanefrídios, um ou dois pares de gônadas e um sistema nervoso em forma de escada com 10 pares de nervos pedais. A repetição serial de órgãos ocorre nos quítons, embora em grau mais limitado. Qual seria a explicação para a repetição de conjuntos de estruturas corporais nesses animais? Em um verme anelídeo, há repetição de estruturas do corpo em cada segmento (ver Capítulo 17). São as estruturas repetidas indicações de que os moluscos tinham um ancestral segmentado (metamérico)? A maioria das pesquisas atuais indica que *Neopilina* exibe pseudometamerismo e que os moluscos não tiveram um ancestral metamérico. Um estudo sugere que os monoplacóforos e os poliplacóforos sejam táxons-irmãos, e que a repetição seriada de estruturas tenha surgido no ancestral desses dois grupos.

Classe Gastropoda

Entre os moluscos, a classe Gastropoda é, de longe, a maior e a mais diversa, reunindo mais de 70.000 espécies atuais e mais de 15.000 fósseis. Ela reúne tamanha diversidade que não existe em nosso idioma um termo geral único que possa ser aplicado para designá-la. A Gastropoda inclui os caracóis, lapas, lesmas terrestres e marinhas, búzios, litorinas, lebres-do-mar e borboletas-do-mar. Eles variam desde formas marinhas até os caracóis e lesmas terrestres com respiração aérea. Os gastrópodes são animais geralmente vagarosos, sedentários, porque a maioria deles tem concha pesada e locomoção lenta. Alguns estão especializados para escalar, nadar ou cavar. As conchas são sua principal defesa.

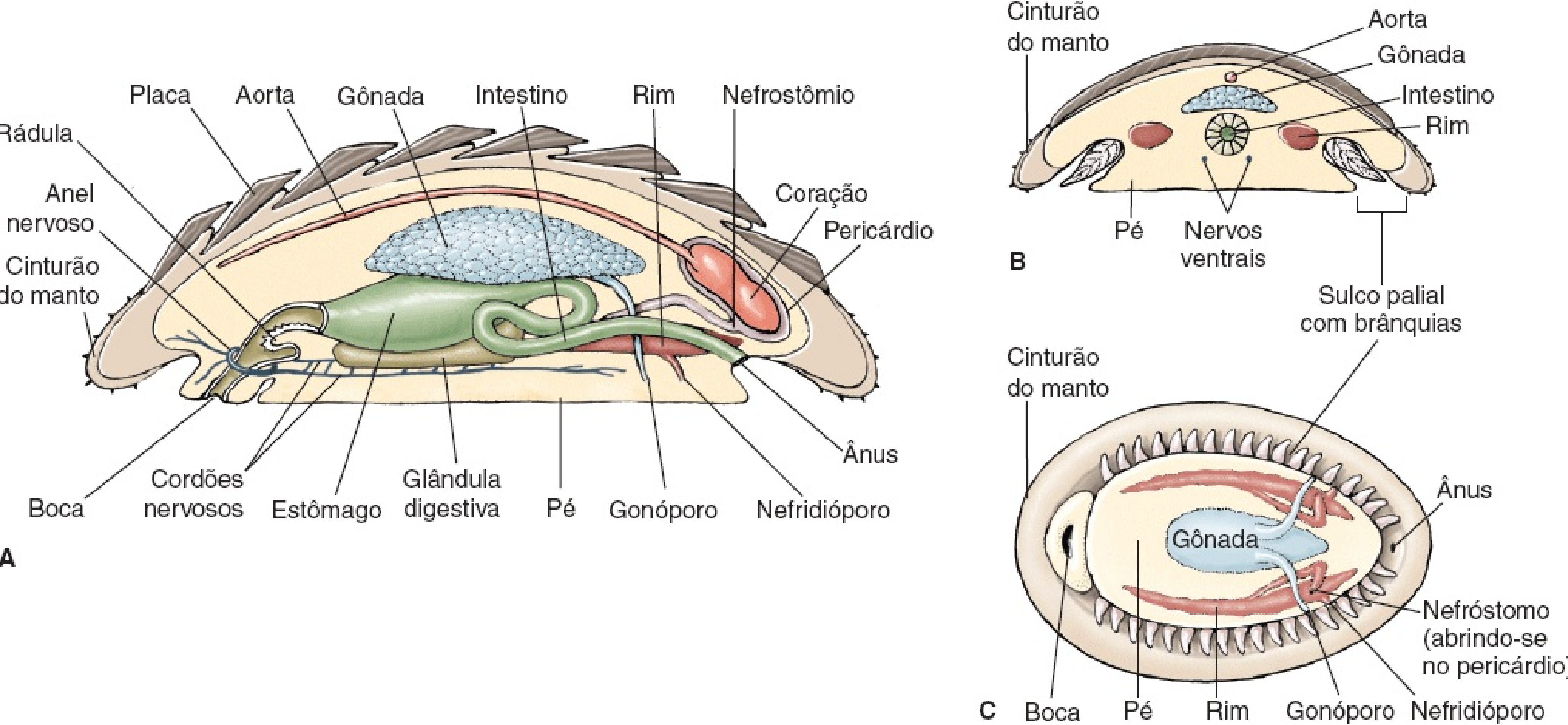


Figura 16.11 Anatomia de um quíton (classe Polyplacophora). **A.** Seção longitudinal. **B.** Seção transversal. **C.** Vista externa ventral.

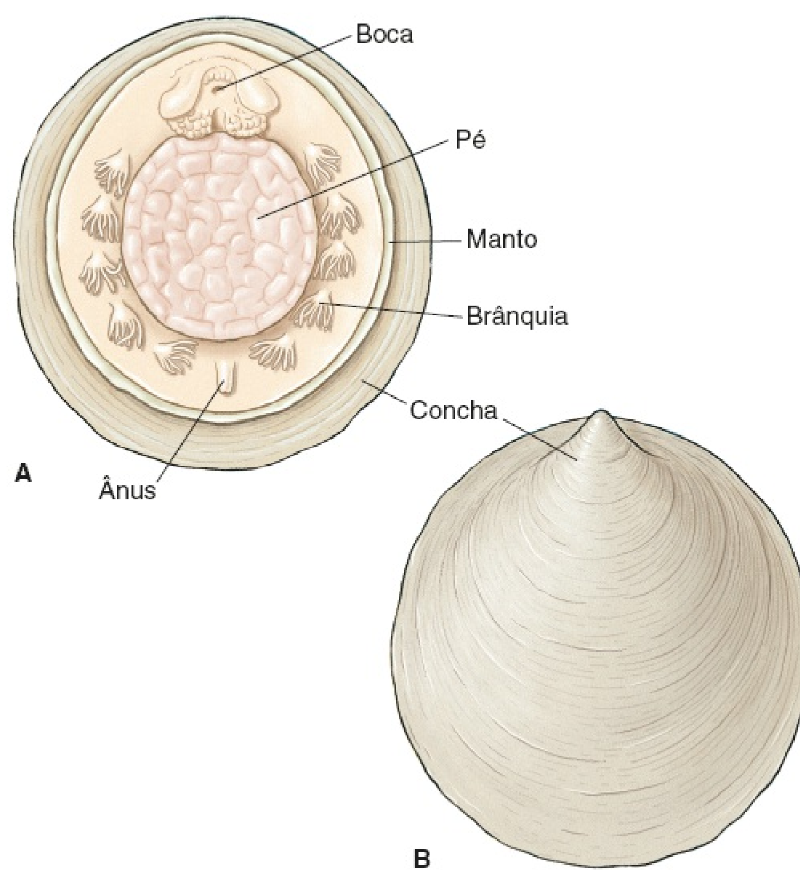


Figura 16.12 *Neopilina*, classe Monoplacophora. Espécimes vivos variam de 3 mm a cerca de 3 cm de comprimento. **A.** Vista ventral. **B.** Vista dorsal.

A concha, quando presente, é sempre uma peça única (**univalve**) e pode ser enrolada ou não. Iniciando pelo **ápice**, o qual contém a **volta** menor e mais velha, as voltas da concha tornam-se sucessivamente maiores e enrolam-se ao redor do eixo central, ou **columela** (Figura 16.13). A concha pode ser **dextrógira**, quando o enrolamento ocorre para a direita, ou **sinistrógira**, quando para a esquerda. A direção do enrolamento é controlada geneticamente e as conchas dextrógiras são as mais comuns. Muitos caracóis têm um **opérculo**, uma placa composta por proteína associada a quinonas que fecha a **abertura** da concha quando o corpo é recolhido para o seu interior.

Os gastrópodes variam desde formas microscópicas até gigantes marinhas, como *Pleuroploca gigantea*, um caramujo com concha de até 60 cm de comprimento, e as lebres-do-mar *Aplysia* (Figura 16.22), das quais algumas espécies atingem 1 m de comprimento. A maioria dos gastrópodes, entretanto, varia entre 1 e 8 cm de comprimento. Alguns gastrópodes fósseis têm até 2 m de comprimento.

É grande a variação de *habitats* dos gastrópodes. Os gastrópodes marinhos são comuns tanto na zona litorânea quanto a grandes profundidades, e alguns são mesmo pelágicos. Alguns estão adaptados à água salobra e outros à água doce. No ambiente terrestre são limitados por fatores como composição mineral do solo e extremos de temperatura, aridez e acidez. Assim mesmo, eles estão amplamente disseminados; alguns têm sido encontrados a grandes altitudes e mesmo em regiões polares. Os gastrópodes ocupam todos os tipos de *habitats*: em pequenos lagos ou grandes corpos d’água, em florestas, pastagens, musgos, sob rochas, subsolo, penhascos escarpados, sobre árvores e sobre os corpos de outros animais. Adotaram com sucesso todos os modos de vida, exceto a locomoção aérea.

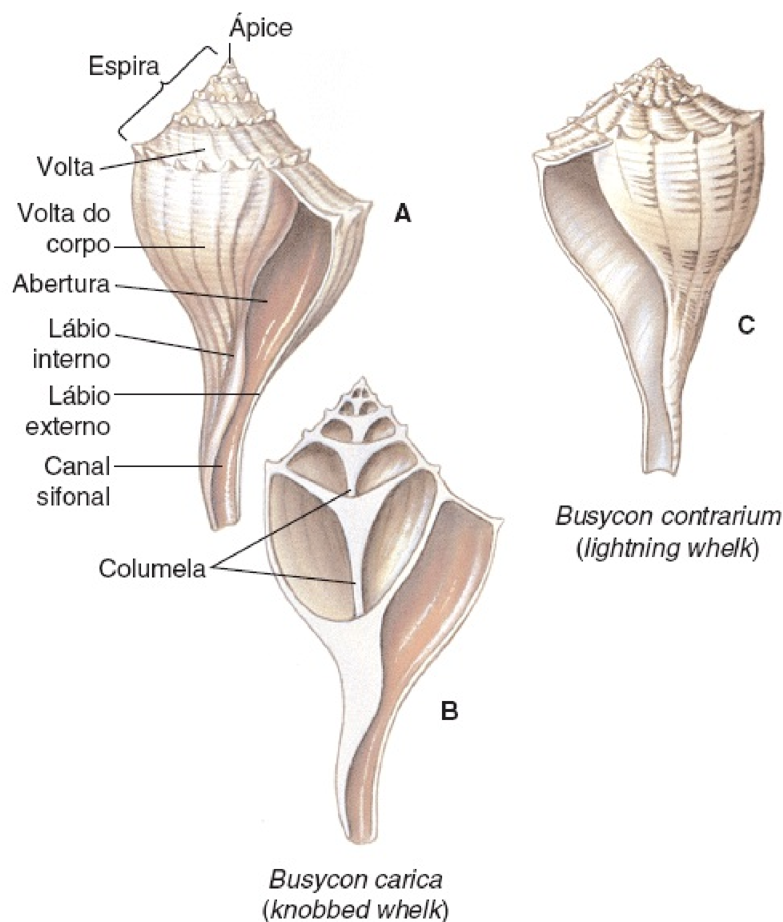


Figura 16.13 Concha do búzio *Busycon*. **A** e **B.** *Busycon carica*, uma espécie com concha dextrógira, ou enrolada para a direita. Uma concha dextrógira tem abertura no lado direito, quando mantida com o ápice para cima e a abertura voltada para o observador. **C.** *B. contrarium*, uma espécie sinistrógira, ou com a concha enrolada para a esquerda.

Os gastrópodes podem ser protegidos por conchas, por secreções tóxicas ou de paladar desagradável e/ou pelo hábito de dissimulação. Algumas espécies são inclusive capazes de utilizar, para sua própria defesa, as células urticantes de cnidários, suas presas. Uns poucos, como *Strombus*, podem desferir golpes ágeis com o pé, o qual é dotado de opérculo pontudo. Entretanto, esses moluscos são comidos por aves, besouros, pequenos mamíferos, peixes e outros predadores. Servindo como hospedeiros intermediários para muitas espécies de parasitas, especialmente trematódeos (Capítulo 14), os caracóis são frequentemente prejudicados pelas fases larvais dos parasitas.

Existem três subclasses de gastrópodes: Prosobranchia, Opisthobranchia e Pulmonata. Elas são descritas mais adiante, mas os nomes dessas subclasses são comumente utilizados para se referir a alguns animais em particular. Exemplos familiares de prosobrânquios incluem as litorinas, lapas, búzios, abalones e cipreídeos. As lesmas-marinhas, lebres-do-mar e nudibrânquios são frequentemente referidos como opistobrânquios. Os pulmonados incluem a maioria das lesmas e caracóis terrestres e de água doce.

Forma e função

Torção. O desenvolvimento embrionário dos gastrópodes varia dependendo do grupo em questão, mas geralmente há um estágio larval de trocófora seguido por um estágio de véliger, quando a concha é inicialmente formada. O véliger tem dois lobos velares ciliados, utilizados na natação, e um pé em desenvolvimento, já evidente (Figura 16.14). Inicialmente, a boca é anterior e o ânus posterior, mas as posições relativas da concha, do trato digestivo e do ânus, da cavidade do manto contendo as brânquias e dos nervos dispostos ao longo de ambos os lados do trato digestivo são alteradas em um processo denominado **torção**.

A torção é em geral descrita como um processo de dois passos. No primeiro passo, um músculo retrator do pé, assimétrico, se contrai e puxa a concha e as vísceras dentro dela (contendo os órgãos do corpo) em 90° no sentido anti-horário, em relação à cabeça. Esse movimento traz o ânus da região posterior para o lado direito do corpo (Figura 16.14). As descrições tradicionais afirmam que o movimento da concha acompanha o da víscera, mas estudos detalhados recentes

demonstraram que o movimento de ambas é independente. Durante os primeiros movimentos da torção, a concha pode ser girada entre 90 e 180° e assumir a posição que persistirá até o estágio adulto. Tradicionalmente, aceitava-se que a cavidade do manto, que abriga as brânquias e o ânus nos animais adultos, movia-se acompanhando o ânus nos primeiros 90° de torção. Entretanto, estudos mostraram que a cavidade do manto desenvolve-se no lado direito do corpo próximo ao ânus, mas inicialmente isolada deste último. Durante o desenvolvimento, ânus e cavidade do manto geralmente se deslocam um pouco mais para a direita, e a cavidade do manto é então remodelada e passa a envolver o ânus. Em uma série mais lenta e variável de transformações, o trato digestivo move-se tanto lateral quanto dorsalmente, ficando o ânus localizado dorsalmente à cabeça e no interior da cavidade do manto (Figura 16.14).

Após a torção, o ânus e a cavidade do manto abrem-se dorsalmente à boca e cabeça. As estruturas do lado esquerdo, como brânquia, rim e átrio do coração, situam-se agora do lado direito, enquanto a brânquia, rim e átrio, originalmente do lado direito, situam-se à esquerda, e os cordões nervosos, torcidos, formam a figura de um "8". Devido ao espaço disponível na cavidade do manto, a extremidade cefálica, sensorial, pode agora ser recolhida para dentro desse espaço e mantida sob a proteção da concha, com o robusto pé e, quando presente, o opérculo, formando uma barreira para o exterior.

A sequência de desenvolvimento já descrita é denominada torção ontogenética. A torção evolutiva compreende a série de transformações que geraram o atual corpo torcido dos gastrópodes a partir de uma forma ancestral não torcida. Tradicionalmente, assume-se que o gastrópode ancestral hipotético apresentava uma cavidade do manto posterior, de forma similar ao molusco ancestral hipotético (Figura 16.3). Desde muito tempo atrás é assumido que as mudanças morfológicas na torção ontogenética representam a sequência das mudanças evolutivas. Entretanto, novos estudos sobre o desenvolvimento de várias espécies de gastrópodes sugerem um cenário diferente; pesquisadores levantam a hipótese de que o gastrópode ancestral tinha duas cavidades laterais do manto, muito similares às de *Neopilina* (Figura 16.12) e quítons (Figura 16.11). Uma cavidade do manto única sobre a cabeça pode ter surgido quando a cavidade do manto lateral esquerda foi perdida e a cavidade direita se expandiu em direção ao meio do corpo após os primeiros 90° de torção. Um estudo minucioso da torção ontogenética demonstra que deslocamentos assincrônicos da concha, cavidade do manto, massa visceral e ânus são possíveis, embora algumas estruturas movam-se juntas em alguns táxons. Em vez de um processo conservado de mudança, a torção tem sido reinterpretada como um estágio anatômico conservado, onde a concha deslocou-se para a posição adulta, e o ânus e a cavidade do manto estão do lado direito do corpo.[3]

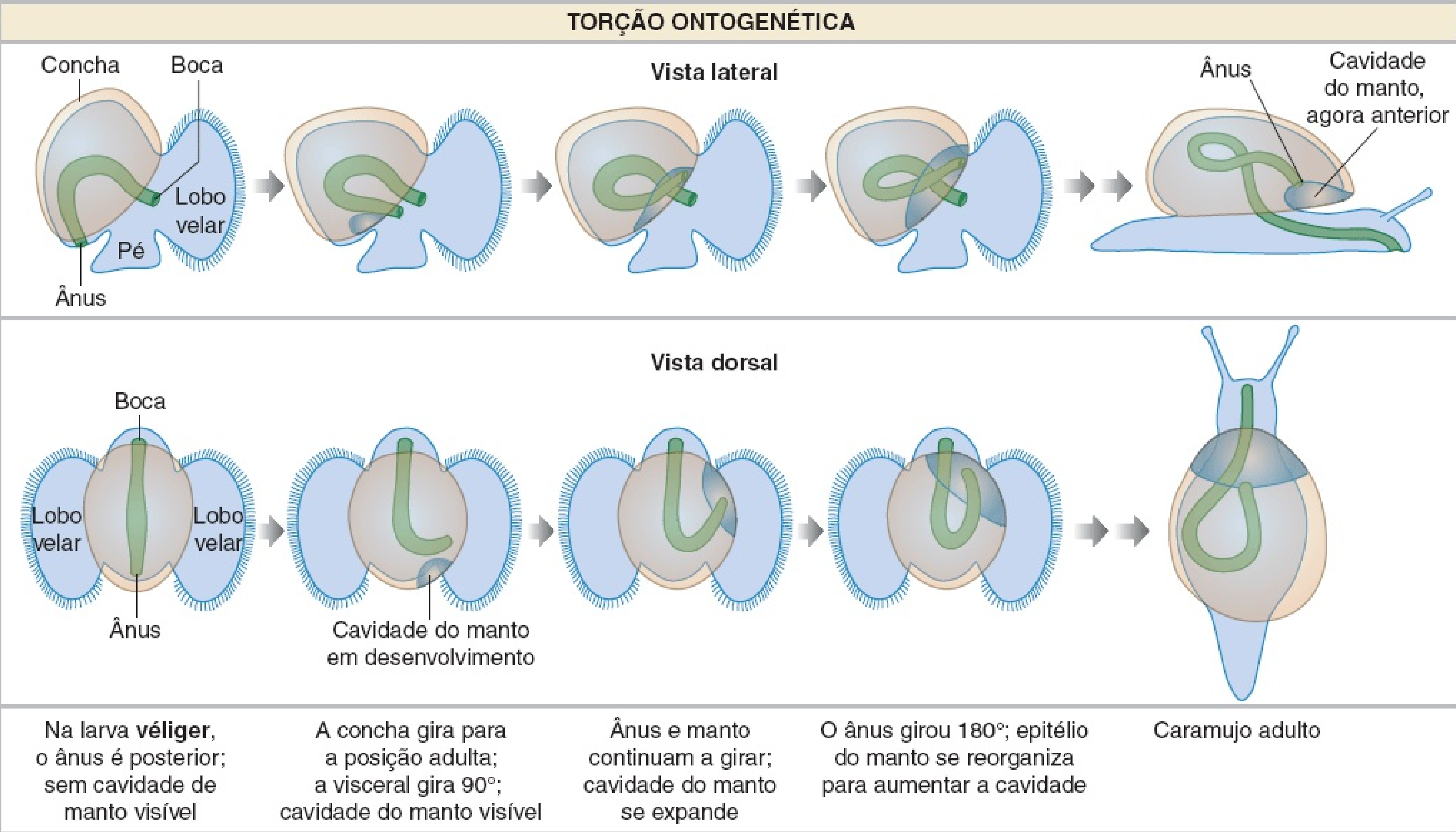


Figura 16.14 Torção ontogenética em uma larva véliger de gastrópode.

Graus variáveis de **destorção** ocorrem em opistobrânquios e pulmonados, e o ânus se abre para o lado direito, ou mesmo para o lado posterior (Figura 16.22). Entretanto, esses dois grupos derivaram de ancestrais com torção completa.

O curioso arranjo resultante da torção, onde o ânus se abre sobre a cabeça e as brânquias, cria a possibilidade de dejetos serem arrastados para trás e sobre as brânquias (**incrustação**) e nos faz pensar sobre quais pressões evolutivas fortes selecionaram tão estranho realinhamento de estruturas corporais. Várias explicações têm sido propostas, mas nenhuma delas satisfazendo inteiramente. Por exemplo, os órgãos sensoriais da cavidade do manto (osfrádios) testariam melhor a água quando voltados na direção do deslocamento do animal. Certamente, as consequências da torção e a necessidade decorrente de evitar a autopoluição da cavidade palial foram muito importantes na subsequente evolução dos gastrópodes. Essas consequências não podem ser exploradas, entretanto, até que tenhamos descrito outra característica incomum dos gastrópodes – o enrolamento.

Enrolamento. Enrolamento, ou enrolamento em espiral, da concha e massa visceral não é o mesmo que torção. O enrolamento pode acontecer no estágio larval simultaneamente com a torção, mas o registro fóssil mostra que o enrolamento é um evento evolutivo independente e que se originou nos gastrópodes antes da torção. Entretanto, todos os gastrópodes atuais descendem de ancestrais com corpo e concha enrolados e torcidos, embora alguns tenham perdido essas características.

Os gastrópodes primitivos tinham concha **planispiral**, bilateralmente simétrica, na qual todas as voltas situam-se em um único plano (Figura 16.15A). Uma concha dessas não era muito compacta, uma vez que cada volta tinha que se situar completamente fora da volta precedente. O problema da reduzida compactação da concha planispiral foi solucionado pela adoção da forma espiral cônica (**conispiral**), na qual cada volta sucessiva situa-se unida lateralmente à precedente (Figura 16.15B). Todavia, essa forma era claramente desequilibrada. Uma distribuição mais equitativa do peso foi alcançada pela mudança de posição da concha, colocando a espira para cima e para trás, com o eixo mantendo-se oblíquo ao eixo longitudinal do pé (Figura 16.15C). Entretanto, o peso e o grande volume da volta principal do corpo, que é a maior volta da concha, exerceram pressão sobre o lado direito da cavidade do manto e, aparentemente, interferiram com os órgãos daquele lado. Analogamente, a brânquia, o átrio e o rim do lado direito foram perdidos na maioria dos gastrópodes atuais, levando a uma condição de *assimetria bilateral*. Surpreendentemente, algumas espécies atuais retornaram secundariamente à forma planispiral da concha.

Embora a perda da brânquia direita seja provavelmente uma adaptação ao transporte de uma concha enrolada, essa condição, presente na maioria dos prosobrânquios atuais, tornou possível um meio de evitar o problema da incrustação causado pela torção. A água é drenada para a cavidade do manto pelo lado esquerdo e expelida pelo lado direito, arrastando dejetos provenientes do ânus e do nefridióporo, que se situam próximo do lado direito. Mecanismos pelos quais a incrustação é evitada em outros gastrópodes são mencionados mais adiante.

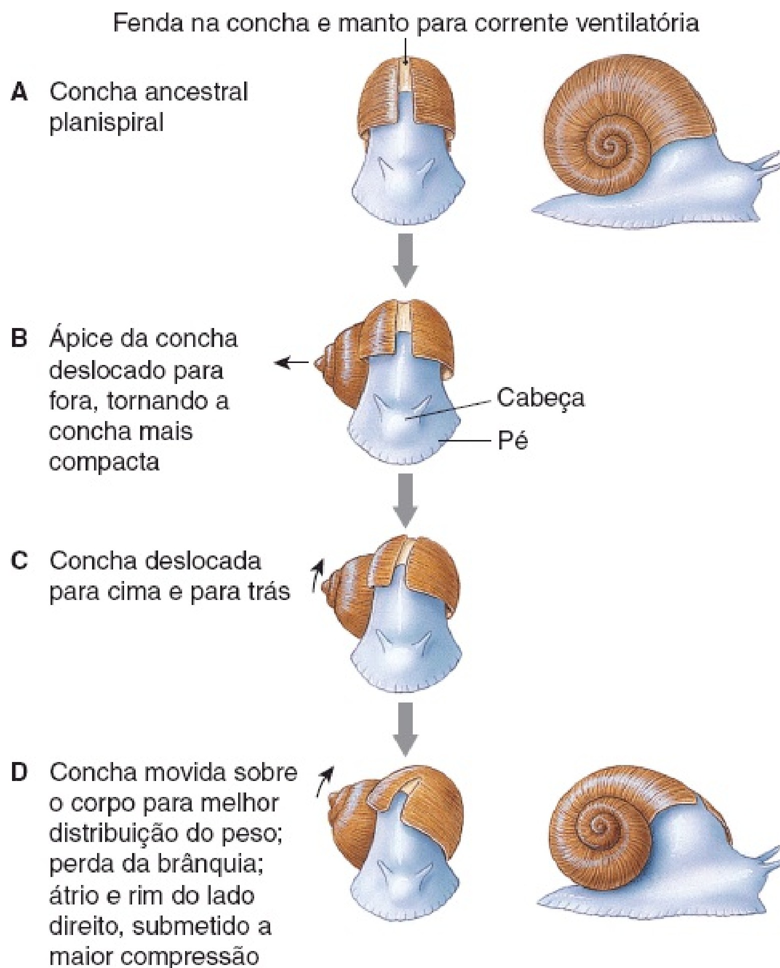


Figura 16.15 Evolução da concha em gastrópodes. **A.** As conchas enroladas mais primitivas eram de forma planispiral, estando cada volta apoiada completamente no perímetro da volta precedente. **B.** Melhor compactação foi alcançada por gastrópodes nos quais cada volta apoia-se parcialmente ao lado da volta precedente. **C** e **D.** Melhor distribuição de peso resultou quando a concha foi deslocada para cima e para trás. Entretanto, algumas formas atuais retornaram secundariamente à forma planispiral da concha.

Hábitos alimentares. Os hábitos alimentares dos gastrópodes são tão variados quanto suas formas e *habitats*, mas todos incluem o uso de alguma adaptação da rádula. A maioria dos gastrópodes é herbívora, raspando e removendo partículas de algas de substratos duros. Alguns herbívoros são pastadores não seletivos, outros pastadores seletivos, e outros ainda são comedores de plâncton. *Haliotis*, o abalone (Figura 16.16A), segura a alga marinha com o pé, da qual arranca pedaços com sua rádula. Caracóis terrestres forrageiam durante a noite.

Alguns caramujos, como *Bullia* e *Buccinum*, são necrófagos que sobrevivem de animais mortos ou em decomposição; outros são carnívoros que rasgam suas presas com os dentes da rádula. *Melongena* alimenta-se de bivalves, especialmente *Tagelus*, a unha-de-velha, introduzindo sua probóscide entre as valvas semiabertas da concha. *Fasciolaria* e *Polinices* (Figura 16.16B) alimentam-se de uma variedade de moluscos, preferivelmente bivalves. *Urosalpinx cinerea*, perfuradores de ostras, abrem buracos através da concha de ostras. A rádula, dotada de três fileiras longitudinais de dentes, dá início à ação perfuradora; a seguir, esses gastrópodes movem-se para frente, protraem um órgão perfurador acessório através de um poro na região anterior da sola do pé e o pressionam contra a concha da ostra, usando agora um agente químico para amolecer a concha. Curtos períodos de raspagem com a rádula alternam-se com longos períodos de atividade química, até que a valva da concha seja atravessada completamente por uma perfeita abertura circular. Com sua probóscide inserida através do orifício, esse caramujo pode alimentar-se continuamente por horas ou dias, usando sua rádula para arrancar pedaços de carne. *Urosalpinx* é atraído para sua presa, de alguma distância, pela percepção de algum componente químico, provavelmente liberado nos resíduos metabólicos da presa.

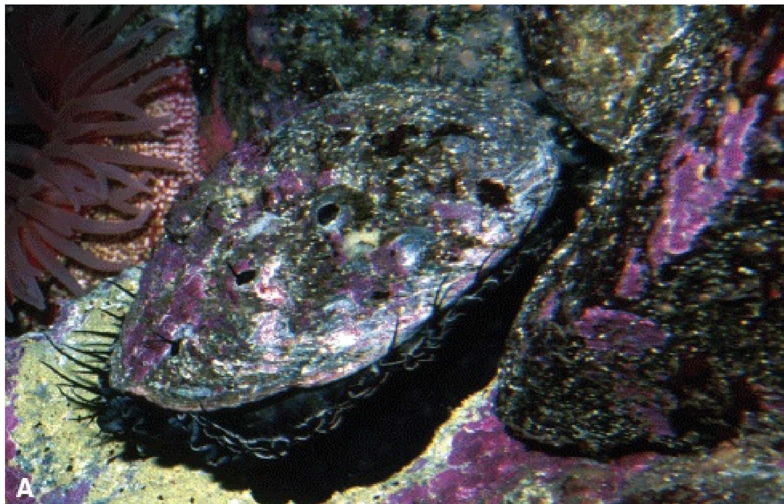




Figura 16.16 A. Abalone vermelho, *Haliotis rufescens*. Esse enorme caramujo similar às lapas é apreciado como alimento e extensivamente comercializado. Os abalones são estritamente vegetarianos, alimentando-se especialmente das algas *kelp* alface-do-mar. **B.** Caramujo-lua, *Polinices lewisii*. Habitante comum de planícies arenosas do litoral da costa oeste dos EUA, o caramujo-lua é um predador de diversos bivalves, inclusive mexilhões. Ele se vale da rádula para abrir buracos na concha de suas vítimas, através dos quais introduz sua probóscide para comer as partes carnosas do bivalve.

A *Cyphoma gibbosum* (Figura 16.21B) e as espécies aparentadas vivem sobre gorgônias (filo Cnidaria, Capítulo 13) e delas se alimentam, em recifes de corais de águas rasas nos trópicos. Esses caracóis são chamados línguas-de-flamingo. Durante as atividades normais, o manto brilhantemente colorido envolve completamente a concha, mas pode ser retraído rapidamente para dentro da abertura quando o gastrópode é perturbado.

Os membros do gênero *Conus* (Figura 16.17) alimentam-se de peixes, vermes e moluscos. Sua rádula é altamente modificada para a captura de presas. Uma glândula impregna os dentes radulares com um veneno altamente tóxico. Quando *Conus* percebe a presença de sua presa, um único dente radular desliza e fica de prontidão na extremidade da probóscide. Tocando a presa, a probóscide expele o dente como um arpão, e o veneno paralisa a vítima imediatamente. Para predadores que se movem vagarosamente, essa é uma adaptação efetiva para prevenir o escape de presas ágeis. Algumas espécies de *Conus* podem desferir ferroadas muito dolorosas, e em várias espécies a ferroada é letal para os humanos. Cada espécie de *Conus* carrega um veneno de peptídios tóxicos (**conotoxinas**) específicos para suas presas preferidas. Conotoxinas são ferramentas valiosas nas pesquisas sobre vários receptores e canais iônicos de células nervosas.

Alguns gastrópodes, como *Strombus gigas*, alimentam-se de depósitos orgânicos presentes na areia ou lodo. Outros coletam o mesmo tipo de detritos orgânicos, mas podem digerir somente os microrganismos neles contidos. Alguns gastrópodes sésseis, como certas lapas, usam cílios branquiais para arrastar material particulado até esses órgãos respiratórios, englobá-lo em uma bola de muco e transportá-lo até a boca. Algumas borboletas-do-mar secretam uma rede mucosa para capturar pequenas formas planctônicas; a seguir, recolhem a rede para dentro da boca.

Naqueles que usam de mecanismos ciliares para obtenção do alimento, os estômagos têm áreas de seleção, e a maior parte da digestão é intracelular nas glândulas digestivas. Outras formas maceram o alimento usando a rádula e, algumas vezes, uma moela e, a seguir, digerem-no fora da célula no lúmen do estômago ou nas glândulas digestivas.

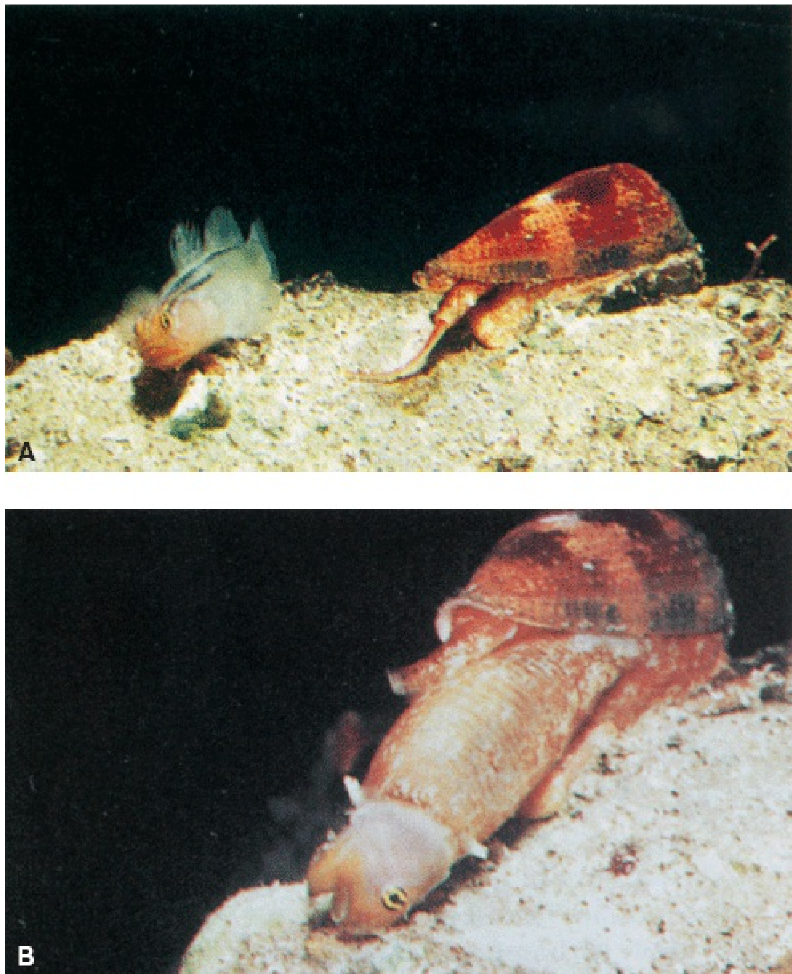


Figura 16.17 *Conus* estende sua probóscide longa, vermiforme. **A.** Quando um peixe tenta consumir esse saboroso petisco, o *Conus* ferroa-o na boca e o mata. **B.** O caramujo engole o peixe com o seu estômago distensível, para regurgitar as escamas e os ossos algumas horas mais tarde.

Forma e função interna. A respiração na maioria dos gastrópodes é realizada por um **ctenídio** (duas **brânquias** é a condição primitiva, encontrada em alguns prosobrânquios) localizado na cavidade do manto. No entanto, algumas formas aquáticas são desprovidas de ctenídios e dependem do manto e da epiderme do corpo. Após a perda de uma das brânquias em algumas linhagens de prosobrânquios, a maioria perdeu também a metade da brânquia remanescente, e o eixo central tornou-se unido à parede da cavidade do manto (Figura 16.18). Assim, eles lograram o arranjo branquial mais eficiente para o modo pelo qual a água circula pelo interior da cavidade do manto (entrando por um lado e saindo pelo outro).

Os pulmonados não têm brânquias, mas têm uma área do manto altamente vascularizada, a qual serve como um **pulmão** (Figura 16.19). A maior parte da margem do manto adere às costas do animal, e o pulmão abre-se para o exterior por meio de uma pequena abertura, denominada **pneumostômio**. A cavidade do manto enche-se de ar pela contração do assoalho do manto. Muitos pulmonados aquáticos precisam vir à tona para expelir uma bolha de ar do pulmão. Para inalar o ar, eles enrolam a borda do manto ao redor do pneumostômio para formar um sifão.

A maioria dos gastrópodes tem nefrídio único (rim). Os sistemas circulatório e nervoso são bem desenvolvidos (Figura 16.19). Este reúne três pares de gânglios conectados por nervos. Os órgãos dos sentidos incluem olhos ou fotorreceptores simples, estatocistos, órgãos tácteis e quimiorreceptores. O tipo de olho mais simples nos gastrópodes é constituído de uma depressão em forma de taça no epitélio, revestida com células pigmentares fotorreceptoras. Em muitos gastrópodes, a taça ocular contém uma lente recoberta por uma córnea. Uma área sensorial denominada **osfrádio**, localizada na base do sifão inalante da maioria dos gastrópodes, é quimiorreceptora em algumas formas, embora sua função possa ser mecanorreceptora, ou mesmo desconhecida em outras.

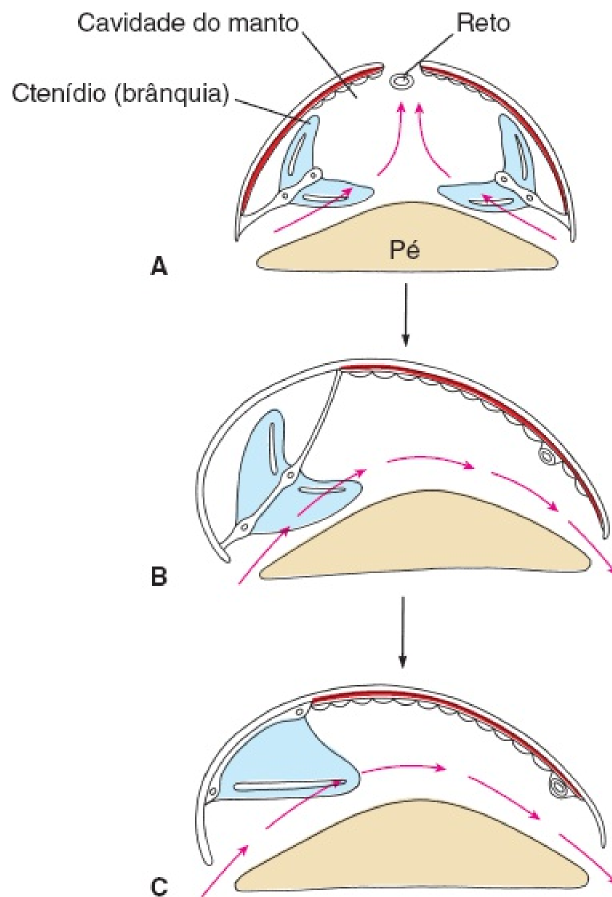


Figura 16.18 Evolução das brânquias nos gastrópodes. **A.** Condição primitiva com duas brânquias e corrente exalante de água deixando a cavidade do manto por uma fenda ou furo dorsal. **B.** Condição após a perda de uma brânquia. **C.** Condição derivada encontrada na maioria dos gastrópodes marinhos, na qual os filamentos de um dos lados da brânquia remanescente são perdidos e o eixo fixa-se à parede do manto. *Nota*: os termos *ctenídio* e *brânquia* referem-se à estrutura respiratória, mas a maioria dos biólogos limita o uso de ctenídio para se referir às brânquias amplamente estendidas nos bivalves.

Figura 16.19 Anatomia de um caracol pulmonado.

Há gastrópodes tanto dioicos quanto monoicos. Muitos realizam cerimônias de corte. Durante a cópula em espécies

monoicas, há troca de espermatozoides ou espermatóforos (feixes de espermatozoides). Muitos pulmonados terrestres lançam um dardo a partir de um saco do dardo (Figura 16.19), injetando-o no corpo do parceiro para aumentar a excitação antes da cópula. Após a cópula, cada parceiro deposita seus ovos em cavidades rasas no solo. Gastrópodes com características reprodutivas mais primitivas expelem ovos e espermatozoides para a água do mar, onde ocorre a fecundação e os embriões eclodem brevemente como larvas trocóforas livre-nadantes. Na maioria dos gastrópodes, a fertilização é interna.

Ovos fecundados e envolvidos isoladamente em cápsulas transparentes podem ser eliminados para flutuar entre o plâncton, ou podem ser postos em camadas gelatinosas aderidas ao substrato. Algumas formas marinhas encerram seus ovos em pequenos grupos, ou em grande número, em cápsulas ovígeras resistentes, ou em uma ampla variedade de cápsulas ovígeras (Figura 16.20). A prole geralmente emerge na fase de larva véliger (Figura 16.8), ou pode ficar retida na cápsula ovígera por todo o estágio de véliger e emergir como caracóis juvenis. Algumas espécies, incluindo muitos caramujos de água doce, são ovovivíparas, encubando seus ovos e a prole no oviduto.

Principais grupos de gastrópodes

A classificação tradicional da classe Gastropoda reconhece três subclasses: Prosobranchia, a maior delas, com quase todas as espécies marinhas; Opisthobranchia, um agrupamento que inclui lesmas-do-mar, lebres-do-mar, nudibrânquios, conchas-canoa, todos marinhos; e Pulmonata, que reúne a maioria das espécies de água doce e terrestres. Atualmente, a taxonomia dos gastrópodes está em transformação. As evidências sugerem que Prosobranchia seja parafilética. Opisthobranchia pode ser parafilética, mas Opisthobranchia e Pulmonata juntas, aparentemente, formam um agrupamento monofilético. O número de subclasses de Gastropoda e as relações entre elas têm sido objeto de considerável controvérsia. Por conveniência e organização, continuamos a usar os termos “prosobrânquios” e “opistobrânquios”, reconhecendo que eles podem não representar táxons válidos.

Prosobrânquios. Esse grupo reúne a maioria dos caramujos marinhos e alguns gastrópodes de água doce terrestres. A cavidade do manto é anterior em decorrência da torção, com a brânquia ou brânquias situadas em posição anterior ao coração. A água entra pelo lado esquerdo e sai pelo lado direito, e a margem do manto frequentemente se prolonga em um longo sifão para separar a corrente inalante da exalante. Em prosobrânquios com duas brânquias (p. ex., o abalone *Haliotis* e as lapas de concha perfurada *Diodora*, Figuras 16.16A e 16.21A), a autopoluição da cavidade do manto é evitada com o fluxo exalante da corrente de água dirigindo-se para o teto do manto e saindo através de um ou mais furos na concha.

Os prosobrânquios têm um par de tentáculos. Os sexos são geralmente separados. Um opérculo está frequentemente presente.

Eles variam em tamanho desde as litorinas e pequenas lapas (*Patella* e *Diodora*) (Figura 16.21A) até as enormes conchas de *Pleuroploca*, que crescem até 60 cm em comprimento, fazendo deles os maiores gastrópodes no Oceano Atlântico. Exemplos familiares de prosobrânquios são os abalones (*Haliotis*), os quais têm concha em forma de orelha; os búzios (*Busycon*), os quais depositam seus ovos em cápsulas discoides, com margens carenadas, unidas a um cordão de 1 m de comprimento; as comuns litorinas (*Littorina*); os caracóis-da-lua (*Polinices*); os perfuradores de ostras (*Urosalpinx*), que perfuram ostras; conchas-de-rocha (*Murex*), uma espécie europeia usada para a obtenção da púrpura real dos antigos romanos; e algumas formas de água doce (*Goniobasis* e *Viviparus*).





Figura 16.20 Ovos de gastrópodes marinhos. **A.** O búzio *Kellettia kelleti* deposita cápsulas ovígeras lembrando grãos de trigo; cada cápsula contém centenas de ovos. **B.** Fita de ovos de um nudibrânquio.

Opistobrânquios. Os opistobrânquios constituem um agrupamento peculiar de moluscos que inclui as lesmas-do-mar, lebres-do-mar, borboletas-do-mar e os caramujos-bolha. Quase todos são marinhos; a maioria deles é de águas rasas, vivendo escondidos sob pedras e algas marinhas; uns poucos são pelágicos. Atualmente, nove ou mais ordens de opistobrânquios são reconhecidas. Os opistobrânquios exibem destorção parcial ou completa (Figura 16.22). Assim, o ânus e as brânquias (se presentes) estão deslocados para o lado direito ou para a traseira do corpo. Evidentemente, o problema da autopoluição da cavidade palial é prevenido se o ânus é deslocado para longe da cabeça, em direção posterior. Dois pares de tentáculos são geralmente encontrados, o segundo par frequentemente mais modificado (**rinóforos**, Figura 16.22), com pregas lamelares que aparentemente aumentam a área para a quimiorrecepção. A concha é tipicamente reduzida ou ausente. Todos são monoicos.





Figura 16.21 A. A lapa, *Patella*, possui uma única concha em forma de chápeu achatado. **B.** As línguas-de-flamingo, *Cyphoma gibbosum*, são vistosas habitantes dos recifes de corais do Caribe, onde vivem associadas a gorgônias. Esses caramujos têm concha lisa, creme-alaranjado a rosa, normalmente coberta pelo manto brilhantemente ornamentado.

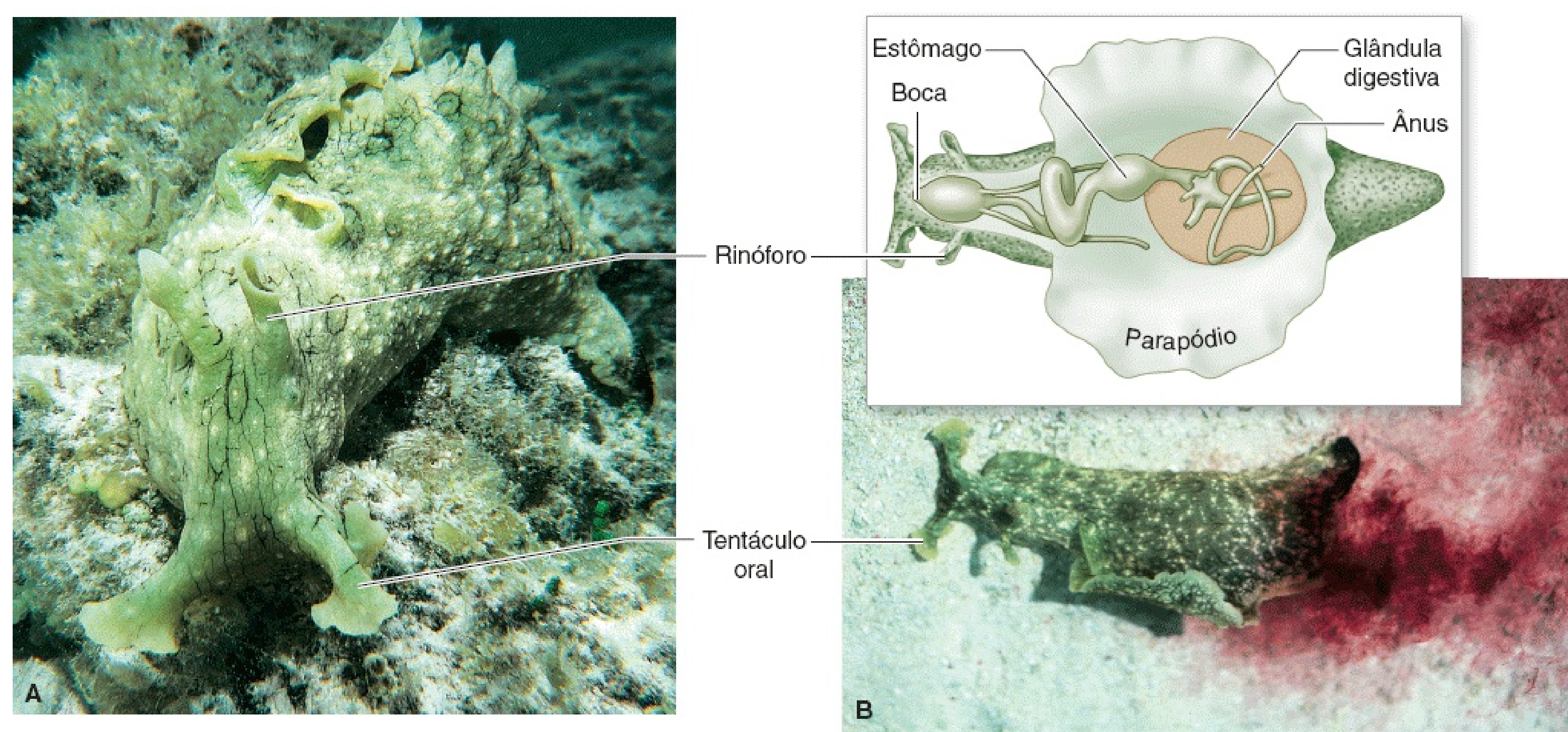


Figura 16.22 A. A lebre-do-mar, *Aplysia dactylomela*, rasteja e nada através de um recife de coral, auxiliada por grandes parapódios aliformes, vistos aqui com bordas onduladas sobre o dorso do corpo. **B.** Quando atacadas, as lebres-do-mar esguicham copiosa quantidade de uma secreção protetora derivada de algas vermelhas, das quais se alimentam. Certas substâncias dessas algas passam da glândula digestiva para a "glândula púrpura", onde são modificadas. Secreções da glândula púrpura deixam o corpo pela cavidade do manto, da mesma forma que os dejetos eliminados pelo ânus. Nas lebres-do-mar, o ânus e a cavidade do manto são posteriores, porque esses animais sofrem destorção durante o desenvolvimento.

As lebres-do-mar (*Aplysia*, Figura 16.22) têm tentáculos anteriores em forma de orelhas e concha vestigial. Nos pterópodes ou borboletas-do-mar (*Corolla* e *Clione*), o pé é modificado em nadadeiras para a natação; eles são, portanto, pelágicos.

Os nudibrânquios são carnívoros e frequentemente de colorido brilhante (Figura 16.23). As lesmas-do-mar emplumadas (Aeolidae), as quais se alimentam principalmente de anêmonas-do-mar e hidroides, apresentam papilas tegumentárias alongadas (**ceratos**) cobrindo o dorso. Elas ingerem os nematocistos de suas presas e transportam aqueles não descarregados para a extremidade dos seus ceratos. Nesse local, os nematocistos são armazenados no interior de cnidossacos que se abrem para o exterior, e o aeolídeo pode usar esses nematocistos roubados para sua própria defesa. *Hermissenda* é um dos nudibrânquios mais comuns da costa oeste dos EUA.

As lesmas-do-mar sacoglossas são caracterizadas por conter um único dente por fileira transversal da rádula, a qual é usada para perfurar células de algas, permitindo à lesma sugar seu conteúdo. De forma similar aos seus primos aeolídeos, alguns sacoglossos podem roubar organelas funcionais de suas presas para seu próprio benefício. De fato, várias espécies desenvolveram ramificações especiais no intestino que percorrem todo o corpo; plastídios fotossintéticos obtidos das algas são direcionados para essas ramificações em vez de serem digeridos, permanecendo funcionais por um tempo considerável. Semelhantemente, alguns nudibrânquios carnívoros aproveitam-se das zooxantelas intactas de cnidários, suas presas (Capítulo 11). Essa habilidade de usurpar a maquinaria fotossintética das presas rendeu a algumas espécies o apelido de "lesmas-marinhas movidas a energia solar" (p. ex., *Elysia crispata*).



Figura 16.23 *Phyllidia ocellata*, um nudibrânquio. Como outras *Phyllidia* sp., essa espécie tem corpo firme, carregado de espículas calcárias densas, e porta brânquias ao longo dos lados, entre o manto e o pé.

Pulmonados. Os pulmonados incluem caracóis terrestres e a maioria dos caramujos de água doce e lesmas (e umas poucas formas marinhas e de água salobra). Eles perderam os ctenídios ancestrais, mas a parede vascularizada do manto tornou-se um pulmão, o qual se enche de ar por contração do assoalho do manto (algumas espécies aquáticas desenvolveram brânquias secundárias na cavidade do manto). O ânus e o nefridióporo abrem-se próximo ao pneumostômio, e dejetos são expelidos forçadamente com o ar ou a água que sai vigorosamente do pulmão. Os pulmonados exibem alguma destorção. Eles são monoicos. Espécies aquáticas têm um par de tentáculos não retráteis, na base dos quais estão situados os olhos; formas terrestres têm dois pares de tentáculos, com o par posterior dotado de olhos (Figura 16.24).

Classe Bivalvia (Pelecypoda)

Os Bivalvia também são chamadas de Pelecypoda, ou animais com "pé em forma de machadinha", como seu nome sugere (Gr. *pelekys*, machadinha, + *pous*, *podos*, pé). São moluscos dotados de duas valvas que incluem mexilhões, vieiras, ostras, teredos (Figuras 16.25 a 16.36). Variam em tamanho desde formas diminutas com 1 a 2 mm de comprimento até as gigantes *Tridacna* do Pacífico Sul, as quais podem atingir mais de 1 m de comprimento e pesar o correspondente a 225 kg (Figura 16.33). Os bivalves são, na sua maioria, sedentários, **filtradores**, que dependem das correntes produzidas pelos cílios das brânquias para recolher material alimentar. Diferente dos gastrópodes, os bivalves não têm cabeça, rádula e a cefalização é reduzida.

A maioria dos bivalves é marinha, mas muitos vivem na água salobra, em cursos d'água e em pequenos e grandes lagos.

Os bivalves de água doce já foram abundantes e muito diversificados em cursos d'água por todo o leste dos EUA, mas eles são agora o grupo de animais mais ameaçados no país. Das mais de 300 espécies outrora presentes, cerca de 2 dúzias estão extintas, mais de 60 são consideradas como em perigo de extinção e cerca de 100 estão ameaçadas. O represamento de rios está entre as mais importantes ameaças a essa espécie. Poluição e sedimentação da mineração, indústria e agricultura estão entre as culpadas. A indústria de pérolas cultivadas usa conchas do solo de bivalves de água doce para estimular a formação de pérolas nas ostras, o que leva à exploração. Além disso, introduções de espécies exóticas agravam esse problema. Por exemplo, o prolífico mexilhão-zebra (ver nota, adiante) fixa-se em grande número sobre os bivalves nativos, exaurindo os suprimentos alimentares (fitoplâncton) na água circundante.



Figura 16.24 A. Caracol pulmonado terrestre. Note os dois pares de tentáculos; o segundo par, maior, é dotado de olhos. **B.** Lesma banana, *Ariolimax columbianus*. Note o pneumostômio.



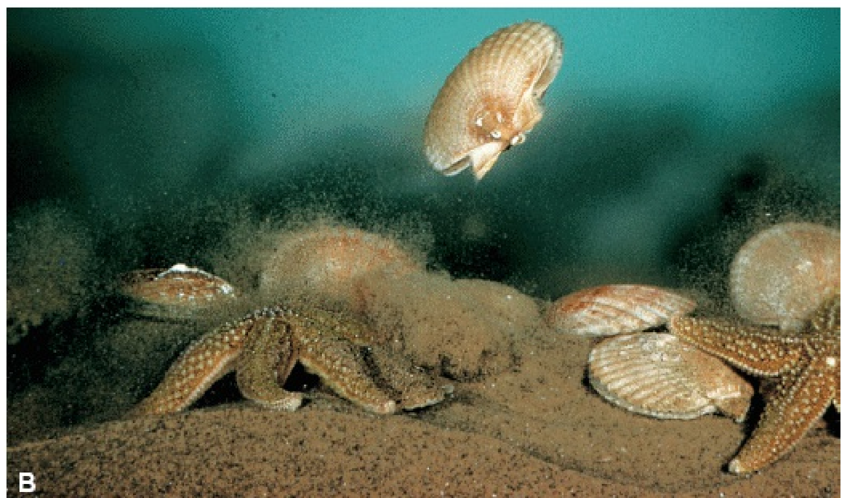


Figura 16.25 Moluscos bivalves. **A.** Mexilhões, *Mytilus edulis*, ocorrem em oceanos setentrionais ao redor do mundo; eles formam densos bancos na zona entremarés. Uma multidão de criaturas marinhas vive protegida sob os mexilhões presos ao substrato. **B.** Vieiras (*Chlamys opercularis*) nadam para fugir ao ataque da estrela-do-mar (*Asterias rubens*). Quando assustados, estes, que são os mais ágeis dos bivalves, nadam batendo vigorosamente suas duas valvas.

Forma e função

Concha. Os bivalves são lateralmente comprimidos, e suas duas conchas (**valvas**) são mantidas unidas dorsalmente por um ligamento da charneira que faz as valvas se afastarem ventralmente. As valvas são trazidas uma de encontro à outra por músculos adutores que atuam em oposição ao ligamento da charneira (Figura 16.26C e D). O **umbo** é a parte mais velha da concha, e o crescimento ocorre em linhas concêntricas ao seu redor (Figura 16.26A).

A produção de pérola é um subproduto de um dispositivo protetor usado pelos animais quando um objeto estranho (grão de areia, parasito ou outro) aloja-se entre a concha e o manto (Figura 16.6). O manto secreta muitas camadas de nácar ao redor do objeto irritante. As pérolas são cultivadas inserindo-se partículas de nácar, geralmente extraídas de conchas de bivalves de água doce, entre a concha e o manto de certa espécie de ostra, seguida da manutenção das ostras em cercados por vários anos. *Meleagrina* é uma ostra usada extensivamente pelos japoneses para o cultivo de pérolas.

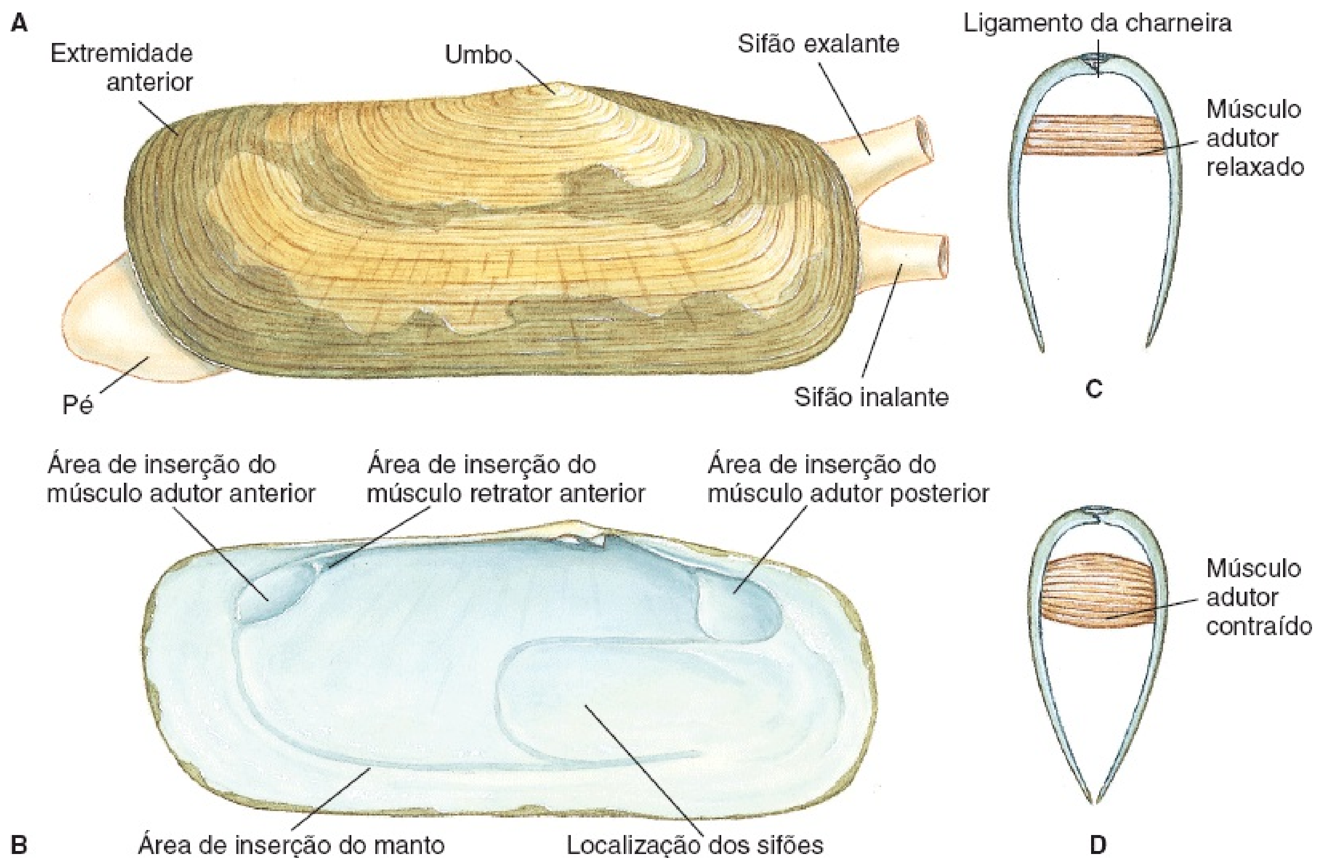


Figura 16.26 *Tagelus plebius*, a unha-de-velha (classe Bivalvia). **A.** Vista externa da valva esquerda. **B.** Interior da valva direita mostrando cicatrizes onde os músculos estavam fixados. O manto estava fixado na sua área de inserção. **C** e **D.** Seções que mostram a função do músculo adutor e do ligamento da charneira. Em **C**, o músculo adutor está relaxado, permitindo ao ligamento da charneira manter as valvas separadas. Em **D**, o músculo adutor está contraído, mantendo as valvas juntas.

Corpo e manto. A **massa visceral** mantém-se suspensa a partir da linha mediana dorsal, e o pé muscular está unido anteroventralmente à massa visceral (Figura 16.27). Os ctenídios pendem de cada lado do corpo, cada um coberto por uma dobra do manto. As margens posteriores das dobras do manto estão modificadas para formar uma abertura exalante dorsal e uma inalante ventral (Figura 16.28A). Em alguns bivalves marinhos, o manto é prolongado, formando longos sifões musculares que lhes permitem cavar para dentro do lodo ou areia e estender os sifões para a coluna d'água acima do sedimento (Figura 16.28B a D).

Locomoção. Os bivalves iniciam o movimento estendendo o pé delgado e muscular entre as valvas (Figura 16.28D). O sangue é impulsionado para dentro do pé, causando a sua dilatação, que age como uma âncora no interior do lodo ou areia; em seguida, músculos longitudinais contraem-se para encurtar o pé e puxar o animal para frente.

As vieiras e as limas nadam com movimentos abruptos de abertura e fechamento das valvas, para gerar uma espécie de jato-propulsão. As bordas do manto podem direcionar de tal modo a corrente de água expelida (jato) que o bivalve pode virtualmente nadar em qualquer direção (ver Figuras 16.25B e 16.29).

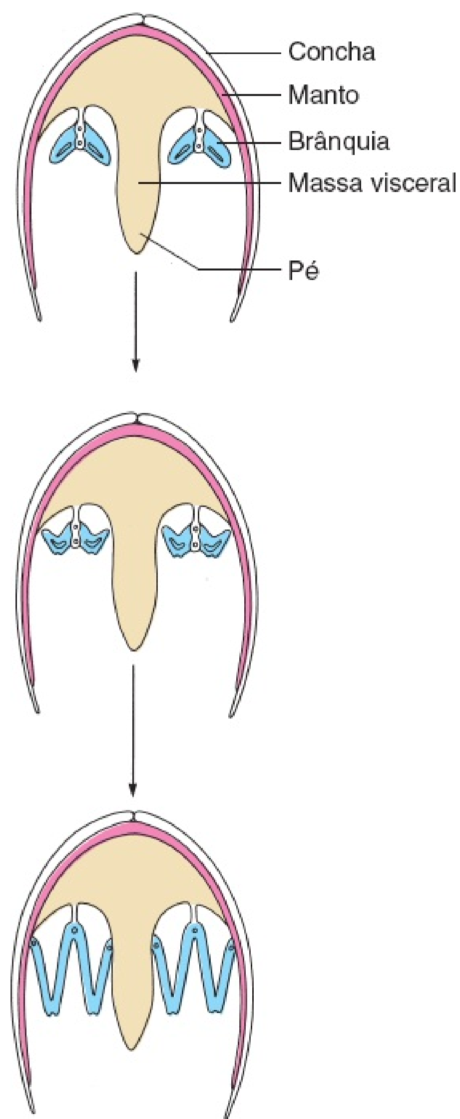


Figura 16.27 Seções transversais através da concha e do corpo de um bivalve, mostrando as posições relativas da massa visceral e do pé. Evolução dos ctenídios bivalves: por uma grande extensão dos filamentos individuais de brânquias, os ctenídios tornaram-se adaptados para a filtração de alimento e separaram a câmara inalante da câmara suprabranquial, exalante.



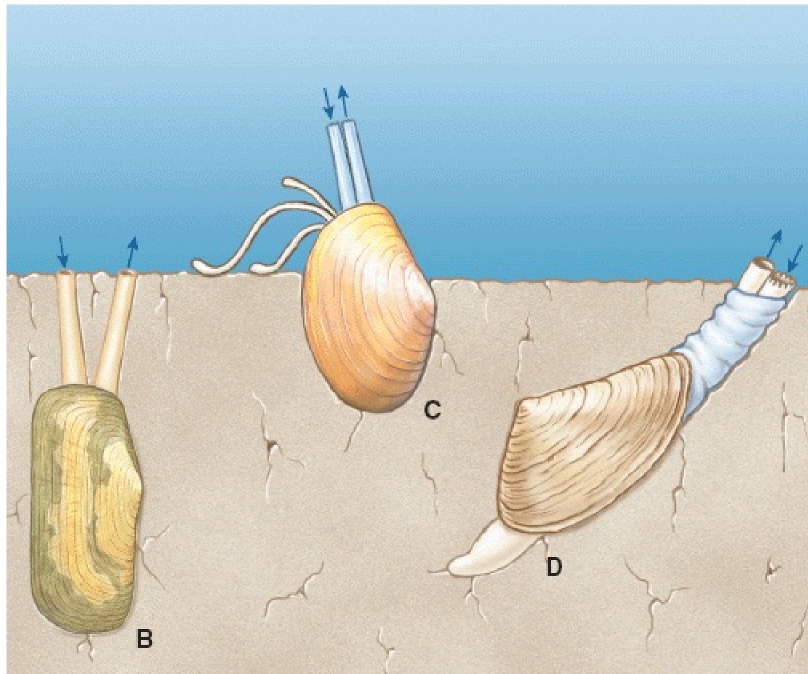


Figura 16.28 Adaptações dos sifões em bivalves. **A.** Na amêijoa não estriada de Monterrey, Califórnia, os sifões inalante e exalante são claramente visíveis acima da superfície sedimentar. **B** a **D.** Em muitas formas marinhas, o manto prolonga-se para formar longos sifões. Em **A**, **B** e **D**, o sifão inalante conduz para dentro tanto o alimento quanto o oxigênio. Em **C**, *Yoldia*, os sifões são respiratórios; as longas probóscides dos palpos, ciliadas, exploram a superfície do lodo e conduzem alimento para a boca.



Figura 16.29 Representando um grupo que evoluiu de ancestrais cavadores, a vieira *Aequipecten irradians*, um bivalve habitante de superfície, desenvolveu órgãos sensoriais ao longo das bordas de seu manto (tentáculos e uma série de olhos azuis).

Brânquias. As trocas gasosas ocorrem através do manto e das brânquias. As brânquias da maioria dos bivalves são altamente modificadas para a alimentação por filtração; elas são derivadas de ctenídios primitivos pelo alongamento dos filamentos de cada lado do eixo central (Figura 16.27). À medida que os longos filamentos dobraram-se levando suas extremidades livres a se aproximarem do eixo central, os filamentos ctenidiais desenvolveram a forma de um W ligeiramente alongado. Os filamentos situados uns ao lado dos outros tornaram-se unidos por junções ciliares ou fusões de tecidos, originando lâminas delgadas, **lamelas**, estas com muitos tubos aquíferos verticais internos. Assim, a água entra pelo sifão inalante impelida por ação ciliar, passa para dentro dos tubos aquíferos através de poros entre os filamentos nas lamelas, dirige-se dorsalmente para dentro de uma **câmara suprabranquial** comum (Figura 16.30) e, finalmente, sai para o ambiente externo via abertura exalante.

Alimentação. A maioria dos bivalves é filtradora (ver Capítulo 32). As correntes respiratórias trazem oxigênio e materiais orgânicos para as brânquias, onde os tratos ciliares dirigem as correntes para os diminutos poros das brânquias. As células glandulares nas brânquias e nos palpos labiais secretam copiosas quantidades de muco, o qual engloba partículas em suspensão na água que está sendo filtrada através dos poros branquiais. Essas massas mucosas passam gradativamente para baixo sobre a face externa das brânquias, sendo conduzidas em direção aos sulcos alimentares na margem inferior das brânquias (Figura 16.31). Partículas de sedimento mais densas precipitam dos ctenídios, mas partículas menores são transportadas ao longo dos sulcos alimentares em direção aos palpos labiais. Os palpos, sendo também sulcados e ciliados, selecionam as partículas de interesse e as conduzem à boca, envoltas na massa de muco.

Alguns bivalves, como *Nucula* e *Yoldia*, são comedores de depósitos e têm longas probóscides unidas aos palpos labiais (Figura 16.28C). Tais probóscides podem ser protraídas e inseridas na areia ou lodo para coletar partículas alimentares, além daquelas atraídas pelas correntes das brânquias.

Os teredos (Figura 16.32) cavam madeira e se alimentam das partículas dela removidas. As bactérias simbiontes vivem em um órgão especial do bivalve e produzem celulase para digerir a madeira. Outros bivalves, como os moluscos gigantes, obtêm muito de sua nutrição a partir dos produtos da fotossíntese de dinoflagelados simbiontes que vivem nos tecidos do seu manto (Figura 16.33).

Os septibrânquios, um outro grupo de bivalves, arrastam pequenos crustáceos ou pequenas porções de detritos orgânicos para dentro da cavidade do manto, por súbitos influxos de água criados pela ação bombeadora de um septo muscular na cavidade do manto.

Estrutura interna e função. O assoalho do estômago dos bivalves filtradores apresenta-se pregueado, formando tratos ciliares para a seleção de partículas que chegam em um fluxo contínuo. Na maioria dos bivalves, o **saco do estilete**, uma projeção cilíndrica que se abre no estômago, secreta um bastão gelatinoso denominado **estilete cristalino**. Esse bastão projeta-se para dentro do estômago, onde é mantido em rotação por meio de cílios no saco do estilete (Figura 16.34). A rotação do estilete contribui para a dissolução de suas camadas superficiais, liberando enzimas digestivas (especialmente amilase) nele contidas, e para enrolar a massa mucosa alimentar. As partículas deslocadas são selecionadas, e as adequadas são direcionadas para as glândulas digestivas ou engolfadas por amebócitos. A digestão ulterior é intracelular.

O coração é dotado de três câmaras e situa-se na cavidade pericárdica (Figura 16.31); tem dois átrios e um ventrículo e pulsa lentamente, de 0,2 a 30 vezes por minuto. Parte do sangue é oxigenado no manto e retorna ao ventrículo através dos átrios; o restante circula através de seios e passa em uma veia para os rins, daí para as brânquias, para a oxigenação, e retorna aos átrios.

Um par de rins em forma de U (túbulos nefridiais) situa-se adjacente ao coração, ventral e posterior a esse órgão (Figura 16.31B). A porção glandular de cada túbulo abre-se para dentro do pericárdio; a porção vesical esvazia para dentro da câmara suprabranquial.

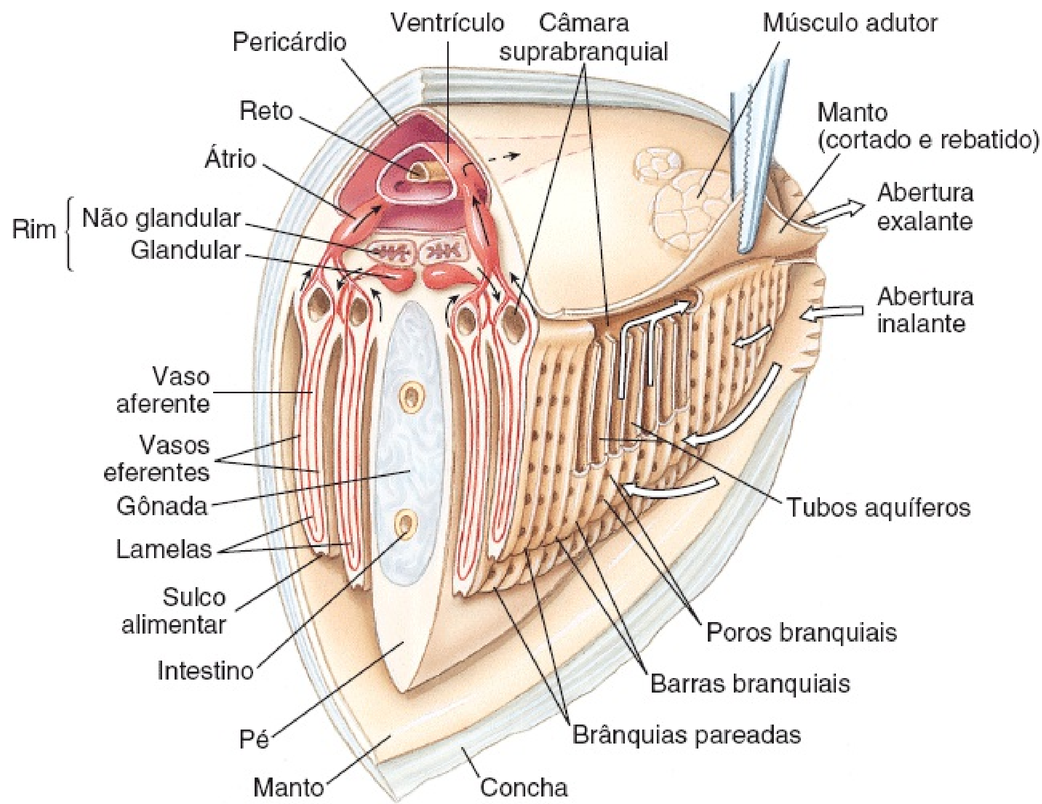


Figura 16.30 Seção através da região cardíaca de um bivalve de água doce, para mostrar a relação entre os sistemas circulatório e respiratório. Correntes de água para a respiração: água é drenada para dentro da cavidade palial por ação ciliar, passa pelos poros nas brânquias, flui em direção dorsal pelos tubos aquíferos, alcança a câmara suprabranquial e sai através da abertura exalante. O sangue no interior das brânquias troca o dióxido de carbono por oxigênio. Circulação sanguínea: o ventrículo bombeia o sangue nas direções anterior para seios sanguíneos no pé e vísceras, e posterior para seios do manto. O sangue retorna do manto para os átrios; aquele nas vísceras retorna para os rins, daí para as brânquias e, finalmente, para os átrios.

Figura 16.31 A. Mecanismo alimentar de um bivalve de água doce. A valva esquerda e o manto estão removidos. Água entra para a cavidade do manto posteriormente, sendo drenada para frente em direção às brânquias e palpos por ação ciliar. À medida que a água atravessa os diminutos poros das brânquias, partículas alimentares são retidas fora, aglutinadas em cordões de muco, que são conduzidos por cílios até os palpos, e direcionadas para a boca. Areia e detritos precipitam dentro da cavidade do manto, de onde são removidos por cílios. **B.** Anatomia do bivalve.

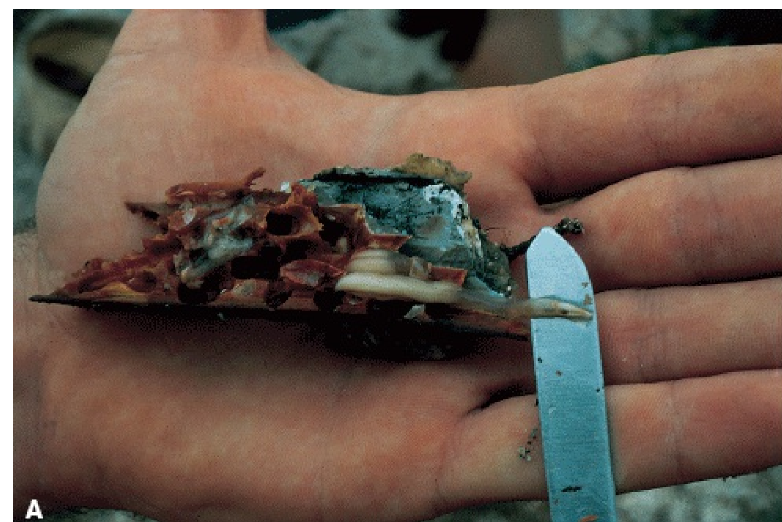




Figura 16.32 A. Teredos são bivalves que escavam madeira, causando grandes danos aos cascos de embarcações e cais construídos com madeira desprotegida. São apelidados de "cupins-do-mar". **B.** As duas

valvas pequenas, vistas na extremidade anterior, à esquerda, são utilizadas como órgãos raspadores para prolongar a galeria no interior da madeira.



Figura 16.33 *Tridacna gigas* permanece imersa entre corais pétreos, com sua enorme área sifonal exposta. Esses tecidos são ricamente coloridos e dotados de um imenso número de algas unicelulares simbiontes (zooxantelas) que proveem muito do alimento do molusco.

Os mexilhões-zebra, *Dreissena polymorpha*, são uma desastrosa introdução biológica na América do Norte. Eles foram recolhidos aparentemente no estágio de véliger, junto à água de lastro por um ou mais navios em portos fluviais no Norte da Europa, e então liberados entre o Lago Huron e Lago Erie em 1986. Esse bivalve de 4 cm dispersou-se pelos Grandes Lagos por volta de 1990, e por volta de 1994 sua dispersão atingia distâncias extremas, como Nova Orleans, ao sul, através do Rio Mississippi; Duluth, em Minnesota, ao norte; e o Rio Hudson, em Nova York, a leste. Eles se fixam em quaisquer superfícies firmes e se alimentam do fitoplâncton que filtram. As populações crescem rapidamente em tamanho. Os espécimes entopem os aquedutos de instalações municipais e industriais, impedem a captação de água para o suprimento municipal e têm efeitos de grande impacto sobre o ecossistema (ver nota, anteriormente). Os mexilhões-zebra custarão bilhões de dólares para serem controlados, se é que esse controle é possível.

Um outro bivalve de água doce, *Corbicula fluminea*, de origem asiática, foi introduzido nos EUA há mais de 50 anos por vias desconhecidas. Apesar dos esforços para controlá-la, que custam mais de 1 bilhão de dólares ao ano, atualmente essa espécie é uma praga alastrada por quase toda a área continental dos EUA, infestando sistemas de água e entupindo dutos.

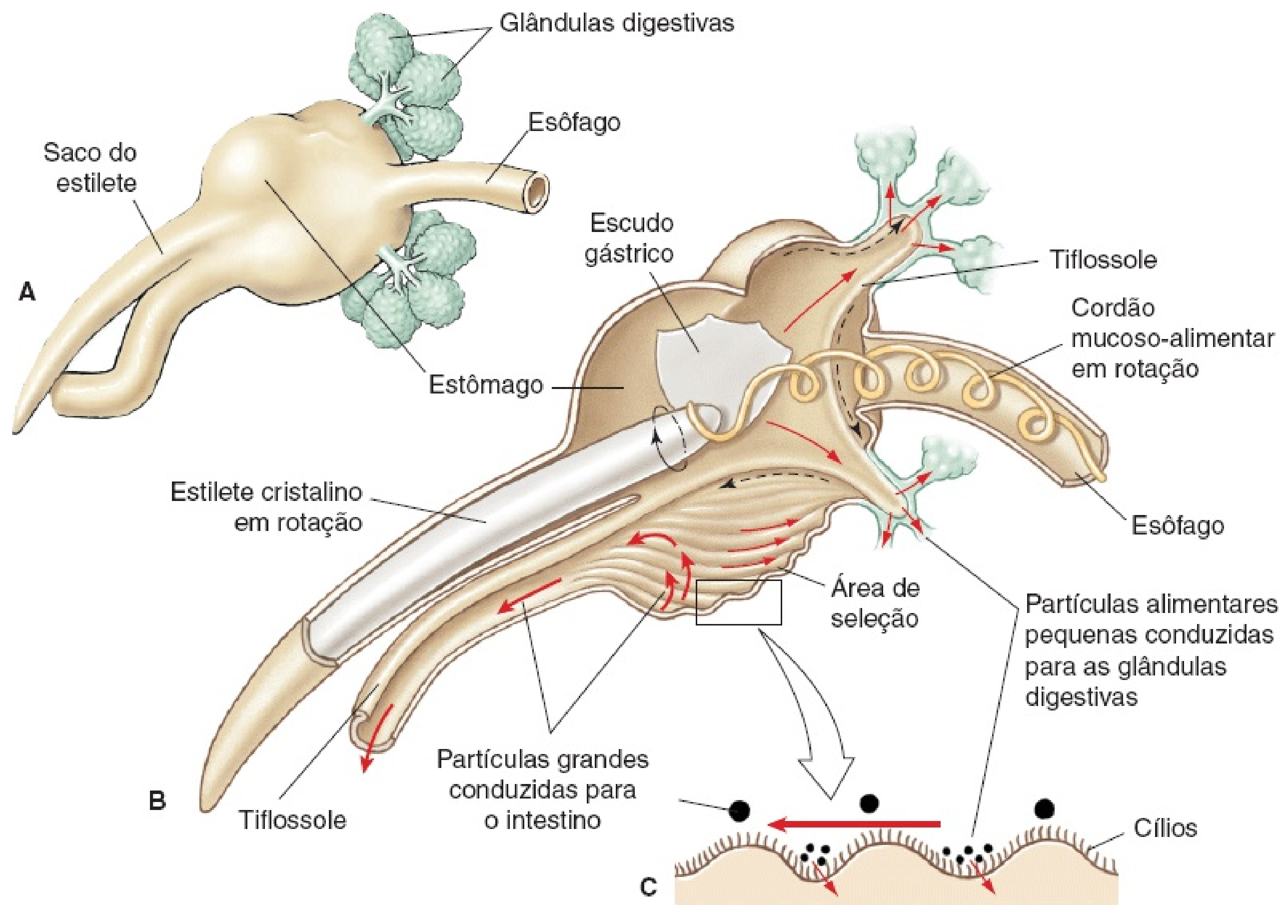


Figura 16.34 Estômago e estilete cristalino de um bivalve que se alimenta por mecanismos ciliares. **A.** Vista externa do estômago e saco do estilete. **B.** Seção transversal mostrando a trajetória do alimento. Partículas alimentares em suspensão na corrente inalante de água são capturadas em um cordão de muco que é mantido em rotação pelo estilete cristalino. Áreas de seleção pregueadas dirigem partículas grandes para o intestino e partículas alimentares pequenas para as glândulas digestivas. **C.** Ação seletora dos cílios.

O sistema nervoso consiste em três pares de gânglios amplamente afastados e conectados por comissuras e um sistema de nervos. Órgãos sensoriais são pouco desenvolvidos. Eles incluem um par de estatocistos no interior do pé, um par de osfrádios de função incerta na cavidade do manto, células tácteis e algumas vezes células pigmentares simples no manto. As vieiras (*Aequipecten*, *Chlamys*) têm uma fileira de pequenos olhos azuis ao longo da borda do manto (Figura 16.29). Cada olho tem córnea, lente, retina e camada pigmentar. Os tentáculos na margem do manto de *Aequipecten* e *Lima* têm células tácteis e quimiorreceptoras.

Reprodução e desenvolvimento. Os sexos são geralmente separados. Os gametas são liberados para dentro da câmara suprabranquial para serem arrastados para fora com a corrente exalante de água. Uma ostra pode produzir 50 milhões de ovos em uma única temporada. Na maioria dos bivalves, a fecundação é externa. O embrião desenvolve-se em trocófora, véliger e estágio de ostra juvenil (forma larval da ostra) (Figura 16.35).

Na maioria dos moluscos de água doce, a fecundação é interna. Os ovos precipitam para dentro dos tubos aquíferos dos ctenídios, onde são fecundados por espermatozoides que entram com a corrente inalante de água (Figura 16.31). Desenvolvem-se nesses tubos em **larva gloquídio,** bivalve, a qual é um véliger especializado (Figura 16.36A). Os gloquídios necessitam fixar-se a peixes hospedeiros específicos e viver como parasitos durante várias semanas até completar seu desenvolvimento. Várias espécies de mexilhões têm táticas peculiares para garantir o contato de suas larvas com o hospedeiro adequado. Algumas simplesmente liberam os gloquídios na coluna d’água; se estes entrarem em contato com um peixe ou anfíbio adequado de passagem, fixam-se às suas brânquias ou epiderme, onde completam seu desenvolvimento. Em outras espécies, as fêmeas em fase de incubação protegem os gloquídios em um pacote gelatinoso denominado **conglutinado**, bem como apresentam modificações na forma e tamanho da borda do manto que são exclusivas de cada espécie de mexilhão. Essa margem modificada do manto é frequentemente utilizada como uma isca para atrair potenciais espécies de hospedeiro, aproximando-as do contato com os gloquídios. Por exemplo, a borda do manto de uma fêmea grávida de *Lampsilis ovata*

assemelha-se a um pequeno peixe (Figura 16.36B). Essa região modificada é ondulada como uma isca de pesca para atrair um peixe (p. ex., uma perca) que esteja próximo, o qual servirá de hospedeiro para os gloquídios. Quando o faminto peixe ataca seu manto, em vez de uma refeição ele ganha um bocado de gloquídios, os quais prontamente se fixam às brânquias do hospedeiro.

Após encistarem-se em um hospedeiro adequado e completarem seu desenvolvimento, os juvenis soltam-se e precipitam para o substrato para iniciar uma existência independente. A fase larval "pegadora de carona" contribui para a dispersão dos organismos cuja locomoção é muito limitada, além de evitar que as larvas sejam carregadas por cursos d'água que drenam os lagos.

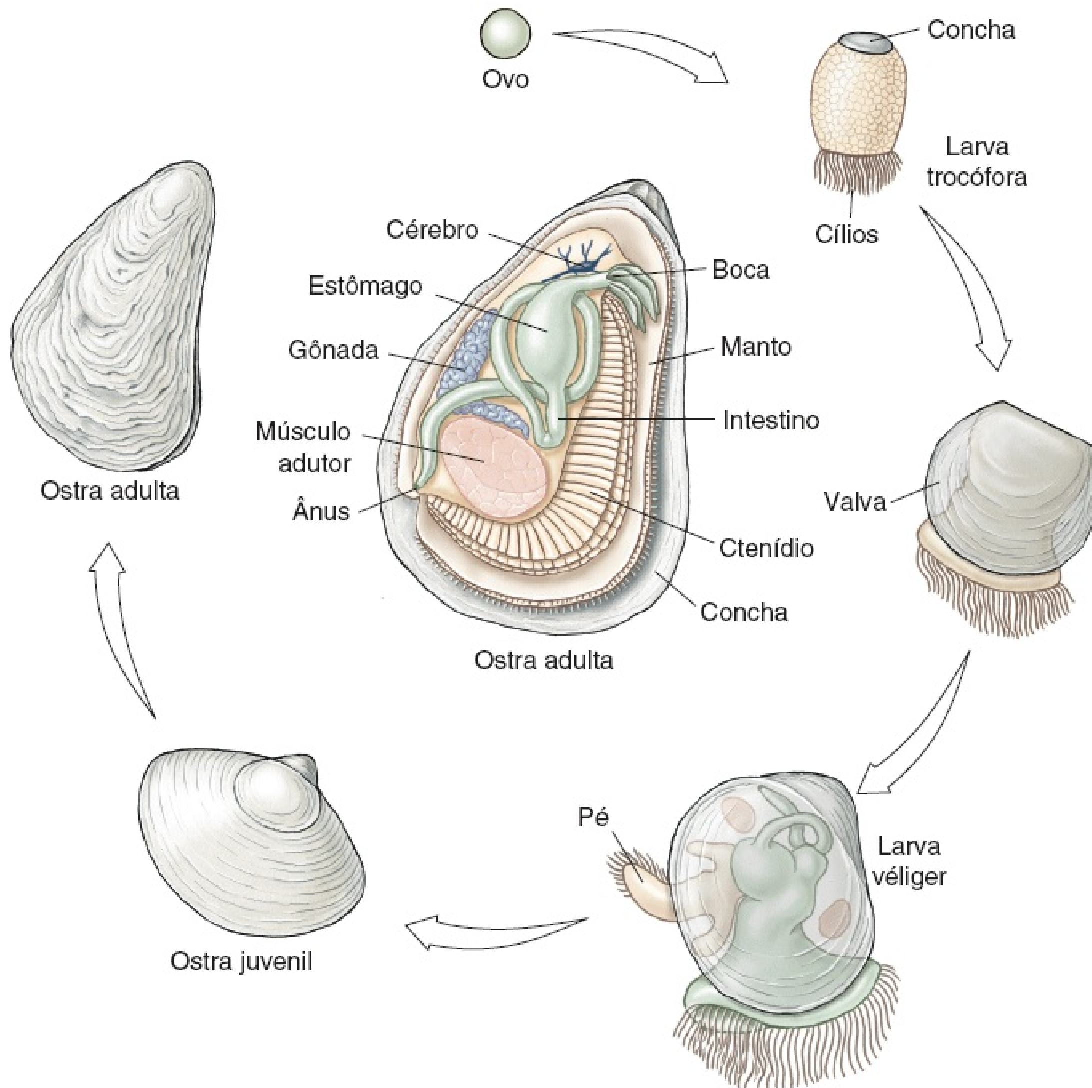


Figura 16.35 Ciclo de vida de ostras. Larvas de ostras nadam por aproximadamente 2 semanas antes de assentarem para fixação e transformação em uma ostra juvenil. Ostras levam cerca de 4 anos para atingir tamanho comercial.

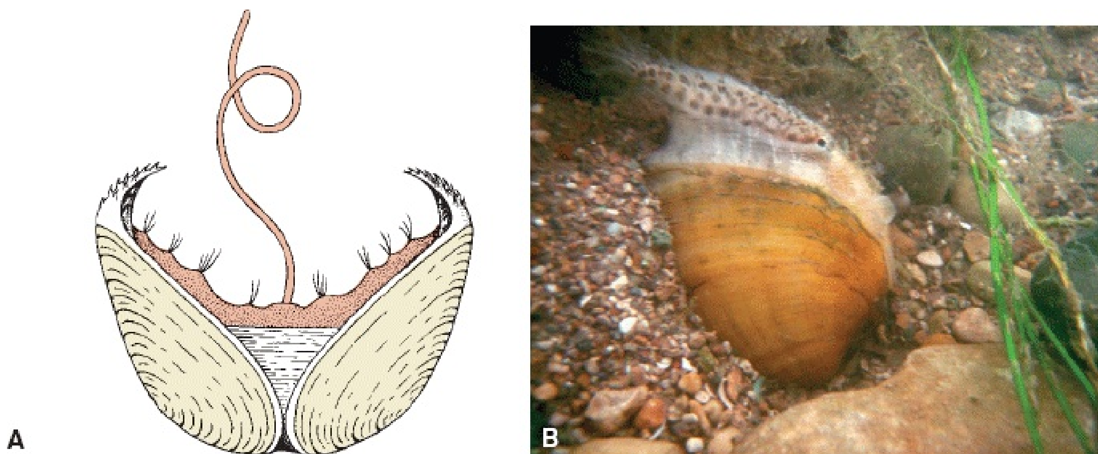


Figura 16.36 A. Gloquídio, ou forma larval, para alguns moluscos de água doce. Quando as larvas são liberadas

da bolsa incubadora materna, podem fixar-se às brânquias de um peixe fechando e mantendo apertadas suas valvas. As larvas permanecem como parasitos do peixe por várias semanas. Seu tamanho é de aproximadamente 0,3 mm. **B.** Alguns moluscos têm adaptações que ajudam seus gloquídios a encontrar um hospedeiro. A borda do manto dessa fêmea de *Lampsilis ovata* imita um pequeno peixe ciprinídeo completo, com olho. Quando um achigã chega para jantar, ele fica impregnado com gloquídios.

Perfuração. Muitos bivalves podem cavar no lodo ou na areia, mas alguns desenvolveram um mecanismo para escavar substratos mais duros, como madeira e rocha.

Teredo, *Bankia* e alguns outros gêneros são denominados genericamente teredos. Eles podem ser muito destrutivos para embarcações e ancoradouros de madeira. Esses pequenos e estranhos moluscos têm corpo longo, de aparência vermiforme, com um par de sifões posteriores esguios que mantêm a água fluindo sobre as brânquias, e um par de valvas pequenas, globulares, na extremidade anterior, com as quais eles escavam (Figura 16.32). As valvas têm dentes microscópicos que funcionam como eficientes raspadores de madeira. O animal estende sua escavação com um movimento incessante de raspagem das valvas. Esse movimento envia um fluxo contínuo de partículas finas de madeira para o trato digestivo, onde são atacadas por celulase produzida por bactérias simbiontes. Curiosamente, essas bactérias também fixam nitrogênio, um complemento importante para seus hospedeiros, que vivem de uma dieta (madeira) rica em carbono, mas deficiente em nitrogênio.

Alguns moluscos escavam rochas. Os foladídeos (*Pholas*) perfuram rocha calcária, xisto, arenito e, algumas vezes, madeira ou turfa. Eles têm valvas fortes, dotadas de espinhos, os quais usam para desgastar gradualmente a rocha enquanto ancorados com o próprio pé. *Pholas* pode atingir até 15 cm de comprimento e escavar buracos de até 30 cm de comprimento em rochas.

Classe Scaphopoda

Os escafópodes, comumente denominados dentes-de-elefante, ou dentálios, são moluscos marinhos bentônicos encontrados desde o infralitoral até profundidades superiores a 6.000 m. Têm corpo esguio, coberto com um manto e concha tubulares, abertos em ambas as extremidades. Nos escafópodes, o plano corpóreo dos moluscos seguiu um novo rumo, com as pregas de cada lado do manto envolvendo completamente as vísceras e fundindo-se para formar um tubo. Existem cerca de 900 espécies atuais de escafópodes; a maioria tem de 2,5 a 5 cm de comprimento, embora eles variem de 4 mm a 25 cm de comprimento.

O pé, que é protraído através da extremidade da concha com maior diâmetro, é usado para cavar para dentro do lodo ou areia, sempre deixando a extremidade menor da concha exposta na coluna d’água (Figura 16.37). A corrente de água respiratória circula através da cavidade do manto por movimentos do pé e da ação ciliar. As brânquias estão ausentes e as trocas gasosas ocorrem, portanto, no manto. A maior parte do alimento é constituída de detritos e protozoários contidos no substrato. O alimento é capturado por cílios do pé ou por protuberâncias adesivas, ciliadas e cobertas por muco, presentes na extremidade de longos tentáculos (**captáculos**) que se prolongam a partir da cabeça, e conduzido para a boca. A rádula transporta o alimento para uma moela trituradora. Os captáculos podem exercer certa função sensorial, mas os olhos, tentáculos e osfrádios típicos de muitos outros moluscos estão ausentes.

Os sexos são separados, e a larva é uma trocófora.

Classe Cephalopoda

Os Cephalopoda (Gr. *kephalē*, cabeça, + *pous*, *podos*, pé) incluem as lulas, polvos, náutilos e sibas. Todos são marinhos e predadores ativos.

O pé modificado está concentrado na região cefálica. Ele toma a forma de um funil para expelir a água da cavidade do manto, e a margem anterior prolonga-se em um círculo ou coroa de braços ou tentáculos.

Os cefalópodes variam em tamanho a partir de 2 a 3 cm. A lula comum em mercados, *Loligo*, tem cerca de 30 cm de comprimento. As lulas gigantes, *Architeuthis*, que atingem aproximadamente 18 m de comprimento e pesam cerca de 1 tonelada, são os maiores invertebrados conhecidos.

Os registros fósseis de cefalópodes datam do Cambriano. As conchas mais antigas eram ortocônicas; outras eram curvas ou enroladas, culminando na concha enrolada similar àquela do atual *Nautilus*, o único membro remanescente dos outrora florescentes nautiloides (Figura 16.38). Os cefalópodes sem concha ou com concha interna (como polvos e lulas)

aparentemente evoluíram a partir de um ancestral dotado de concha reta. Muitos amonoides, que estão extintos, tinham conchas muito elaboradas (Figura 16.38C).

A história natural de alguns cefalópodes é razoavelmente bem conhecida. Eles são animais marinhos e parecem sensíveis à salinidade da água. Poucos são encontrados no Mar Báltico, onde a água tem baixo teor salino. Os cefalópodes são encontrados em várias profundidades. Os polvos são vistos frequentemente na zona entremarés, movendo-se furtivamente entre pedras e fendas, mas ocasionalmente são encontrados a grandes profundidades. Mais ativas, as lulas são raramente encontradas em águas muito rasas, e algumas têm sido capturadas a profundidades de 5.000 m. O *Nautilus* é geralmente encontrado próximo ao fundo, em águas de 50 a 560 m de profundidade, próximo a ilhas no sudoeste do Pacífico.

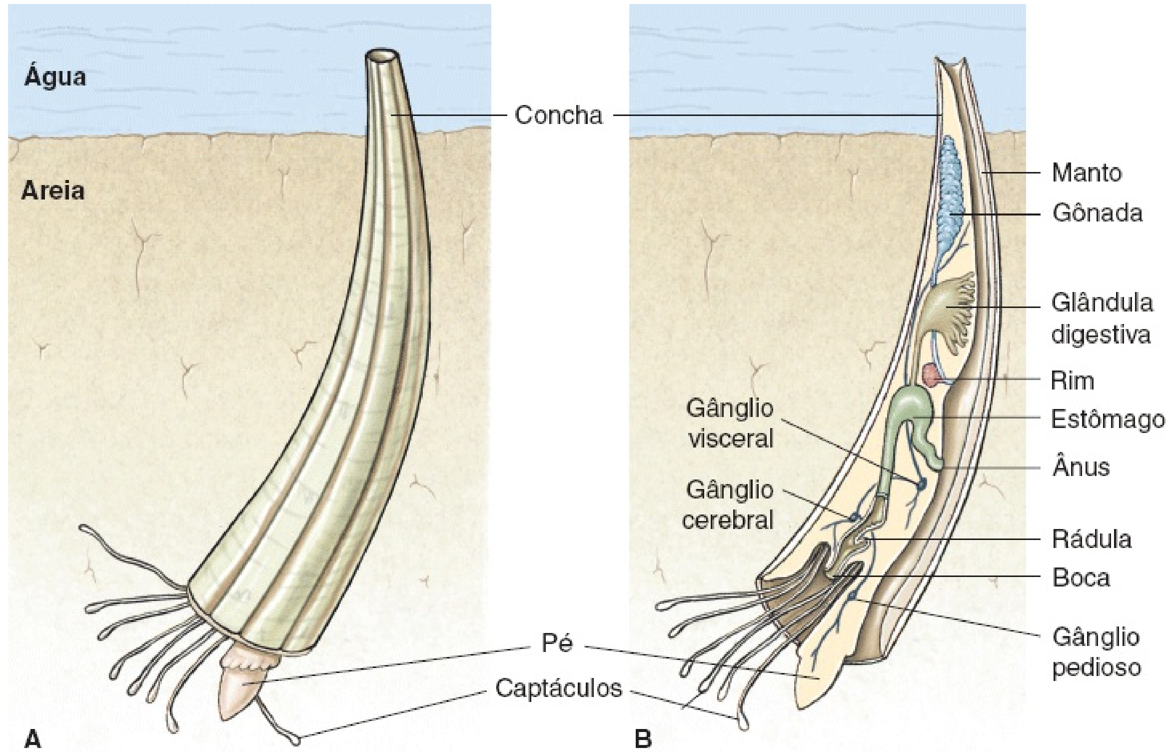


Figura 16.37 A concha dente-de-elefante, *Dentalium* (classe Scaphopoda). **A.** O animal enterra-se no lodo ou areia e se alimenta por meio de seus tentáculos preênseis (captáculos). Correntes de água para a respiração são promovidas por ação ciliar, entrando através da abertura na extremidade menor da concha e então expelida pela mesma abertura por ação muscular. **B.** Anatomia interna de *Dentalium*.

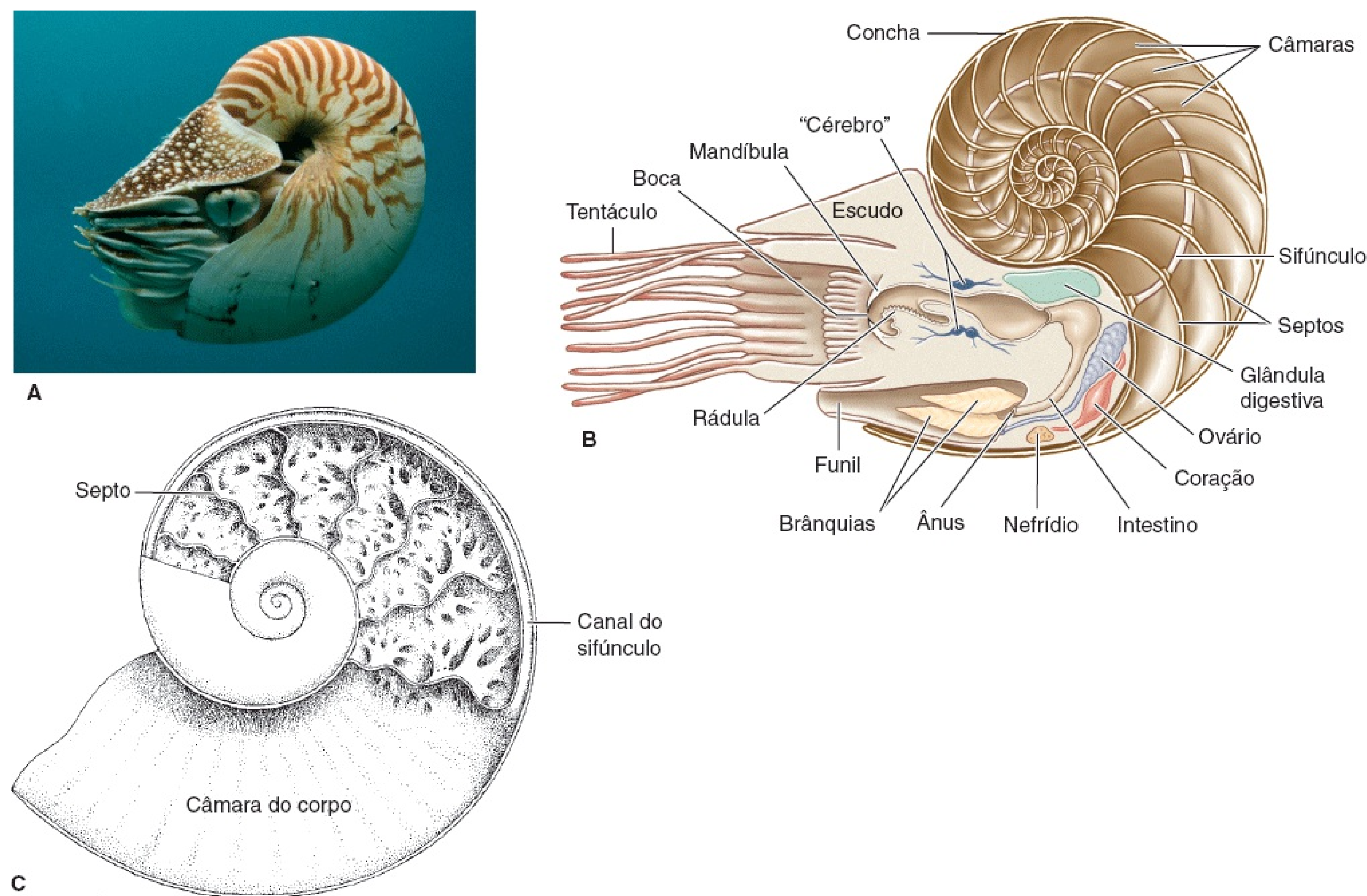


Figura 16.38 *Nautilus*, um cefalópode. **A.** *Nautilus* vivo, alimentando-se de um peixe. **B.** Seção longitudinal, mostrando as câmaras cheias de gás de concha e diagrama da estrutura corporal. **C.** Seção longitudinal através da concha de um amonoide.

A lula gigante, *Architeuthis*, é pouco conhecida porque ninguém jamais estudou um espécime vivo. A anatomia tem sido descrita a partir de animais encalhados, daqueles capturados em redes de pescadores e de espécimes encontrados no estômago de cachalotes. O comprimento do manto é de 5 a 6 m, e a cabeça chega a até 1 m.

As lulas são um item alimentar importante para as cachalotes que detectam suas presas por meio de um sonar. A lula possui os maiores olhos entre todos os animais, alcançando 27 cm de diâmetro com uma pupila de 9 cm, e trabalhos recentes sobre sua estrutura ocular sugerem que esta seja adaptada para visão de longo alcance. Sendo assim, embora o sonar da baleia revele a presença da lula antes que esta possa vê-lo, a visão de longo alcance permitiria que a lula tivesse tempo suficiente para uma ação evasiva.

Forma e função

Concha. Embora as primitivas conchas dos nautiloides e amonoides fossem pesadas, elas foram transformadas em elemento para a flutuação, através de uma série de **câmaras de gás**, como é a concha do *Nautilus* (Figura 16.38B), possibilitando ao animal ter flutuabilidade neutra. A concha do *Nautilus*, embora enrolada, é completamente diferente daquela dos gastrópodes. A concha está dividida por septos transversais em câmaras internas (Figura 16.38B), somente a última habitada pelo animal. À medida que cresce, move-se para frente, secretando atrás de si um novo septo. As câmaras são conectadas por um cordão de tecido vivo denominado **sifúnculo**, que se prolonga da massa visceral. As sibas (Figura 16.39) também têm uma concha pequena, curvada, mas completamente envolvida pelo manto. Nas lulas, a maior parte da concha desapareceu, permanecendo apenas uma lâmina proteica, fina, denominada pena, a qual é envolvida pelo manto. Em *Octopus* (Gr. *oktos*, oito, + *pous*, *podos*, pé), a concha desapareceu por completo.

Após um membro do gênero *Nautilus* secretar um novo septo, a nova câmara é preenchida com um fluido de composição iônica similar àquela do sangue do *Nautilus* (e à da água do mar). A remoção desse fluido envolve a secreção ativa de íons para dentro de diminutos espaços intracelulares no epitélio sifuncular, de modo que uma elevada pressão osmótica local é gerada, sendo a água drenada para fora da câmara por osmose. O gás contido na câmara é exatamente o gás respiratório proveniente do tecido do sifúnculo que se difunde para dentro da câmara à medida que o líquido é removido. Assim, a pressão do gás na câmara é de 1 atmosfera, ou menos, porque ele está em equilíbrio com os gases dissolvidos na água circundante ao *Nautilus*, gases esses, por sua vez, em equilíbrio com o ar à superfície do mar, embora o *Nautilus* possa estar nadando 400 m abaixo da superfície. Os fatos de a concha poder resistir à implosão pelas 41 atmosferas circundantes (41 kg por centímetro quadrado) e de o sifúnculo poder remover água contra essa pressão constituem proezas incríveis da engenharia natural!



Figura 16.39 Siba, *Sepia latimanus*, tem uma concha interna, conhecida como “ossos de siba”, familiar aos que mantêm aves em gaiolas.

Locomoção. Os cefalópodes nadam expelindo água vigorosamente da cavidade do manto através de um **funil** (ou **sifão**) ventral – uma espécie de propulsão a jato. O funil é móvel e pode ser dirigido para frente ou para trás para controlar a direção; a força do jato d’água controla a velocidade.

Lulas e sibas são excelentes nadadoras. O corpo da lula é hidrodinâmico e moldado para a natação veloz (Figura 16.40). Sibas nadam mais lentamente. As nadadeiras laterais das lulas e sibas servem como estabilizadoras, mas elas são mantidas junto ao corpo para a natação rápida.

O *Nautilus* é ativo à noite; suas câmaras preenchidas por gases mantêm a concha na vertical. Embora não tão rápido como as lulas, ele se move surpreendentemente bem.

O *Octopus* tem corpo um tanto globular e desprovido de nadadeiras (ver Figura 16.1E). Um polvo pode nadar para trás lançando jatos d’água a partir de seu funil, mas ele é mais adaptado para rastejar sobre pedras e corais, usando os discos de sucção em seus braços para puxar ou ancorar a si próprio. Alguns polvos de águas profundas têm os braços interligados por uma membrana, lembrando um guarda-chuva, e nadam à semelhança de uma medusa (Capítulo 13).

Características internas. Os hábitos muito ativos dos cefalópodes refletem-se em sua anatomia interna, particularmente nos seus sistemas respiratório, circulatório e nervoso.

Respiração e circulação. Com exceção dos nautiloides, os cefalópodes têm um par de brânquias. Pelo fato de a propulsão ciliar não movimentar quantidade suficiente de água para atender à alta demanda desses animais por oxigênio, não há cílios nas brânquias. Em substituição, músculos radiais na parede do manto comprimem a parede e aumentam a cavidade do manto, drenando água para dentro. Fortes músculos circulares contraem e expelem vigorosamente a água através do funil. Um sistema de válvulas que determina direção única impede que a água seja drenada para dentro da cavidade do manto através do sifão, ou expelida ao redor da margem do manto.

Igualmente, o sistema circulatório aberto dos seus ancestrais seria inadequado para os cefalópodes. Seu sistema circulatório evoluiu formando uma rede de vasos, fechada, e capilares que conduzem sangue através dos filamentos

branquiais. Além disso, o plano dos moluscos de circulação faz com que toda a circulação sistêmica aconteça antes de o sangue chegar às brânquias (em contraste com os vertebrados, nos quais o sangue deixa o coração e se dirige diretamente para as brânquias ou pulmões; ver Capítulo 31). Esse problema funcional foi resolvido com o desenvolvimento de **corações acessórios** ou **branquiais** (Figura 16.40A) na base de cada brânquia para aumentar a pressão do sangue que circula através dos capilares ali.

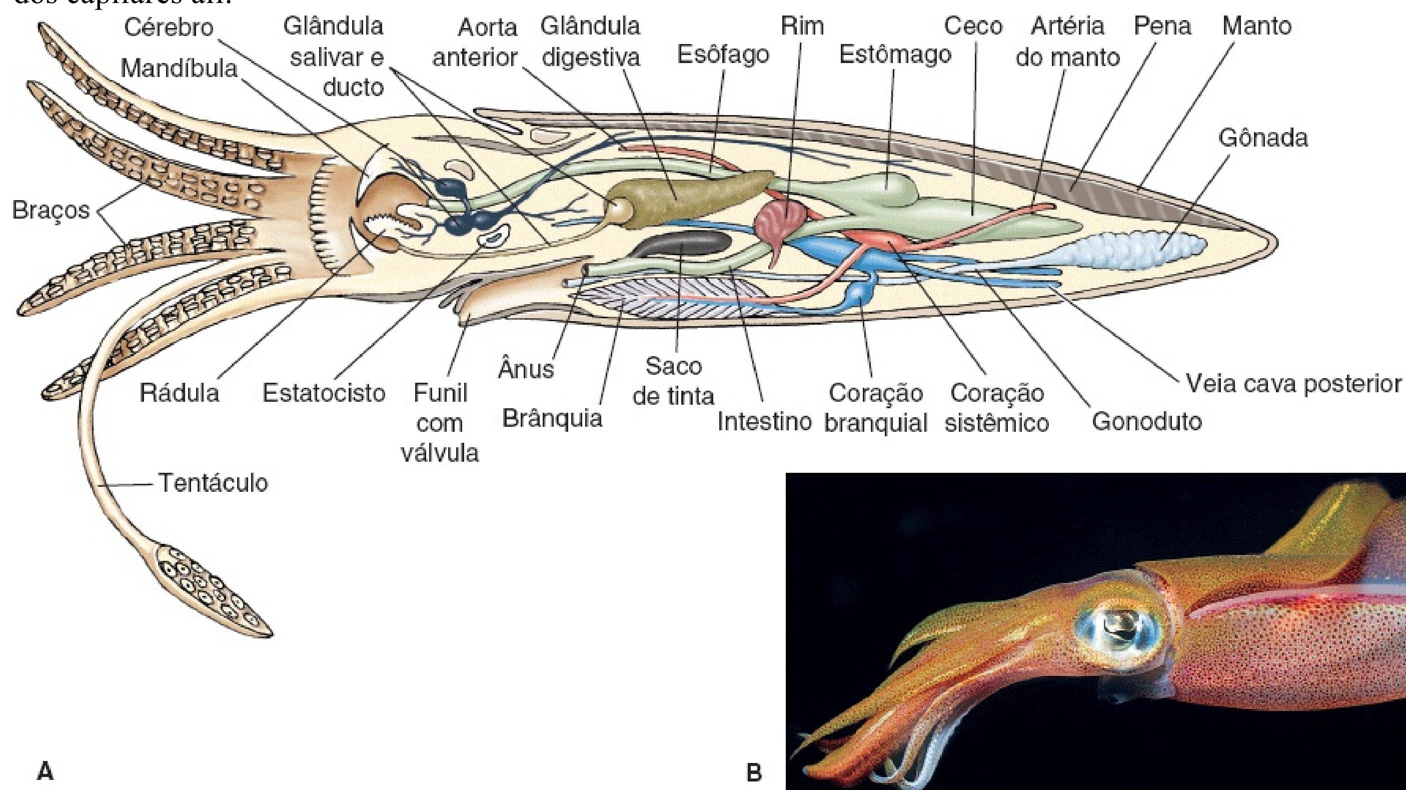


Figura 16.40 A. Anotomia da lula, em vista lateral, com a metade esquerda do manto removida. **B.** *Loligo vulgaris*, do mar Mediterrâneo, Kas, Turquia.

Sistemas nervoso e sensorial. Os sistemas nervoso e sensorial são mais elaborados nos cefalópodes do que nos outros moluscos. O cérebro, o maior dentre todos os invertebrados, consiste em vários lobos com milhões de células nervosas. As lulas têm fibras nervosas gigantes (entre as maiores conhecidas no reino animal), que são ativadas quando o animal é alarmado, e dão início às maiores contrações possíveis dos músculos do manto, para uma fuga veloz.

O sistema nervoso das lulas teve importante papel nos primeiros estudos biofísicos. Nosso atual conhecimento acerca da propagação dos potenciais de ação ao longo e entre as fibras nervosas (ver Capítulo 33) é baseado principalmente nas pesquisas das fibras nervosas gigantes da lula *Loligo* sp.

A. Hodgkin e A. Huxley receberam o Prêmio Nobel de Fisiologia/Medicina, em 1963, pelas conquistas nessa área.

Os órgãos sensoriais são bem desenvolvidos. Exceto para o *Nautilus*, que tem olhos relativamente simples, os cefalópodes têm olhos altamente complexos, com córnea, lente, câmara e retina (Figura 16.41). A orientação dos olhos é controlada pelos estatocistos, que são maiores e mais complexos do que nos outros moluscos. Os olhos são mantidos em uma relação tão constante com a gravidade, que as pupilas em forma de fenda estão sempre em posição horizontal.

Quase todos os cefalópodes não enxergam cores, mas sua visão é excelente, e sua acuidade visual embaixo d'água supera em muito a nossa. Eles podem inclusive ser ensinados a discriminar formas – por exemplo, um quadrado e um retângulo – e lembrar-se dessa discriminação por um tempo considerável. Os pesquisadores consideram fácil modificar os padrões de comportamento dos polvos através de expedientes de recompensa e punição. Os polvos são capazes de aprendizado por observação; quando um polvo observa um outro sendo recompensado por uma escolha correta, o observador aprende qual escolha é recompensada e consistentemente faz a mesma escolha quando lhe é dada a oportunidade.

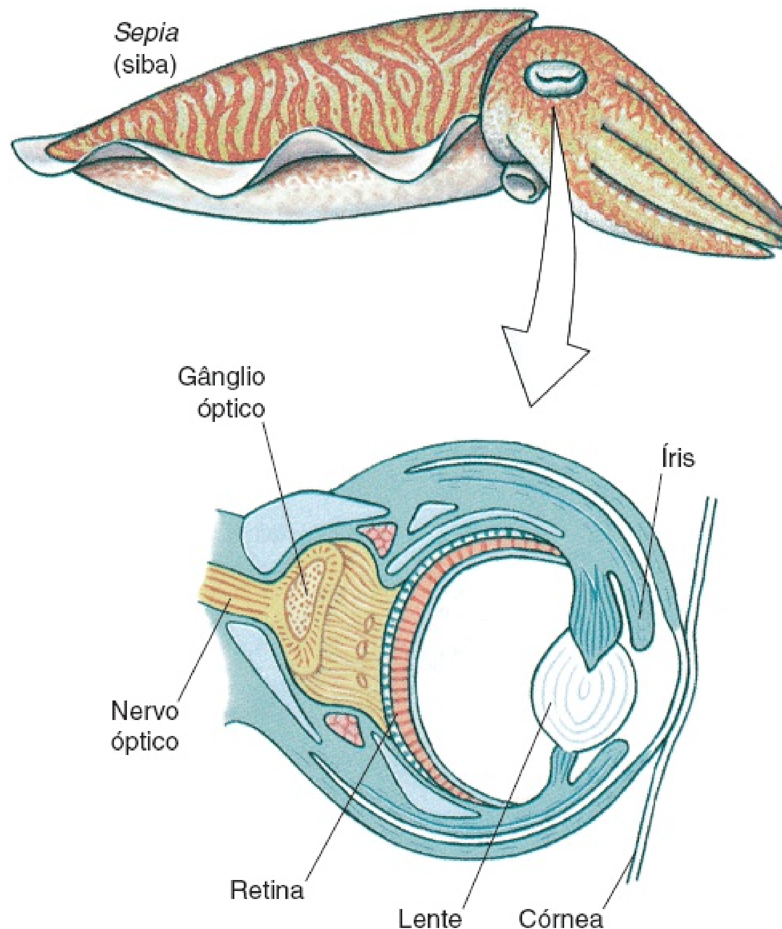


Figura 16.41 Olho de uma siba (*Sepia*). A estrutura dos olhos dos cefalópodes é muito similar àquela dos olhos dos vertebrados (ver boxe Características do filo Mollusca).

Quando estruturas semelhantes que não são herdadas de um ancestral comum evoluem por caminhos diferentes em animais não aparentados, chamamos isso de **convergência** ou **evolução** convergente. Durante vários anos, os olhos dos cefalópodes e os dos vertebrados foram citados como exemplos maravilhosos de evolução convergente. Os olhos dos dois grupos são semelhantes em muitos detalhes estruturais, mas diferem no desenvolvimento. Os olhos compostos dos artrópodes (Capítulos 20 e 33), que diferem tanto em estrutura quanto em desenvolvimento, eram vistos como outro exemplo de olhos derivados independentemente nos animais. Hoje reconhecemos que todos os animais triblásticos com olhos, até mesmo aqueles com as manchas oculares mais simples, como os platelmintos, compartilham ao menos dois genes preservados: o da rodopsina, um pigmento visual, e o do *Pax 6*, por vezes chamado de "gene de controle mestre da morfogênese dos olhos". Uma vez originados esses dois genes, a seleção natural por fim produziu os órgãos especializados dos vertebrados, moluscos e artrópodes.

Os octópodes usam seus braços para exploração tátil e podem discriminar texturas, mas aparentemente não discriminam formas. Seus braços são bem supridos com células tácteis e quimiorreceptoras. Eles parecem não ter senso de audição.

Comunicação. Pouco se conhece acerca do comportamento social dos nautiloides ou dos cefalópodes de águas profundas, mas as formas litorâneas ou próximas à costa, como *Sepia*, *Sepioteuthis*, *Loligo* e *Octopus*, têm sido estudadas extensivamente. Embora seu senso tátil seja bem desenvolvido e tenham alguma sensibilidade química, os sinais visuais são o meio predominante de comunicação. Esses sinais consistem em um conjunto de movimentos dos braços, nadadeiras e corpo, bem como muitas mudanças de cores. Os movimentos podem variar desde movimentos corporais mínimos até uma expansão, enrolamento, elevação ou abaixamento exagerados de alguns ou todos os seus braços.

As mudanças de cores são efetuadas por **cromatóforos**, células na epiderme que contêm grânulos de pigmento (ver Capítulo 29). Células musculares pequeninas circundam cada cromatóforo elástico, cujas contrações puxam a borda do cromatóforo para fora, fazendo-o se expandir grandemente. À medida que a célula se expande, o pigmento se dispersa, mudando o padrão de cor do animal. Quando os músculos relaxam, o cromatóforo retorna ao seu tamanho original, e o pigmento se concentra novamente. Por meio dos cromatóforos, que estão sob controle nervoso e provavelmente hormonal,

torna-se possível um elaborado sistema de mudanças de cores e padrões, incluindo escurecimento ou clareamento geral, variações para tons de rosa, amarelo ou lavanda; e a formação de barras, listras, pontos ou manchas irregulares. Essas cores podem ser utilizadas de forma variável como sinais de perigo, coloração protetora, nos rituais de corte e provavelmente para outros fins. Assumindo diferentes padrões de cores em diferentes partes do corpo, uma lula pode transmitir *simultaneamente* de três a quatro mensagens diferentes, para diferentes indivíduos em diferentes direções, e ela pode mudar instantaneamente qualquer uma ou todas as mensagens. Provavelmente nenhum outro sistema de comunicação em invertebrados pode transmitir tanta informação tão rapidamente.

O grau no qual os cefalópodes são capazes de se combinar com as cores do ambiente torna difícil acreditar que eles não enxerguem as cores. No entanto, em um experimento onde as cores de fundo eram iguais em intensidade, os cefalópodes foram incapazes de imitar as cores. Esse resultado, acoplado com a fisiologia de seus olhos, torna improvável a visão de cores. Os fotorreceptores do cefalópode são células rabdômeras, e não hastes e cones, como nos vertebrados. Sua capacidade de ver as cores depende do número de pigmentos visuais presentes; quase todos os cefalópodes têm apenas um desses pigmentos e não podem detectar as cores. Uma exceção é a lula-vagalume bioluminescente, que possui três pigmentos visuais, o mesmo número encontrado nos humanos. Muitos cefalópodes de águas profundas evoluíram órgãos luminescentes elaborados.

Parece que os padrões maravilhosos de cores que vemos na pele dos cefalópodes são visíveis aos outros cefalópodes como padrões de luz polarizada; todos os cefalópodes detectam diferenças na luz polarizada. Eles também usam essa habilidade para aumentar a distinção da presa translúcida e dos peixes com escamas prateadas reflexivas da mesma forma que os pescadores usam óculos polarizados para reduzir o brilho da água.

A maioria dos cefalópodes, exceto os nautiloides, usa tinta como um dispositivo de proteção. Um saco da tinta, que desemboca em um reto, contém uma **glândula da tinta** que secreta a **sépia**, um fluido escuro contendo o pigmento melanina, para dentro do saco. Quando o animal é alarmado, libera uma nuvem de tinta, que pode ficar em suspensão na água como uma bolha, ou ser torcida por correntes de água. O animal desaparece rapidamente de cena, deixando a tinta como um engodo para o predador.

Reprodução. Os sexos são separados nos cefalópodes. Os espermatozoides são encapsulados em espermatóforos e armazenados em um saco que se abre para dentro da cavidade do manto. Um braço dos machos adultos está modificado como órgão intromitente, denominado **hectocótilo**. Este é usado para colher espermatóforo de sua própria cavidade palial e introduzi-lo na cavidade do manto da fêmea, próximo à abertura do oviduto (Figura 16.42). Antes da cópula, os machos frequentemente apresentam uma exibição de cores, aparentemente dirigida contra os machos rivais. Os ovos são fecundados quando deixam o oviduto e são então anexados geralmente a pedras ou outros objetos. Alguns octópodes cuidam de seus ovos. As fêmeas do *Argonauta*, o náutilo-de-papel, secretam uma “concha”, ou cápsula canelada, na qual os ovos se desenvolvem.

Os ovos grandes, ricos em vitelo, sofrem clivagem meroblástica. Durante o desenvolvimento embrionário, a cabeça e o pé tornam-se indistinguíveis. O anel em redor da boca, dotado de braços, ou tentáculos, pode ser derivado da parte anterior do pé. Os juvenis eclodem dos ovos; não existem larvas livre-nadantes nos cefalópodes.

Principais grupos de cefalópodes

Há três subclasses de cefalópodes: Nautiloidea, que tem dois pares de brânquias; Ammonoidea, completamente extinta; e Coleoidea, a qual apresenta um par de brânquias. Nautiloidea povoou os mares paleozoicos e mesozoicos, mas somente sobreviveu um único gênero, *Nautilus* (ver Figura 16.38), do qual há cinco espécies. A cabeça do *Nautilus*, com seus 60 a 90 ou mais tentáculos, pode projetar-se da abertura do compartimento do corpo na concha. Seus tentáculos não têm ventosas, mas tornam-se aderentes por meio de secreções. Eles são usados na procura, percepção e captura do alimento. Sob a cabeça há um funil. O manto, a cavidade do manto e a massa visceral estão protegidos pela concha.

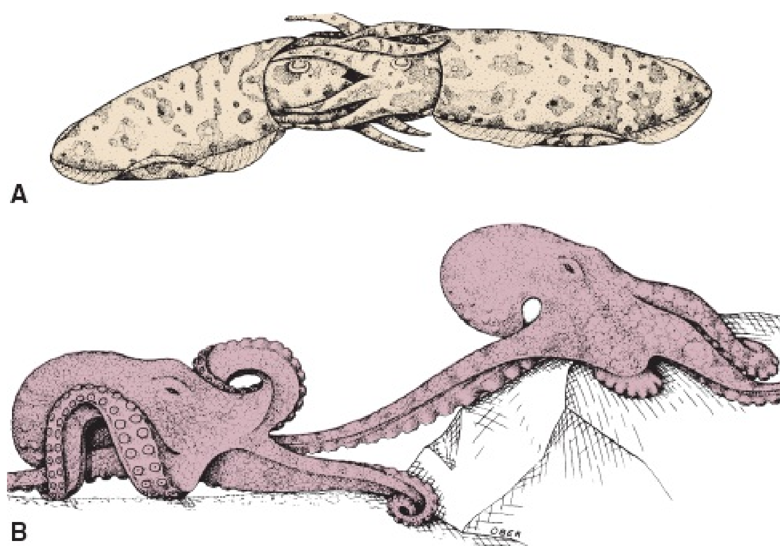


Figura 16.42 Cópula em cefalópodes. **A.** Sibas acasalando. **B.** O polvo macho usa um braço modificado para depositar espermatóforos na cavidade do manto da fêmea, para fecundar seus ovos. Polvos frequentemente cuidam de suas desovas durante o desenvolvimento embrionário.

Os amonoides predominaram na Era Mesozoica, mas tornaram-se extintos ao final do Período Cretáceo. Eles tinham conchas compartimentadas em câmaras, análogas às dos nautiloides, mas os septos eram mais complexos e as suas suturas (onde os septos estabelecem contato com a concha) crenuladas (compare as conchas na Figura 16.38B e C). As razões para a sua extinção ainda permanecem um mistério. As evidências presentes sugerem que eles se extinguiram antes do bombardeamento do asteroide no final do Período Cretáceo (ver contracapa), ao passo que alguns nautiloides, com os quais alguns amonoides intimamente se assemelham, sobreviveram até o presente.

A subclasse Coleoidea reúne todos os cefalópodes atuais, exceto *Nautilus*. A classificação dos cefalópodes atuais é objeto de debate, mas a maioria dos especialistas reúne os polvos e as lulas-vampiro na superordem Octopodiformes, enquanto lulas, sibas e seus aparentados são agrupados na superordem Decapodiformes. Os membros da ordem Sepioidea (sibas e seus aparentados) têm corpo roliço ou comprimido, volumoso, dotado de nadadeiras (Figura 16.39). Eles têm oito braços e dois tentáculos. Tanto os braços quanto os tentáculos têm ventosas, mas os tentáculos somente nas suas extremidades. Os membros das ordens Myopsida e Degopsida (lulas, Figura 16.40) têm corpo mais cilíndrico, mas também têm oito braços e dois tentáculos. A ordem Vampyromorpha (lula-vampiro) está representada por uma única espécie de águas profundas. Os membros da ordem Octopoda têm oito braços e não apresentam tentáculos (Figura 16.1E). Seus corpos são curtos, saculiformes e desprovidos de nadadeiras. As ventosas nas lulas são pedunculadas e guarnecidas com uma faixa anelar córnea, denteada; nos polvos, as ventosas são sésseis e sem anel.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Os primeiros moluscos provavelmente surgiram durante o Pré-Cambriano (Figura 16.43), uma vez que fósseis atribuídos aos Mollusca aparecem em estratos geológicos tão antigos quanto o início do Período Cambriano. O fóssil de uma rádula datando do Cambriano foi recentemente encontrado em Alberta, Canadá. Com base em características compartilhadas, como clivagem espiral, mesoderma derivado do blastômero 4d e larva trocófora, os moluscos são protostômios, agrupados com os anelídeos no Lophotrochozoa, subgrupo Trochozoa (Capítulo 15). As opiniões diferem, entretanto, sobre as relações precisas entre os lofotrocozoários. Embora alguns caracteres sugiram que moluscos e anelídeos sejam táxons-irmãos, não apresentamos uma ordem de ramificação para esses táxons.

Os vermes anelídeos apresentam um padrão de desenvolvimento embrionário muito similar ao dos moluscos, mas seu corpo é metamerizado, ou seja, composto por segmentos repetidos serialmente, enquanto nos moluscos não há segmentos verdadeiros. Ambos são protostômios celomados, mas o celoma dos moluscos é muito reduzido quando comparado ao dos anelídeos. As opiniões diferem se os moluscos derivaram de um ancestral vermiforme independentemente dos anelídeos, se compartilham um ancestral com os anelídeos após o advento do celoma, ou se compartilham um ancestral comum com os anelídeos.

A hipótese de que anelídeos e moluscos compartilharam um ancestral segmentado é fortalecida se a repetição de órgãos

observada em *Neopilina* (classe Monoplacophora) e em alguns quítons for considerada evidência de metamerismo. Entretanto, estudos morfológicos e de desenvolvimento indicam que essas partes não são remanescentes de um corpo metamérico ancestral. Uma perspectiva sobre a evolução da repetição seriada de partes (brânquias e músculos) vem da análise de caracteres moleculares de ampla gama de moluscos, incluindo um monoplacóforo.[4] O cladograma desse estudo coloca os monoplacóforos como o táxon-irmão dos quítons, unindo os dois táxons com parte de corpos repetidas em um clado denominado Serialia. Além disso, o clado Serialia não é um táxon-irmão para os outros moluscos, como seria esperado se o molusco ancestral fosse segmentado. Em vez disso, Serialia está filogeneticamente dentro de um clado contendo moluscos não segmentados, indicando que as estruturas repetidas são características derivadas dos Mollusca, e não características ancestrais. Porém, dois estudos mais recentes usando caracteres moleculares não embasam a hipótese de Serialia. Ambos os estudos encontraram embasamento para o clado Aculifera, unindo caudofoveados, solenogásters e quítons. Os dois táxons vermiformes parecem ser formas derivadas que perderam as placas de conchas e outras características. O táxon-irmão dos Aculifera é o Conchifera, um clado de moluscos de concha. No entanto, as relações entre os membros do Conchifera diferem nesse estudo em especial. O posicionamento dos cefalópodes varia em especial. Os estudos anteriores colocavam os cefalópodes como irmãos dos gastrópodes, mas um novo trabalho os apresenta como táxons-irmãos dos monoplacóforos. Um estudo inclui os cefalópodes fora de Conchifera como o táxon-irmão dos Aculifera. Não representamos uma ordem de ramificação para algumas partes de Conchifera (ver anteriormente).



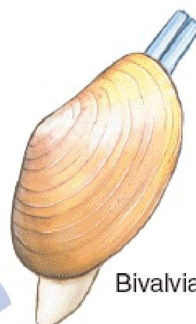
Monoplacophora



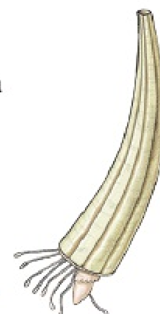
Gastropoda



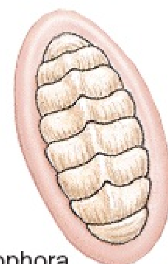
Cephalopoda



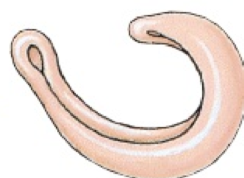
Bivalvia



Scaphopoda



Polyplacophora



Solenogastres



Caudofoveata

Molusco ancestral

PRÉ-CAMBRIANO	ERA PALEOZOICA	ERA MESOZOICA	ERA CENOZOICA ATÉ O PRESENTE

Tempo geológico (milhões de anos atrás) 570 245 66

Figura 16.43 Classes de Mollusca, mostrando suas derivações e abundância relativa.

Classificação do filo Mollusca

Classe Caudofoveata (L. *cauda*, cauda, + *fovea*, fossa, depressão). Vermiforme; concha, cabeça e órgãos excretores ausentes; rádula geralmente presente; manto com cutícula quitinosa e esclerites calcárias; escudo pedioso oral adjacente à boca anterior; cavidade do manto com um par de brânquias, situada na extremidade posterior; sexos separados; anteriormente reunida com os solenogásters na classe Aplacophora. Exemplos: *Chaetoderma*, *Limifossor*.

Classe Solenogastres (Gr. *solen*, tubo, + *gaster*, estômago): **solenogásters**. Vermiforme; concha, cabeça e órgãos excretores ausentes; rádula presente ou ausente; manto geralmente coberto com esclerites ou espículas calcárias; cavidade do manto rudimentar posterior, sem brânquias verdadeiras, mas algumas vezes com estruturas respiratórias secundárias; pé representado por um sulco pedioso ventral, estreito e longo; hermafroditas. Exemplo: *Neomenia*.

Classe Polyplacophora (Gr. *polys*, muitas, várias, + *plax*, placa, + *phora*, portador): **quítons.** Corpo alongado, achatado dorsoventralmente, com cabeça reduzida; bilateralmente simétrico; rádula presente; concha de sete ou oito placas dorsais; pé amplo e achatado; múltiplas brânquias, nas laterais do corpo entre o pé e a margem do manto; sexos geralmente separados, com larva trocófora, mas véliger ausente. Exemplos: *Mopalia* (Figura 16.10), *Tonicella* (Figura 16.1A).

Classe Monoplacophora (Gr. *monos*, um, + *plax*, placa, + *phora*, portador). Corpo bilateralmente simétrico com um pé achatado, amplo; concha única, similar à das lapas; cavidade do manto com três a seis pares de brânquias; grandes cavidades celomáticas; rádula presente; três a sete pares de nefrídios, dois dos quais servem de gonodutos; sexos separados. Exemplo: *Neopilina* (Figura 16.12).

Classe Gastropoda (Gr. *gaster*, estômago, + *pous*, *podos*, pé): **caramujos, caracóis e lesmas**. Corpo assimétrico demonstra os efeitos da torção; corpo geralmente abrigado em uma concha enrolada (concha não enrolada ou ausente em algumas formas); cabeça bem desenvolvida, com rádula; pé grande e achatado; uma ou duas brânquias, ou com o manto modificado em brânquias secundárias ou um pulmão; maioria com um único átrio e único nefrídio; sistema nervoso com gânglios cerebral, pleural, pedioso e visceral; dioicos ou monoicos, alguns com trocófora, tipicamente véliger, alguns sem larva pelágica. Exemplos: *Busycon*, *Polinices* (Figura 16.16B), *Physa*, *Helix*, *Aplysia* (Figura 16.22).

Classe Bivalvia (L. *bi*, duplicado, + *valva*, porta de duas folhas, valva) (**Pelecypoda**): **bivalves.** Corpo envolvido por um manto bilobado; concha de duas valvas laterais, de tamanho e forma variáveis, com charneira dorsal; cabeça muito reduzida, mas boca dotada de palpos labiais; sem rádula; sem olhos cefálicos, uns poucos com olhos nas margens do manto; pé geralmente em forma de machadinha; brânquias laminares; sexos geralmente separados, com larvas trocófora e véliger, típicas. Exemplos: *Anodonta*, *Venus*, *Tagelus* (Figura, 16.26), *Teredo* (Figura 16.32).

Classe Scaphopoda (Gr. *skaphē*, bote, + *pous*, *podos*, pé): **dente-de-elefante.** Corpo encerrado no interior de uma concha tubular, de peça única, aberta em ambas as extremidades; pé cônico; boca com rádula e tentáculos contráteis (captáculos); cabeça ausente; respiração através do manto; sexos separados; larva trocófora. Exemplo: *Dentalium* (Figura 16.37).

Classe Cephalopoda (Gr. *kephalē*, cabeça, + *pous*, *podos*, pé): **lulas, sibas, náutilos e polvos**. Concha frequentemente reduzida ou ausente; cabeça bem desenvolvida com olhos e uma rádula; cabeça com braços ou tentáculos; pé modificado em sifão; sistema nervoso com gânglios bem desenvolvidos, centralizados, que formam um cérebro; sexos separados, desenvolvimento direto. Exemplos: *Sepioteuthis* (Figura 16.40), *Octopus* (Figura 16.1E), *Sepia* (Figura 16.39).

Os animais segmentados claramente não formam um grupo monofilético. Embora os artrópodes também tenham corpos segmentados, dados de sequências moleculares os agrupam em Ecdysozoa, e não no clado Lophotrochozoa com anelídeos e moluscos. Isso significa que os artrópodes são parentes mais distantes dos anelídeos e dos moluscos do que estes são um do outro. Cordados, que compõem o terceiro grupo segmentado, estão agrupados no clado deuterostômio. De acordo com nossa atual compreensão sobre a filogenia dos metazoários, os filos segmentados não são parentes próximos uns dos outros.

Teria a segmentação se originado independentemente nesses três táxons metaméricos? Embora isso pareça provável, há diferentes hipóteses em consideração. Uma delas sugere que os dois táxons de protostômios segmentados, anelídeos e artrópodes, são táxons-irmãos, mas isso é conflitante com a colocação recente dos anelídeos e artrópodes em clados diferentes dentro de Protostomia. Outra hipótese sugere que genes cujos produtos são necessários para o desenvolvimento da segmentação emergiram no início da história evolutiva dos Bilateria, mas desempenharam outras funções. Mais tarde, a

expressão desses genes teria sido então recrutada nas múltiplas origens independentes da metameria. Alguns cientistas estão atualmente estudando os mecanismos específicos responsáveis pela formação de segmentos em anelídeos e artrópodes, bem como aqueles envolvidos na repetição de estruturas de partes do corpo em alguns moluscos. As diferenças entre esses táxons com relação às etapas do desenvolvimento ou às vias bioquímicas responsáveis pela segmentação sustentariam a hipótese de que a segmentação emergiu diversas vezes independentemente.

Os fósseis são restos ou vestígios de seres que viveram em épocas remotas, descobertos na crosta terrestre (ver Capítulo 6). Eles podem ser partes componentes dos animais ou produtos (dentes, ossos, conchas, e assim por diante), partes de esqueletos petrificadas, moldes, impressões, pegadas e outros. Partes moles e carnosas raramente deixam fósseis reconhecíveis. Por conseguinte, não temos bons registros de moluscos antes que estes adquirissem concha, e resta ainda alguma dúvida de que certas conchas fósseis das mais primitivas sejam realmente restos de moluscos, particularmente se o grupo que elas representam está extinto (p. ex., os Hyolitha). O problema de como definir um molusco baseando-se somente nas partes duras foi enfatizado por Yochelson (1978, Malacologia **17:**165), que disse: “Se os escafópodes estivessem extintos e suas partes moles fossem desconhecidas, poderiam eles ser denominados moluscos? Eu penso que não.”

Muito da diversidade entre os moluscos está relacionada com as adaptações destes a diferentes *habitats* e modos de vida, e a uma ampla variedade de métodos de obtenção de alimento, que vai dos sedentários comedores de materiais filtrados até os de predação ativa. Há muitas adaptações para a captação de alimento dentro do filo, e uma enorme variação na estrutura e função radular, particularmente entre os gastrópodes.

O manto glandular, versátil, tem mostrado maior plasticidade e capacidade adaptativa do que, provavelmente, qualquer outra estrutura nos moluscos. Além de secretar a concha e delimitar a cavidade do manto, ele está diversamente modificado em brânquias, pulmão, sifões, aberturas e, algumas vezes, atua na locomoção, nos processos alimentares ou na capacidade sensorial. A concha também sofreu uma diversidade de adaptações evolutivas, tornando os moluscos um dos grupos mais bem-sucedidos da atualidade.

Resumo

Mollusca é o maior filo dentre os lofotrocozoários e um dos maiores e dos mais diversificados de todos os filos, cujos membros variam em tamanho desde organismos muito pequenos até os maiores invertebrados. As divisões básicas do corpo são cabeça, pé e massa visceral, esta última comumente coberta por uma concha. A maioria é marinha, mas alguns são de água doce, e uns poucos são terrestres. Eles ocupam ampla variedade de nichos. Muitos são economicamente importantes e alguns são de importância médica como hospedeiros de parasitos.

Os moluscos são celomados, embora seu celoma esteja limitado ao espaço em redor do coração, gônadas e, ocasionalmente, parte do intestino. O desenvolvimento evolutivo do celoma foi importante porque possibilitou melhor organização dos órgãos viscerais e, em muitos dos animais dotados dessa cavidade, exceto moluscos, um eficiente esqueleto hidrostático.

O manto e a cavidade do manto são importantes características dos moluscos. O manto secreta a concha e envolve parcialmente a massa visceral para formar a cavidade que abriga as brânquias. A cavidade do manto modificou-se em pulmão em alguns moluscos. O pé é um órgão locomotor geralmente ventral, em forma de sola, mas pode estar variavelmente modificado, como nos cefalópodes, em que se transformou em braços e em um funil. A rádula ocorre em todos os moluscos, exceto nos bivalves e em muitos solenogásters, e é um órgão linguiforme protrátil, com dentes usados na alimentação. Exceto nos cefalópodes, os quais desenvolveram secundariamente um sistema circulatório fechado, o sistema circulatório dos moluscos é aberto, com um coração e seios sanguíneos. Os moluscos comumente apresentam um par de nefrídios em conexão com o celoma, bem como sistema nervoso complexo, com grande variedade de órgãos sensoriais. A primitiva larva dos moluscos é a trocófora, a qual, na maioria dos moluscos marinhos, desenvolve-se em um segundo estágio larval, o véliger.

As classes Caudofoveata e Solenogastres constituem um pequeno grupo de moluscos vermiformes desprovidos de concha, mas que possuem escliretes ou espículas em faixas ao longo do corpo larval. Essas faixas podem ser homólogas às regiões do corpo que produzem as placas de conchas em quítons.

A classe Monoplacophora é um pequeno grupo marinho univalve, que exibe pseudometameria. Os Polyplacophora são

organismos marinhos mais comuns, com concha constituída de uma série de sete ou oito placas. São animais um tanto sedentários, com uma fileira de brânquias ao longo de cada lado do pé.

Gastropoda é a maior classe de moluscos e a mais bem-sucedida. Sua intrigante história evolutiva inclui um estágio de torção, por meio da qual o ânus e a cabeça situam-se na mesma extremidade do corpo, bem como o enrolamento, uma elongação da massa visceral, seguida de seu enrolamento em espiral. A torção levou ao problema da autopoluição, isto é, a liberação e precipitação de excretas sobre a cabeça e diante das brânquias, problema esse evitado de modos variados entre diferentes gastrópodes. Entre as soluções para evitar a autopoluição estão a captação de água para dentro da cavidade do manto por um dos lados do corpo e escoamento pelo outro (muitos gastrópodes), certo grau de destorção (opistobrânquios) e conversão da cavidade do manto em um pulmão (pulmonados).

A classe Bivalvia é marinha e de água doce, e tem a concha dividida em duas valvas unidas por um ligamento dorsal e mantidas juntas por um músculo adutor. A maioria dos bivalves é filtradora, drenando e filtrando água através das brânquias por ação ciliar.

Scaphopoda é uma pequena classe cujos membros apresentam uma concha tubular, aberta em ambas as extremidades, e o manto envolvendo o corpo.

Os membros da classe Cephalopoda são todos predadores e muitos podem nadar rapidamente. Seus braços e tentáculos capturam presas por secreções adesivas ou por meio de ventosas. Eles nadam expelindo água vigorosamente da cavidade do manto, fazendo-a passar através de um funil, que derivou do pé.

Há evidências embriológicas e moleculares de que os moluscos compartilham um ancestral comum com os anelídeos mais recentemente do que um e outro desses filos compartilham com os artrópodes ou os deuterostômios. Entretanto, há considerável debate sobre a posição filogenética dos moluscos dentro de Lophotrochozoa, bem como sobre suas relações com outros filos de protostômios. Possivelmente, os moluscos com repetição de partes do corpo são derivados de ancestrais moluscos não segmentados.

Questões de revisão

1. Os membros de um filo tão grande e diverso como Mollusca impactam os humanos de muitas formas. Discuta esta afirmação.
2. Como é o desenvolvimento embrionário do celoma dos moluscos? Por que foi importante o desenvolvimento evolutivo de um celoma?
3. Quais características de Mollusca os distinguem de outros filos?
4. Descreva brevemente as características do molusco ancestral hipotético e diga como cada uma das classes de moluscos (Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, Cephalopoda, Bivalvia, Scaphopoda) difere da condição ancestral com respeito a cada um dos seguintes aspectos: concha, rádula, pé, cavidade do manto e brânquias, sistema circulatório e cabeça.
5. Descreva brevemente o *habitat* e os hábitos de um quíton típico.
6. Defina o seguinte em relação aos gastrópodes: opérculo, columela, torção, autopoluição, assimetria bilateral, rinóforo, pneumostômio.
7. Que problema funcional resulta da torção? Como evoluíram os gastrópodes para contornar esse problema?
8. Os gastrópodes sofreram enorme irradiação. Ilustre esta afirmação, descrevendo variações nos hábitos alimentares encontradas nos gastrópodes.
9. Diferencie os opistobrânquios dos pulmonados.
10. Qual é a função do sifúnculo dos cefalópodes?
11. Descreva como os cefalópodes nadam e como eles se alimentam.
12. Descreva as adaptações nos sistemas circulatório e neurossensorial dos cefalópodes que são de particular importância para animais nadadores e predadores ativos.
13. Diferencie os amonoides dos nautiloides.
14. Descreva brevemente como se alimenta um bivalve típico e como ele se enterra.
15. Como o ctenídio de um bivalve típico está modificado em relação à forma ancestral desse órgão?

16. Defina o que se segue: ctenídios, odontóforo, perióstraco, camada prismática, camada nacarada, metanefrídios, nefróstoma, trocófora, véliger, gloquídio, osfrádio.

17. Quais outros grupos de invertebrados são prováveis de se constituírem em parentes mais próximos dos moluscos? Quais evidências sustentam e/ou contradizem essas relações?

Para aprofundar seu raciocínio. Leia as descrições da hipótese Serialia e compare a árvore dos Mollusca desenvolvida sob esta hipótese com aquela mostrada na Figura 16.1. Explique como as características do molusco ancestral e o caminho evolutivo dos moluscos diferem dependendo do cladograma.

Referências selecionadas

Abbott, R. T., and P. A. Morris. 2001. R. T. Peterson (ed.). A field guide to shells: Atlantic coasts and the West Indies, ed. 5. Boston, Houghton Mifflin Company. *Uma excelente revisão de um manual popular.*

Barinaga, M. 1990. Science digests the secrets of voracious killer snails. Science **249:**250–251. *Descreve a pesquisa sobre as toxinas produzidas pelos caracóis.*

Bergström, J. 1989. The origin of animal phyla and the new phylum Procoelomata. Lethaia **22:**259–269. *Defende que os Caudofoveata são os únicos membros sobreviventes dos Procoelomata, os seus supostos ancestrais, metazoários primitivos do Período Cambriano portadores de esclerito.*

Fleischman, J. 1997. Mass extinctions come to Ohio. Discover **18**(5):84–90. *Das 300 espécies de bivalves de água doce na bacia do rio Mississippi, 161 foram extintas ou estão ameaçadas de extinção.*

Gehring, W. J., and I. Kazuho. 1999. *Pax 6:* mastering eye morphogenesis and eye evolution. Trends Genet. **15:**371–377. *Os autores discutem os processos morfogenéticos pelos quais os olhos de diversos animais poderiam ter evoluído a partir de um tipo de célula fotorreceptora ancestral comum.*

Giribet, G., A. Okusu, A. R. Lindgren, S. W. Huff, M. Schrödl, and M. Nishiguchi. 2006. Evidence for a clade composed of molluscs with serially repeated structures: monoplacophorans are related to chitons. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **103:**7723–7728. *Os moluscos com estruturas repetidas são derivados de um molusco ancestral não segmentado.*

Gosline, J. M., and M. D. DeMont. 1985. Jet-propelled swimming in squids. Sci. Am. **252:**96–103 (Jan.). *Analisa a mecânica do nado das lulas; a elasticidade do colágeno no manto aumenta a eficiência.*

Hanlon, R. 2007. Cephalopod dynamic camouflage. Curr. Biol. **17:**400–404. *Experimentos demonstram claramente que os cefalópodes não conseguem enxergar cores de fundo; eles se baseiam na intensidade para se combinar com o fundo.*

Haszprunar, G. 2000. Is the Aplacophora monophyletic? A cladistic point of view. Amer. Malac. Bull. **15:**115–130. *Afirma que os solenogásters são o grupo-irmão de todos os outros grupos de moluscos, incluindo os caudofoveatos.*

Holloway, M. 2000. Cuttlefish say it with skin. Nat. Hist. **109**(3):70–76. *As sibas e outros cefalópodes são capazes de mudar a textura e a cor da própria pele com uma velocidade surpreendente. Foram descritas 54 propriedades das sibas, inclusive relacionadas com a cor, a textura da pele e os diversos sinais de braço e nadadeira.*

Page, L. R. 2003. Gastropod ontogenetic torsion: developmental remnants of an ancient evolutionary change in body plan. J. Exp. Zool. Part B: **297B:**11–26. *Um corpo torcido é o resultado de movimentos assincrônicos da concha e das vísceras, além da remodelação do epitélio do manto.*

Smith, S. A., N. G. Wilson, F. E. Goetz, C. Feehery, S. C. S. Andrade, G. W. Rouse, G. Giribet, and C. W. Dunn. 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. Nature **480:**364–367. *Este estudo apoia os clados Aculifera e Conchifera, mas não a hipótese do clado Serialia.*

Vinther, J., E. A. Sperling, D. E. G. Briggs, and K. J. Peterson. 2012. A molecular palaeobiological hypothesis for the origin of aplacophoran molluscs and their derivation from chitonlike ancestors. Proc. R. Soc. B. **279:**1259–1268. *Uma boa discussão sobre os moluscos fósseis à luz da nova filogenia.*

Ward, P. D. 1998. Coils of time. Discover **19**(3):100–106. *O atual* Nautilus *parece ter existido praticamente inalterado por 100 milhões de anos, e todas as outras espécies conhecidas derivaram dele, incluindo o* Allonautilus*, uma derivação recente.*

Woodruff, D. S., and M. Mulvey. 1997. Neotropical schistosomiasis: African affinities of the host snail *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Planorbidae). Biol. J. Linn. Soc. **60:**505–516. *O caracol pulmonado* Biomphalaria glabrata *é o*

hospedeiro intermediário no Novo Mundo para o Schistosoma mansoni*, um importante trematódeo de humanos. A análise aloenzimática demonstrou que o* B. glabrata *se assemelha às espécies africanas, e não às neotropicais. Assim, quando foi trazido ao Novo Mundo pelos escravos africanos, o* S. mansoni *encontrou um hospedeiro compatível.*

Zorpette, G. 1996. Mussel mayhem, continued. Sci. Am. **275:**22–23 (Aug.). *Foram descritos alguns benefícios, ainda que duvidosos, da invasão do mexilhão-zebra, mas que não compensam os problemas criados.*

[1] Hyman, L. H. 1967. The Invertebrates, vol. VI. New York, McGraw-Hill Book Company.

[2] Boss, K. J. 1982. Mollusca. In S. P. Parker, ed., Synopsis and Classification of Living Organisms, vol. 1. New York, McGraw-Hill Book Company.

[3] Page, L. R. 2003. J. Exp. Zool. Part B: **297B:**11-26.

[4] Giribet, G., et al. 2006. Proc. Natl. Acad. Sci. EUA **103:**7723–7728.

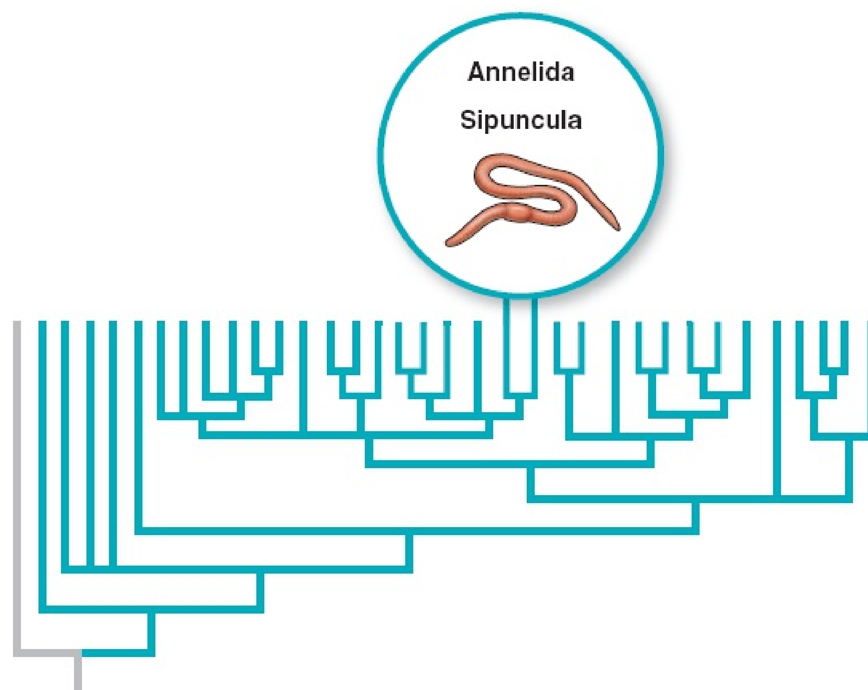
CAPÍTULO 17

Anelídeos e Táxons Relacionados

- **FILO ANNELIDA, INCLUINDO POGONÓFOROS (SIBOGLINIDAE) E EQUIURÍDEOS**
- **FILO SIPUNCULA**



Chloeia sp., um poliqueta errante com grandes feixes de cerdas.



Divisão do corpo

Embora a presença de um celoma preenchido por fluido tenha oferecido um esqueleto hidrostático eficiente para a escavação, o controle preciso dos movimentos do corpo foi provavelmente difícil para os primeiros celomados. A força da contração muscular em uma área era transferida para todo o corpo pelo fluido do celoma não dividido. Por sua vez, existiam distintos compartimentos celômicos dentro do corpo dos anelídeos ancestrais. Os compartimentos chamados de segmentos ou metâmeros foram separados dos vizinhos por paredes denominadas septos. Os septos permitiam que cada um dos segmentos preenchidos por fluido respondesse individualmente a uma contração muscular local – um segmento poderia estar longo e estreito, enquanto outro curto e largo. Os anelídeos ilustram a segmentação, ou *metamerismo*; seus corpos são compostos por unidades repetidas de forma serial. Cada unidade contém componentes da maioria dos sistemas de órgãos, como os sistemas circulatório, nervoso e excretor.

O advento evolutivo do metamerismo foi significativo, pois permitiu uma grande complexidade de estruturas e funções. O metamerismo aumentou a eficiência na escavação, por permitir a movimentação independente de segmentos diferentes. Por sua vez, o controle fino dos movimentos permitiu a evolução de um sistema nervoso mais sofisticado. Além disso, a repetição de partes do corpo deu ao organismo uma redundância própria que gerou um fator de segurança: se um segmento falhasse, outros poderiam ainda funcionar. Assim, uma lesão em uma parte poderia não ser necessariamente fatal.

O potencial evolutivo do plano corpóreo metamérico está amplamente demonstrado pelos grandes e diversos filos Annelida, Arthropoda e Chordata, os quais provavelmente representam três origens evolutivamente independentes de metamerismo.

O filo de animais vermiformes protostômios e celomados descrito neste capítulo pertence ao subgrupo Lophotrochozoa. Eles desenvolvem-se com clivagem espiral em mosaico, sua mesoderme é formada por células derivadas da célula 4d (ver Capítulo 8), seu celoma desenvolve-se por esquizocelia e compartilham uma trocófora como a forma larval ancestral. Dois filos são discutidos: Annelida e Sipuncula.

Os membros do filo Annelida são vermes segmentados, que vivem em *habitats* marinhos, de água doce e terrestres úmidos. Os poliquetas marinhos, as sanguessugas e as conhecidas minhocas pertencem a esse grupo. Annelida inclui atualmente os pogonóforos e vestimentíferos, anteriormente colocados em um único filo – Pogonophora – ou em filos individuais – Pogonophora e Vestimentifera. Esses vermes de oceano profundo pertencem ao clado Siboglinidae. Os membros do antigo filo Echiura foram incluídos no filo Annelida. Os “vermes-colher” em forma de salsicha não são segmentados, mas contêm partes do corpo repetidas que sugerem um ancestral segmentado.

Os vermes do filo Sipuncula são animais marinhos bentônicos com corpo não segmentado. Vários estudos que utilizam dados de sequências moleculares colocam os sipúnculos dentro do filo Annelida, mas nem todos os conjuntos de dados embasam esse posicionamento. Neste livro, consideramos Sipincula como táxon-irmão de Annelida (Figura 17.1).

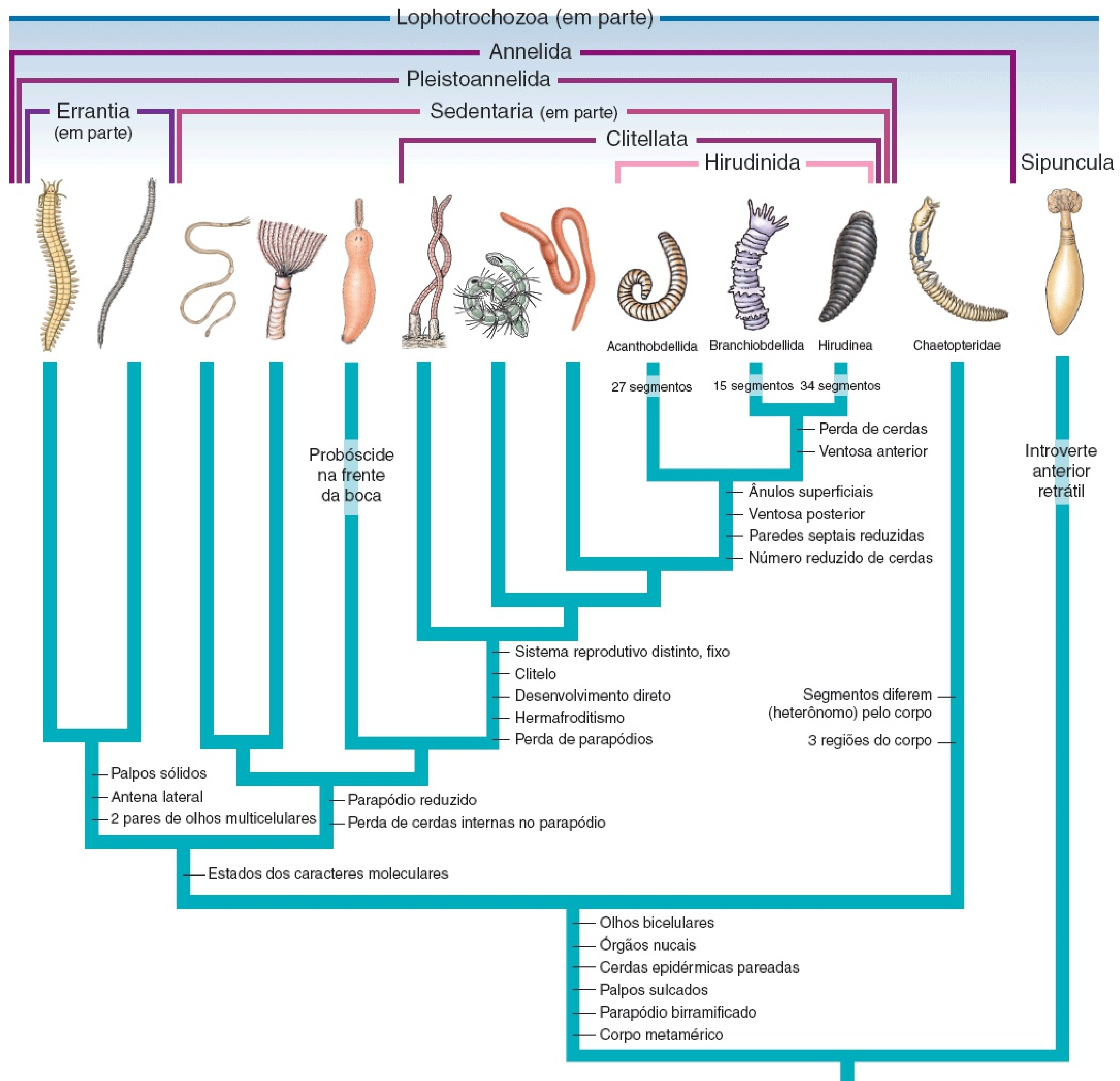


Figura 17.1 Cladograma dos anelídeos, baseado na filogenia recente de Struck *et al*., 2011 (ver adiante para uma referência). A maioria dos anelídeos pertence a dois grandes clados: Errantia e Sedentaria. Os anelídeos com um clitelo são agrupados nos Sedentaria.

FILO ANNELIDA, INCLUINDO POGONÓFOROS (SIBOGLINIDAE) E EQUIURÍDEOS

O filo Annelida (L. *annelus*, pequeno anel + *ida*, sufixo plural) é composto por vermes segmentados. É um filo diverso, com aproximadamente 15.000 espécies, sendo as mais familiares as minhocas terrestres e de água doce (oligoquetos) e as sanguessugas (classe Hirudinida). No entanto, 2/3 do filo é composto por vermes marinhos (poliquetas), menos familiares para a maioria das pessoas. Alguns poliquetas têm uma aparência grotesca, enquanto outros são bonitos e graciosos. Eles incluem "vermes pergaminho", "vermes de escamas", "vermes arenícolas" e muitos outros.

Os anelídeos são vermes cujo corpo está dividido em **metâmeros** (ou **segmentos**) organizados em uma série linear, e definidos externamente pela presença de **anéis** circulares chamados *annuli* (característica que origina o nome do filo). A

segmentação do corpo (**metamerismo**) é a divisão do corpo em uma série de segmentos, cada um deles contendo componentes semelhantes de todos os principais sistemas de órgãos. Nos anelídeos, os segmentos estão limitados internamente por septos.

Os anelídeos são, às vezes, chamados de "vermes com cerdas" porque, com exceção das sanguessugas, a maioria dos anelídeos apresenta pequenas **cerdas** (L., *setae*) quitinosas. As cerdas curtas e em forma de agulha auxiliam os segmentos a se ancorarem durante a locomoção, e cerdas longas, na forma de pelos, auxiliam na natação de formas aquáticas. Uma vez que muitos anelídeos vivem em galerias escavadas ou em tubos secretados, cerdas rígidas também evitam que esses organismos sejam arrancados de seus lares.

Os anelídeos têm uma distribuição mundial, e algumas espécies são cosmopolitas. Poliquetas são formas principalmente marinhas. A maioria é bentônica, mas alguns vivem na região pelágica em oceanos abertos. Os oligoquetos e as sanguessugas ocorrem predominantemente na água doce ou em solos terrestres. Algumas espécies de água doce escavam o lodo e a areia, e outras vivem associadas à vegetação submersa. Muitas sanguessugas são predadoras, especializadas em perfurar suas presas para se alimentar de sangue ou tecidos moles. Algumas poucas sanguessugas são marinhas, mas a maioria vive na água doce ou em regiões encharcadas. Ventosas são tipicamente encontradas nas duas extremidades do corpo, permitindo que as sanguessugas se prendam ao substrato ou a suas presas.

Plano corpóreo

O corpo dos anelídeos tem, tipicamente, uma cabeça em duas partes, composta por um **prostômio** e um **peristômio**, seguida por um corpo segmentado e uma porção terminal, denominada **pigídio**, na qual se localiza o ânus (Figura 17.2). A cabeça e o pigídio não são considerados segmentos "verdadeiros". Os segmentos diferenciam-se durante o desenvolvimento, e novos segmentos aparecem logo à frente do pigídio; desse modo, os segmentos mais antigos estão na região anterior do corpo e os segmentos mais novos estão na região posterior. Cada segmento contém, tipicamente, estruturas respiratórias, nervosas e excretoras, assim como um celoma. Bordas chamadas de **parapódio** podem estar presentes em cada segmento.

Na maioria dos anelídeos, o celoma desenvolve-se embriologicamente como uma fenda dentro do mesoderma de cada um dos lados do intestino (por **esquizocele**), formando um par de compartimentos celômicos em cada um dos segmentos. Um **peritônio** (uma camada de epitélio de origem mesodérmica) reveste a parede interna de cada compartimento, formando um **mesentério** dorsal e um ventral, que recobrem todos os órgãos (Figura 17.3). Os peritônios de segmentos adjacentes encontram-se para formar os **septos**, que são perfurados pelo intestino e pelos vasos sanguíneos longitudinais. A parede do corpo em torno do peritônio e do celoma contém músculos circulares e longitudinais fortes, adaptados para a natação, o rastejamento e a escavação (Figura 17.3).

Exceto nas sanguessugas, o celoma da maioria dos anelídeos é preenchido com fluido e tem a função de **esqueleto hidrostático**. Uma vez que o volume de fluido dentro de um compartimento celômico é essencialmente constante, a contração dos músculos longitudinais da parede do corpo provoca o encurtamento do segmento e o aumento de seu diâmetro, enquanto a contração dos músculos circulares provoca seu alongamento e seu estreitamento. A presença dos septos significa que o alargamento e o alongamento ocorrem em áreas estritas; o rastejamento é produzido por ondas alternadas de contração dos músculos longitudinais e circulares, as quais passam da região anterior do corpo para a posterior (contrações peristálticas). Os segmentos nos quais a musculatura longitudinal está contraída alargam-se e ancoram-se no substrato, enquanto outros segmentos, nos quais a musculatura circular está contraída, alongam-se e esticam-se para frente. Desse modo, podem ser geradas forças grandes o suficiente para uma escavação rápida, assim como para a locomoção. As formas aquáticas usam ondulações em vez de movimentos peristálticos para sua locomoção.

O corpo dos anelídeos apresenta uma fina camada externa de cutícula não quitinosa (ver Capítulo 29) em volta da epiderme (Figura 17.3). A presença de cerdas epidérmicas pares (Figuras 17.2 e 17.20) é uma condição ancestral de anelídeos, embora elas tenham se reduzido ou desaparecido em alguns grupos. O sistema digestivo dos anelídeos não é segmentado: o trato digestivo percorre todo o corpo, perfurando cada um dos septos (Figura 17.3). Os vasos sanguíneos longitudinais, dorsais e ventrais, seguem o mesmo trajeto, assim como ocorre com o cordão nervoso ventral.

Historicamente, os anelídeos são divididos em três classes: Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinida. As análises filogenéticas mostram que os poliquetas e os oligoquetos pertencem aos grupos parafiléticos; as sanguessugas formam um clado. As sanguessugas surgem dos oligoquetos; juntos os dois grupos formam um clado denominado Clitellata, caracterizado

pela presença de uma estrutura reprodutiva denominada **clitelo** (ver adiante). Os oligoquetos surgiram dos poliquetas, então o termo "poliqueta" é descritivo, em vez de taxonômico.

Poliqueta é um termo usado para denotar qualquer uma das 80 famílias morfologicamente distintas de vermes, normalmente aquelas com muitas cerdas. As relações evolutivas entre essas famílias não foram fáceis de discernir, mas as filogenias recentes baseadas nos caracteres moleculares têm embasado dois grupos principais de anelídeos: Errantia e Sedentaria. A divisão de anelídeos em dois grupos, um errante (circula livremente; Figura 17.2) e o outro sedentário (passa a maior parte de sua vida em tubos ou tocas; Figura 17.4), foi proposta há muito tempo nos fundamentos morfológicos e, posteriormente, rejeitada. Recentemente, esses dois grupos foram embasados por filogenias fundamentadas em caracteres moleculares. Os Sedentaria contêm alguns poliquetas, bem como oligoquetos e sanguessugas (Clitellata; Figura 17.1). A maioria dos outros poliquetas está nos Errantia (do latim *errare*, vagar). Muitos desses, como o verme amêijoa, *Nereis* (do grego, nome de uma nereida), são predatórios. Eles possuem uma faringe muscular eversível armada com mandíbulas ou dentes que podem ser lançados com uma velocidade surpreendente para capturar a presa.

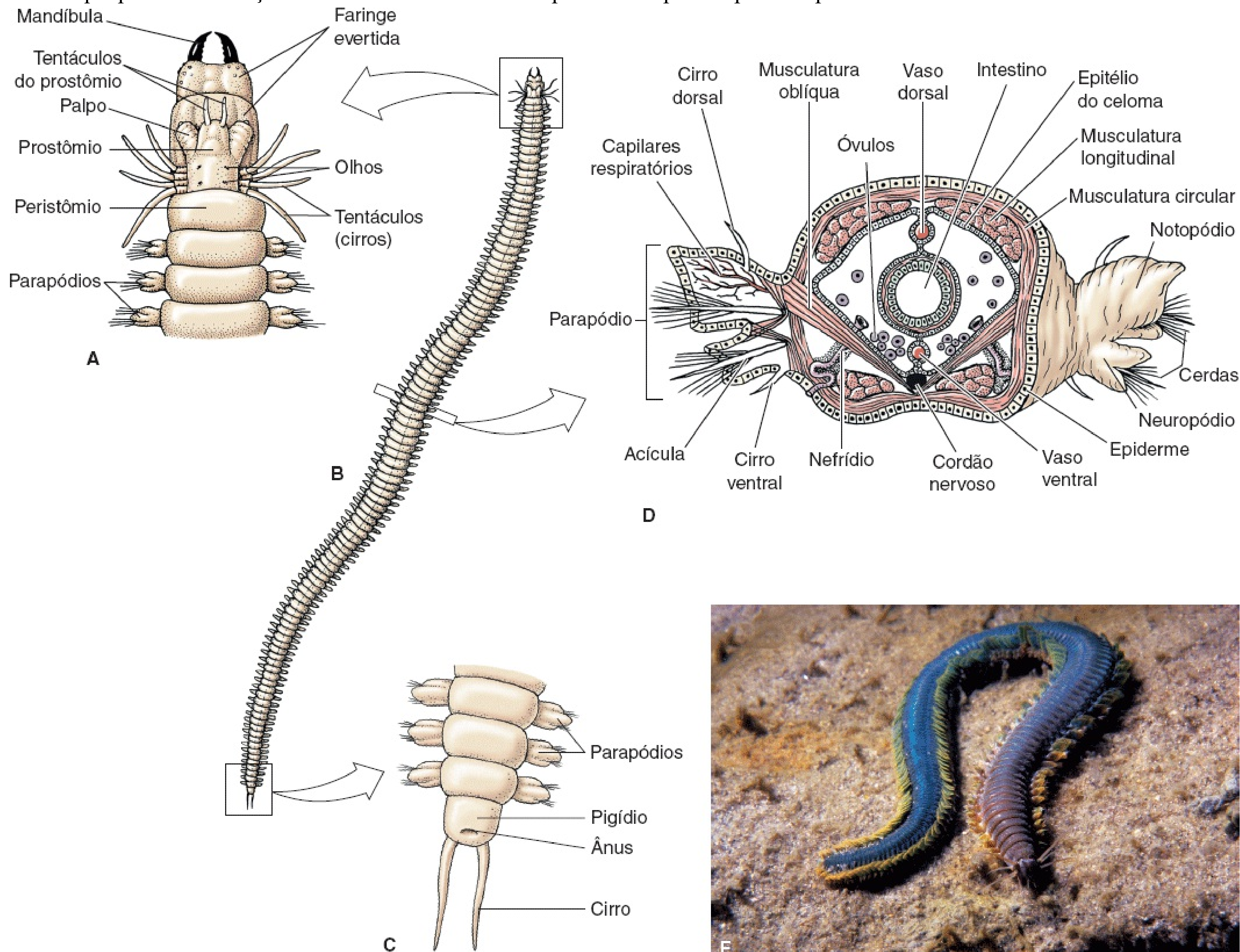


Figura 17.2 *Nereis virens* (**A-D**) e *Nereis diversicolor* (**E**) são poliquetas errantes. **A.** Extremidade anterior, com a faringe evertida. **B.** Estruturas externas. **C.** Extremidade posterior. **D.** Seção transversal generalizada da região do intestino. **E.** Nessa foto de um exemplar vivo de *N. diversicolor*, note os segmentos bem definidos, os parapódios lobados e o prostômio, com tentáculos.

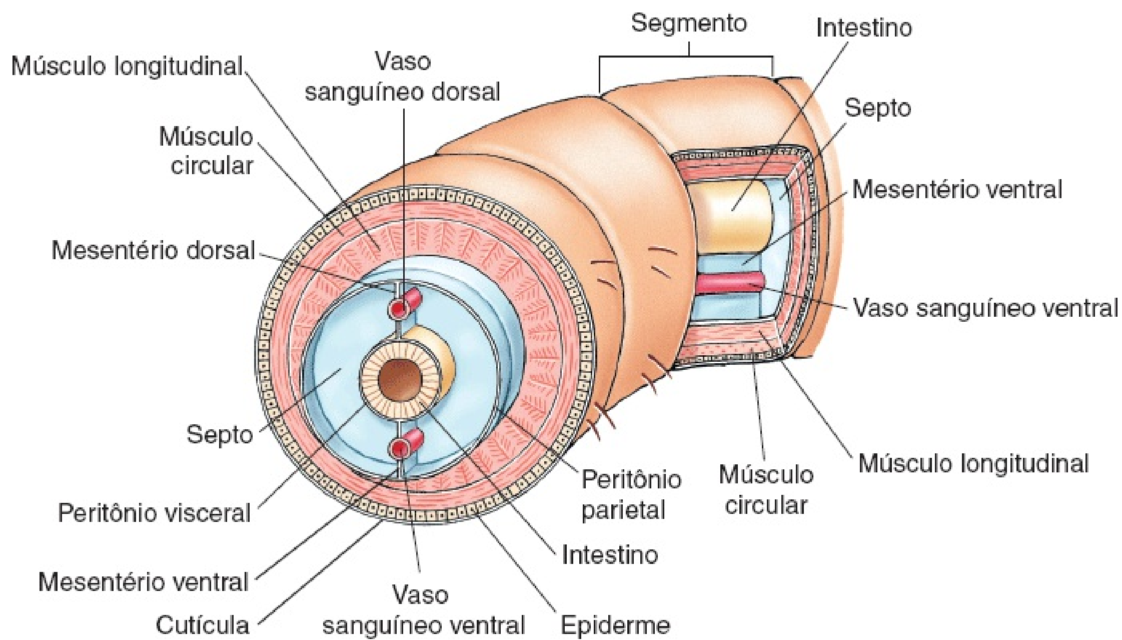


Figura 17.3 O plano corpóreo dos anelídeos.

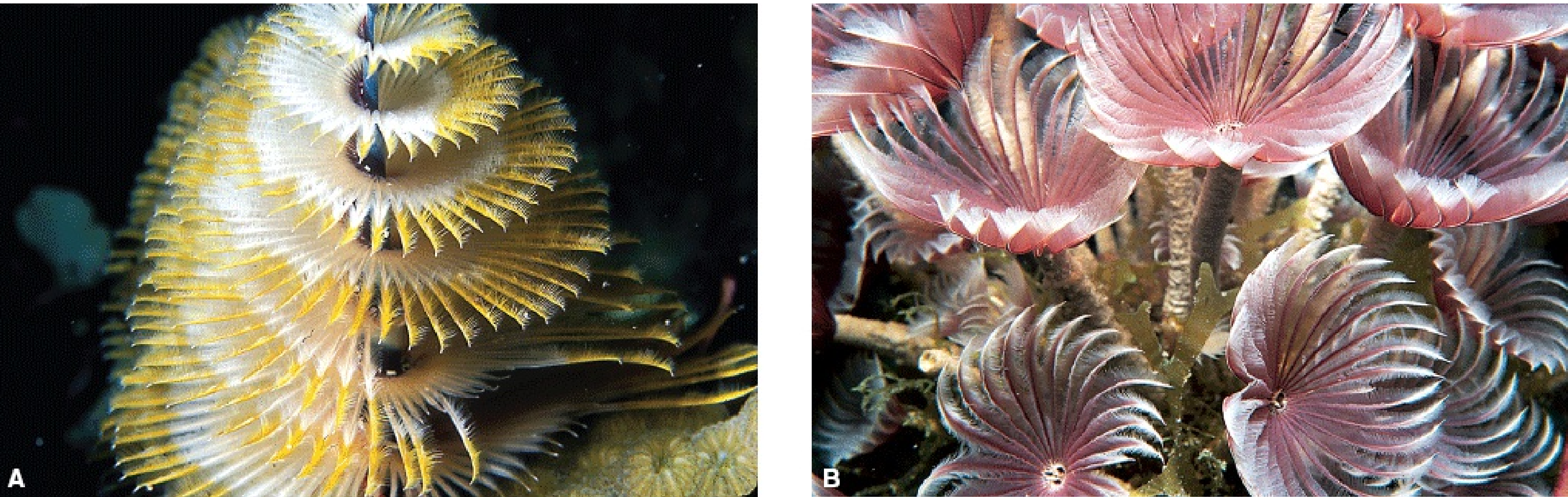


Figura 17.4 Poliquetas sedentários que vivem em tubos. **A.** *Spirobranchus giganteus*, que vive em tubos calcários. Em sua cabeça existem duas espirais de tentáculos modificados (radíolos) usados para coletar partículas alimentares em suspensão da água ao redor. Note os filtros finamente ramificados visíveis na margem de cada radíolo. **B.** *Bispira brunnea*, um poliqueta sabelídeo que vive em tubos coriáceos.

Juntos os Errantia e Sedentaria formam um novo grupo Pleistoannelida. Há alguns poliquetas posicionados fora do Pleistoannelida (Figura 17.1); desses anelídeos excluídos discutimos apenas os *Chaetopterus*.

Os membros do Chaetopteridae são anelídeos incomuns que vivem em tubos com regiões corporais distintas (Figura 17.5). O verme pergaminho, *Chaetopterus* (Gr. *chaitē,* pelo longo, + *pteron,* asa), alimenta-se de partículas suspensas (Figura 17.5). Vivem em um tubo coriáceo, em forma de U, enterrado, exceto pelas extremidades afiladas, em areia ou lodo ao longo da costa. O animal prende-se à parede do tubo por meio de ventosas ventrais. Parapódios modificados em forma de leque, localizados nos segmentos 14 a 16, bombeiam a água através do tubo por meio de movimentos rítmicos. Um par de parapódios grandes presentes no segmento 12 secreta uma longa rede de muco que se projeta para trás até atingir um pequeno cálice alimentar presente bem em frente aos leques. Toda a água que passa pelo tubo é filtrada por essa rede de muco, sendo o final dessa rede enrolado por cílios presentes no cálice de maneira a formar uma bola. Quando a bola está com aproximadamente 3 mm de diâmetro, os parapódios em leque param de bater e a bola de alimento e muco é rolada para frente por ação ciliar até a boca, sendo, então, engolida.

Pleistoannelida

Os Pleistoannelida abrangem dois grandes clados, conforme mencionado anteriormente. Forneceremos uma breve descrição do plano corpóreo dos poliquetas errantes e, a seguir, discutiremos as minhocas errantes representativas. As descrições dos tipos principais de anelídeos sedentários, incluindo os membros do Clitellata, seguem-se à discussão sobre os táxons errantes.

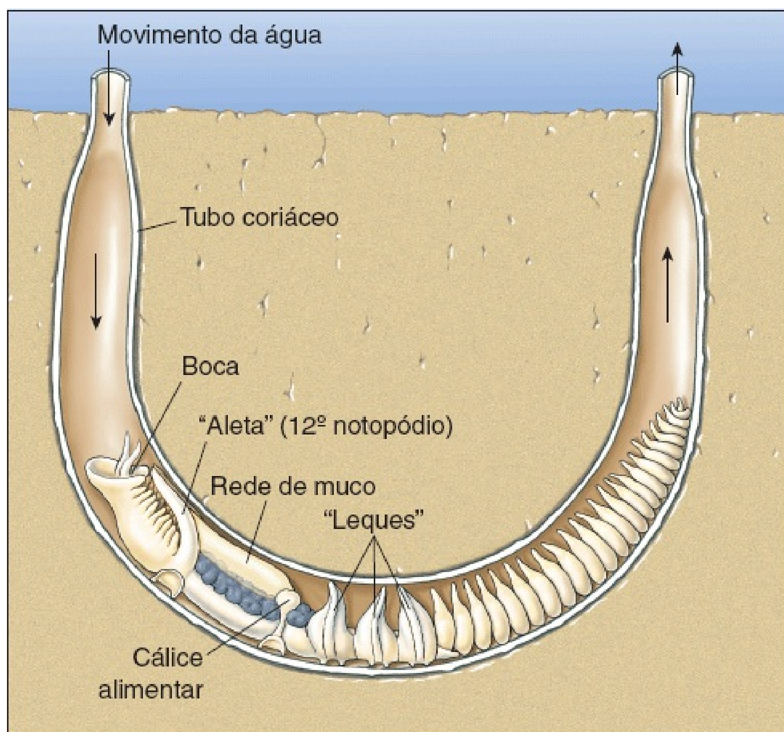


Figura 17.5 *Chaetopterus*, um poliqueta sedentário que vive em um tubo em forma de U no piso dos oceanos. Bombeia água através de um tubo coriáceo (do qual foi cortada uma metade nesta representação) por meio de seus três parapódios em leque que funcionam como um pistão. Esses leques batem 60 vezes por minuto, de modo a manter o fluxo das correntes de água. Os notopódios em forma de aletas do décimo segundo segmento secretam continuamente uma rede de muco que filtra as partículas alimentares. Quando a rede se enche de alimento, o cálice alimentar enrola essa rede de maneira a formar uma bola e, quando a bola está grande o suficiente (cerca de 3 mm), o cálice alimentar dobra-se para frente e deposita a bola em um sulco ciliado para que seja carregada até a boca e engolida.

Errantia

Errantia é um dos grandes subgrupos de Pleistoannelida. Ele abrange os poliquetas móveis.

A maioria dos poliquetas móveis (Gr. *polys*, muitos + *chaitē*, longo pelo) é marinha e, enquanto a maioria tem entre 5 e 10 cm de comprimento, alguns são menores que 1 mm, e outros podem atingir 3 m de comprimento. Podem ter cores brilhantes, em vermelho e verde, ser iridescentes ou opacos.

Muitos poliquetas são eurialinos e podem tolerar uma ampla variação de salinidade ambiental. A fauna de poliquetas de água doce é mais diversificada em regiões quentes do que em zonas temperadas.

Muitos poliquetas vivem sob rochas, entre fendas de corais ou dentro de conchas abandonadas. Alguns são planctônicos. Têm uma atuação significativa nas cadeias tróficas marinhas por serem comidos por peixes, crustáceos, hidroides e muitos outros predadores.

Os poliquetas têm uma cabeça bem definida, com órgãos sensoriais especializados; apêndices pares, denominados **parapódios**, na maioria dos segmentos; e não apresentarem clitelo (Figura 17.2). Como seu nome indica, contêm muitas cerdas, em geral organizadas em feixes nos parapódios. Exibem a mais pronunciada especialização de órgãos sensoriais observadas dentre os anelídeos (ver adiante).

Forma e função

Um poliqueta tipicamente tem um **prostômio**, que pode ou não ser retrátil, frequentemente com olhos, tentáculos e palpos sensoriais (Figura 17.2). O **peristômio** circunda a boca e pode ter cerdas, palpos ou, nas formas predadoras, mandíbulas quitinosas (Figura 17.4).

O tronco dos poliquetas é segmentado, e a maior parte dos segmentos tem parapódios, que podem apresentar lobos, cirros, cerdas e outras partes (Figura 17.2). Os parapódios normalmente são usados para rastejar. Em geral, funcionam como os principais órgãos respiratórios, embora alguns poliquetas também tenham brânquias.

Nutrição

Os poliquetas errantes normalmente são predadores e carniceiros. O sistema digestivo de um poliqueta consiste em porções anterior, mediana e posterior. A porção anterior inclui um estomodeu, uma faringe e um esôfago anterior. Ela é revestida por cutícula, e as mandíbulas, quando presentes, são construídas com uma proteína cuticular. A região mais anterior da porção mediana secreta enzimas digestivas, e a absorção ocorre em direção à região posterior. Uma porção posterior curta conecta a porção mediana ao exterior por meio de um ânus, o qual se localiza no pigídio.

Circulação e respiração

Os poliquetas têm uma considerável diversidade de estruturas circulatórias e respiratórias. Como mencionado previamente, parapódios e brânquias servem para trocas gasosas em várias espécies. No entanto, em alguns poliquetas não existe um órgão especial para respiração, e as trocas gasosas ocorrem através da superfície do corpo.

O padrão circulatório varia bastante. Em *Nereis*, um vaso longitudinal dorsal carrega o sangue para a região anterior, e um vaso longitudinal ventral conduz o sangue para a região posterior (Figura 17.2D). O sangue flui entre esses dois vasos por meio de redes segmentares presentes nos parapódios e septos, e em volta do intestino. No poliqueta predador, *Glycera* (Gr., *Glykera*, um nome próprio feminino), o sistema circulatório é reduzido e se funde ao celoma. Os septos são incompletos e, assim, o fluido celômico assume a função de circulação.

Muitos poliquetas têm pigmentos respiratórios, como hemoglobina, clorocruorina ou hemeritrina (Capítulo 31).

Excreção

Os órgãos excretores consistem em protonefrídios e uma mistura de proto e metanefrídios em alguns, mas a maioria dos poliquetas apresenta metanefrídios (Figura 17.2). Existe um par por segmento, cada extremidade com um **nefróstoma**, que se abre no compartimento celômico. O fluido celômico entra pelo nefróstoma, e uma reabsorção seletiva ocorre ao longo do ducto nefridiano (Figura 17.21).

Sistema nervoso e órgãos dos sentidos

A organização do sistema nervoso central dos poliquetas segue o plano básico dos anelídeos (Figura 17.22). Gânglios cerebrais dorsais conectam-se a um gânglio subfaríngeo por meio de um conectivo circunfaríngeo. Um cordão nervoso ventral duplo percorre o comprimento do verme, com gânglios organizados metamericamente.

Os órgãos dos sentidos são muito desenvolvidos nos poliquetas e incluem olhos, órgãos nucais e estatocistos. Os olhos, quando presentes, podem variar desde ocelos simples até órgãos bem desenvolvidos. Olhos são mais conspícuos entre os poliquetas errantes. Geralmente, os olhos são compostos por uma taça retiniana com células fotorreceptoras que lembram bastonetes (revestindo a parede da taça) direcionados para o lúmen da taça. O maior grau de desenvolvimento de olhos aparece na família Alciopidae, que apresenta olhos grandes, que formam imagem, com estrutura semelhante aos olhos de alguns moluscos cefalópodes (ver Figura 16.41, Capítulo 16), com córnea, lente, retina e pigmentos retinianos. Os olhos dos alciopídeos também têm retinas acessórias, uma característica que evoluiu independentemente em peixes e alguns cefalópodes de profundidade. As retinas acessórias de alciopídeos são sensíveis a diferentes comprimentos de onda. Os olhos desses animais pelágicos podem estar bem adaptados à sua função, uma vez que a penetração dos diferentes comprimentos de onda varia com a profundidade. Os estudos com eletroencefalograma mostraram que são sensíveis à luz tênue das profundidades oceânicas. Os órgãos nucais são poros ou fendas sensoriais que parecem ser quimiorreceptoras, um fator importante na coleta de alimento. Alguns poliquetas escavadores e construtores de tubos têm estatocistos que atuam na orientação do corpo.

Reprodução e desenvolvimento

Os poliquetas não têm órgãos sexuais permanentes e, em geral, apresentam sexos separados. Os sistemas reprodutores são simples: as gônadas aparecem como projeções temporárias do peritônio e liberam seus gametas no celoma. Os gametas são então transportados para o exterior por meio de gonodutos, pelos metanefrídios, ou pela ruptura da parede do corpo. A fecundação é externa e o estágio inicial de larva é uma trocófora (ver Figura 16.7, Capítulo 16).

> Alguns poliquetas vivem a maior parte do ano como animais sexualmente imaturos denominados átocos, mas, durante a estação reprodutiva, uma parte do corpo torna-se sexualmente madura e aumenta de volume com a presença de gametas (Figura 17.6). Um exemplo é o verme palolo, que vive em galerias escavadas em recifes de coral. Durante o período reprodutivo, as partes sexualmente maduras, agora denominadas epítocos, rompem-se e nadam até a superfície. Logo antes do nascer do sol, o mar está literalmente coberto por eles, e, ao nascer do sol, eles explodem, liberando ovos e espermatozoides para fecundação. Novas partes posteriores são regeneradas a partir das partes anteriores desses vermes. Esses enxameamentos têm um enorme valor adaptativo, uma vez que a maturação

sincrônica de todos os epítocos garante o maior número de ovos fecundados. No entanto, essa estratégia reprodutiva é muito perigosa; muitos tipos de predadores fazem a festa com os vermes enxameantes. Nesse meio tempo, o átoco permanece seguro em sua galeria e produz um novo epítoco no próximo ciclo. Em alguns poliquetas, os epítocos surgem dos átocos por meio de brotamento assexual (Figura 17.7) e tornam-se vermes completos.

Membros representativos do Errantia

Vermes moluscos | *Nereis*. Os vermes moluscos (Figura 17.2) ou vermes de areia, como são às vezes chamados, são poliquetas errantes que vivem em galerias revestidas com muco na linha de maré baixa ou próximo dela. Às vezes são encontrados escondidos em abrigos temporários, como embaixo de pedras, onde ficam com seu corpo coberto e sua cabeça para fora. São mais ativos à noite, quando esgueiram-se para fora de seus abrigos e nadam ou rastejam-se sobre a areia à procura de alimento.

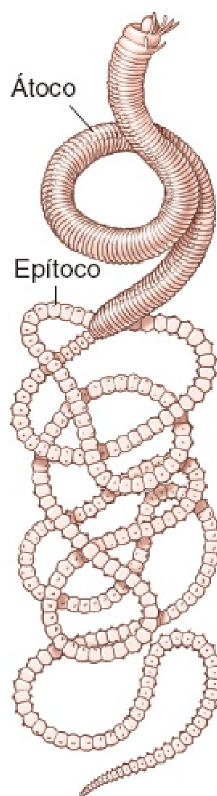


Figura 17.6 *Eunice viridis*, o verme palolo de Samoa. Os segmentos posteriores constituem a região do epítoco, que consiste em segmentos completamente preenchidos por gametas. Cada segmento apresenta um ocelo na região ventral. Esses vermes enxameiam 1 vez por ano, quando os epítocos separam-se, sobem até a superfície e descarregam seus gametas maduros, deixando a água leitosa. Até a próxima estação reprodutiva, os epítocos serão regenerados.

O corpo, que contém cerca de 200 segmentos, pode atingir de 30 a 40 cm de comprimento. A cabeça é constituída por um prostômio e um peristômio. O prostômio tem um par de palpos curtos e grossos, sensíveis ao tato e paladar; um par de tentáculos sensoriais curtos; e dois pares de olhos dorsais pequenos, sensíveis à luz. O peristômio engloba a boca ventral, um par de mandíbulas quitinosas e quatro pares de tentáculos sensoriais (Figura 17.2A).

Cada parapódio tem dois lobos: um **notopódio** dorsal e um **neuropódio** ventral (Figura 17.2D) com cerdas e muitos vasos sanguíneos. Os parapódios são usados tanto para rastejar como para nadar, e são controlados por músculos oblíquos que se estendem desde a linha mediana até o parapódio em cada segmento do corpo. O verme nada por meio de movimentos ondulatórios laterais do corpo. Pode arremeter-se através da água com uma velocidade considerável. Esses movimentos ondulatórios também podem ser usados para mover a água para dentro ou para fora da galeria.

Nereidídeos alimentam-se de pequenos animais, de outros vermes e de uma grande variedade de formas larvais. Prendem suas presas com suas mandíbulas quitinosas, as quais são protraídas para fora da boca quando evertem sua faringe. O alimento é engolido quando o animal move a faringe para dentro. A movimentação do alimento no trato digestivo ocorre por peristaltismo.

Poliquetas-de-escamas. Esses poliquetas (Figura 17.8) são membros da família Polynoidae (Gr. *Polynoē*, filha de Nereus e

Doris, deuses do mar), uma das famílias mais diversas, abundantes e bem distribuídas de poliquetas. Seu corpo achatado é coberto com escamas largas, que são modificações da parte dorsal dos parapódios. A maioria das espécies tem tamanho modesto, mas algumas são enormes (até 190 mm de comprimento e 100 mm de largura). São carnívoros e alimentam-se de uma grande gama de animais. Muitos são comensais, vivendo em galerias de outros poliquetas ou em associação com cnidários, moluscos ou equinodermos.

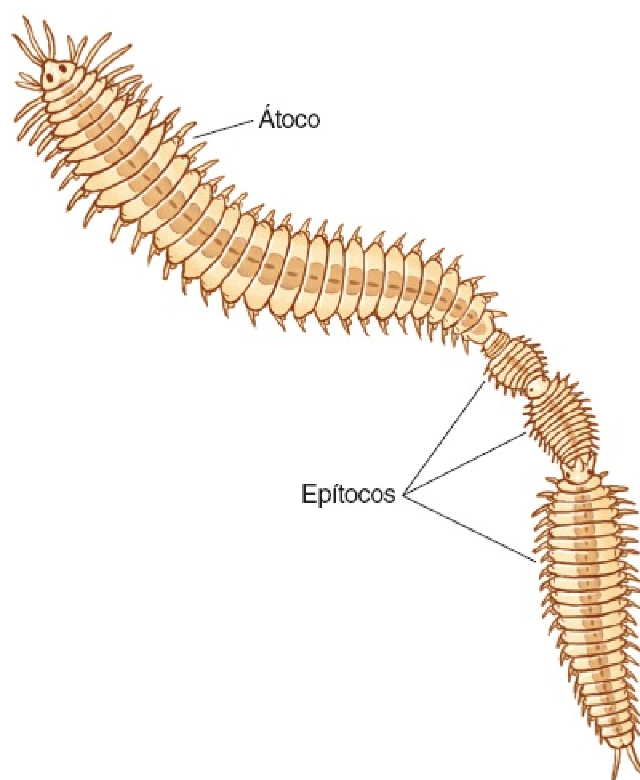


Figura 17.7 Em vez de transformar uma parte de seu corpo em um epítoco, *Autolytus prolifer* brota, assexuadamente, vermes completos a partir de sua parte posterior, e esses brotamentos tornam-se epítocos sexuados.



Figura 17.8 *Hesperonoe adventor*, um verme-de-escama que normalmente vive como comensal em tubos de *Urechis* (família Echiuridae, adiante).

Verme-de-fogo. *Hermodice carunculata* (Gr. *herma*, recife + *dex*, um verme encontrado em madeira) (Figura 17.9) e espécies aparentadas são denominados vermes-de-fogo porque suas cerdas ocas e quebradiças contêm uma secreção venenosa. As cerdas perfuram a mão que as toque e, então, quebram-se dentro do ferimento e causam irritação na pele. Poliquetas-de-fogo alimentam-se de corais, gorgônias e outros cnidários.



Figura 17.9 *Hermodice carunculata*, um verme-de-fogo, que se alimenta de gorgônias e corais duros. Suas cerdas são como minúsculas fibras de vidro e servem para alertar e afastar seus predadores.

Sedentaria

Os Sedentaria contêm muitas poliquetas e oligoquetos que vivem em tubos ou tocas, incluindo membros dos antigos filos Pogonophora e Echiura. Também inclui os membros de Clitellata.

O plano corpóreo dos poliquetas sedentários é muito parecido com aquele dos poliquetas errantes, exceto pelo fato de que a cabeça normalmente é modificada pela adição de tentáculos usados para capturar o alimento.

Os Parapodia normalmente são pequenos e algumas vezes modificados para ajudar a ancorar o verme no tubo; as cerdas podem ser semelhantes a um gancho para se prender na parede do tubo. Os parapódios podem funcionar na respiração, mas muitos dos tubícolas também têm brânquias. Os *Amphitrite* (Gr., uma nereida mítica), por exemplo, têm três pares de brânquias ramificadas e longos tentáculos extensíveis (Figura 17.10). O *Arenicola* (L. *arena,* areia, + *colo,* habitar), o poliqueta escavador (Figura 17.11), tem brânquias pares em certos segmentos. Outra modificação é o uso duplo de tentáculos na cabeça para capturar alimentos e a respiração para alguns tubícolas (Figura 17.4). A área de superfície expandida garantida pela ramificação dos tentáculos é útil para ambas as funções.

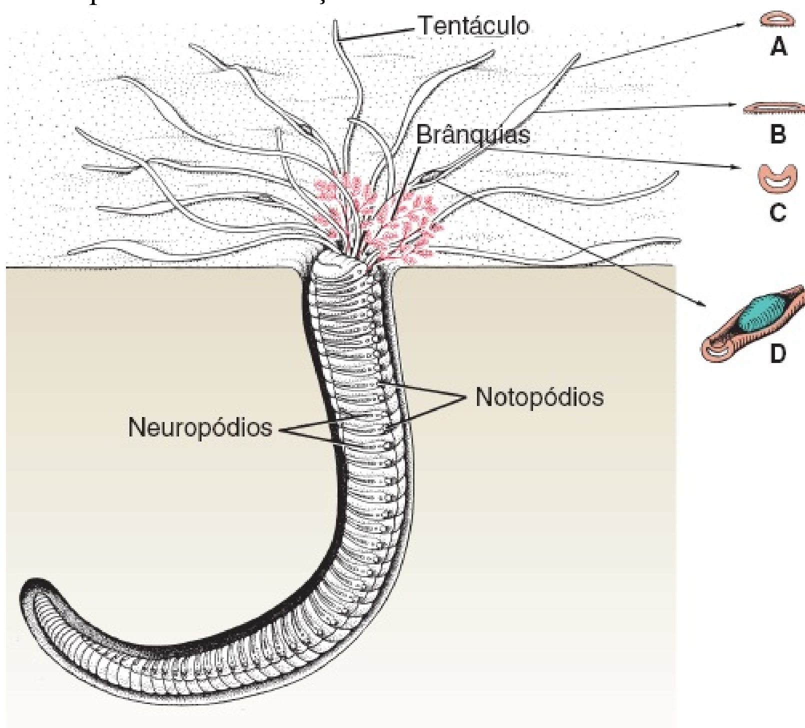


Figura 17.10 *Amphitrite*, que constrói seu tubo em lodo ou areia, estende longos tentáculos com canais para fora do lodo para capturar pedaços de matéria orgânica. As partículas menores são deslocadas ao longo de canais alimentares por meio de cílios, e as partículas maiores, por movimentos peristálticos. Suas brânquias plumosas têm cor vermelho-sangue. **A.** Seção através da porção exploratória do tentáculo. **B.** Seção do tentáculo em uma área que adere ao substrato. **C.** Seção mostrando o canal ciliado. **D.** Partícula sendo carregada para a boca.

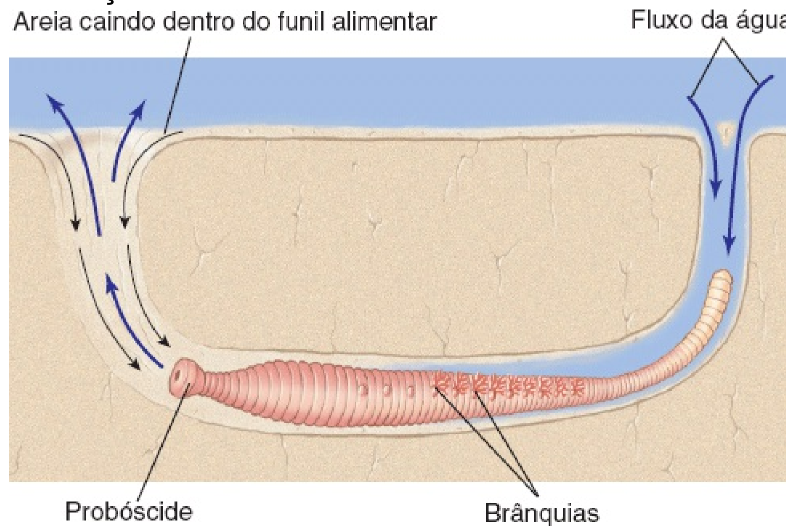


Figura 17.11 *Arenicola*, que vive em uma galeria escavada em forma de U em baixios lodosos na região entremarés. Escava por eversões e retrações sucessivas de sua probóscide. Por meio de movimentos peristálticos, mantém a filtração da água através da areia. O verme então ingere a areia repleta de alimento.

Características do filo Annelida

- Cabeça típica de anelídeos e cerdas epidérmicas pares presentes (perdidas nas sanguessugas e em alguns equiúros); parapódios presentes na condição ancestral
- Marinhos, de água-doce e terrestres
- A maioria de vida livre, alguns simbiontes, alguns ectoparasitos
- Corpo com simetria bilateral, **metamérico**, frequentemente com cabeça distinta; metamerismo reduzido ou perdido em alguns, principalmente nos equiúros
- Corpo triblástico
- Celoma (esquizocélico) bem desenvolvido e dividido por septos, exceto nas sanguessugas; fluido celômico atua como esqueleto hidrostático
- O epitélio secreta uma cutícula externa, transparente e úmida
- Sistema digestivo completo e não organizado por segmento
- Parede do corpo com uma camada muscular circular externa e uma camada longitudinal interna
- Sistema nervoso com um cordão nervoso ventral duplo e um par de gânglios com nervos laterais em cada segmento; cérebro constituído por um par de gânglios cerebrais dorsais que se ligam por conectivos até o cordão nervoso ventral
- Sistema sensorial constituído por órgãos táteis, botões gustativos, estatocistos (em alguns), células fotorreceptoras e olhos com lentes (em alguns); especialização da região cefálica em órgãos diferenciados, como tentáculos, palpos e ocelos de poliquetas
- Reprodução assexuada por fissão e fragmentação; capazes de uma regeneração completa
- Hermafroditas ou com sexos separados; as larvas, se presentes, são do tipo trocóforo; reprodução assexuada por brotamento em alguns; clivagem espiral e desenvolvimento em mosaico
- Sistema excretor tipicamente constituído por um **par de nefrídios em cada segmento**; os nefrídios removem os excretas do sangue e também do celoma
- Trocas gasosas respiratórias através da pele, **brânquias** ou **parapódios**
- **Sistema circulatório fechado**, com vasos sanguíneos e arcos aórticos (“corações”) musculosos para o bombeamento do sangue, organizados por

segmento; pigmentos respiratórios (hemoglobina, hemeritrina ou clorocruorina) frequentemente presentes; amebócitos no plasma sanguíneo

Membros representativos de Sedentaria

Poliquetas tubícolas. Poliquetas tubícolas secretam muitos tipos de tubos. Alguns são coriáceos (Figura 17.4B); outros são tubos calcários firmes aderidos a rochas ou a outras superfícies (Figura 17.4A); e alguns são simplesmente grãos de areia ou pedaços de conchas ou algas cimentados juntamente com secreções mucosas. Muitas espécies escavam areia ou lodo, revestindo suas galerias com muco (Figura 17.11).

A maioria dos poliquetas sedentários que vivem em tubos e galerias é filtradora, usando os cílios ou muco para obter o alimento, tipicamente plâncton e detrito. Alguns alimentadores ciliares consomem partículas suspensas e podem carregar uma coroa de tentáculos que pode ser aberta como um leque ou retirada pelo tubo (Figura 17.4) Os comedores de depósito coletam partículas dos sedimentos (ver Capítulo 32). Alguns comedores de depósito, como *Amphitrite* (Figura 17.10), protraem sua cabeça para fora do lodo e estendem longos tentáculos sobre a superfície à procura de alimento. Os cílios e o muco presentes nos tentáculos aprisionam partículas encontradas na superfície do fundo dos oceanos e as transportam até a boca. Poliquetas do gênero *Arenicola* usam uma combinação interessante de alimentação de suspensão e de depósito. Eles vivem em uma galeria em forma de U, através da qual, por meio de movimentos peristálticos, provocam o fluxo de água. As partículas de alimento são aprisionadas pela areia presente na frente da galeria, e *Arenicola* então ingere essa areia repleta de alimento (Figura 17.11).

Os sabelídeos e sabelariídeos são lindos animais tubícolas, fascinantes ao serem observados quando emergem de seus tubos secretados e desenrolam suas graciosas coroas de tentáculos para se alimentar (ver Figura 17.4). Uma pequena perturbação, às vezes até mesmo uma sombra passando, pode provocar sua retração rápida para dentro da proteção de seus lares. O alimento aderido aos braços plumosos, ou **radíolos**, por ação ciliar é aprisionado em muco e transportado para baixo em canais alimentares ciliados até a boca (Figura 17.12). As partículas muito grandes para os canais alimentares passam ao longo das margens desses canais e caem fora antes de atingirem a boca. Apenas partículas pequenas de alimento entram na boca; grãos de areia são armazenados em um saco, para uso posterior para aumentar o tubo.

Família Siboglinidae (pogonóforos). Os membros do antigo filo Pogonophora (Gr. *pōgōn*, barba + *phora*, portador) eram completamente desconhecidos até o século 20. Os primeiros indivíduos descritos foram coletados por dragagem em águas profundas na costa da Indonésia em 1900. A partir daí, têm sido descobertos em vários mares, incluindo o Atlântico Oeste na Costa Leste dos EUA. Cerca de 150 espécies foram descritas até o momento. Em sua maioria, as espécies têm menos de 1 mm de diâmetro, mas podem atingir de 10 a 75 cm de comprimento.

A maioria dos siboglinídeos vive no lodo no fundo dos oceanos, em profundidades de 100 a 10.000 m. Essa localização provocou sua descoberta tardia, uma vez que são obtidos somente por dragagem. São animais sésseis que secretam tubos quitinosos muito longos, dentro dos quais vivem e, provavelmente, estendem apenas a extremidade anterior do corpo para absorver nutrientes. Os tubos geralmente estão voltados para cima dentro dos fundos sedimentares. Um tubo pode ter 3 ou 4 vezes o comprimento do animal, que pode locomover-se para cima ou para baixo dentro de seu tubo, mas não pode mudar de direção.

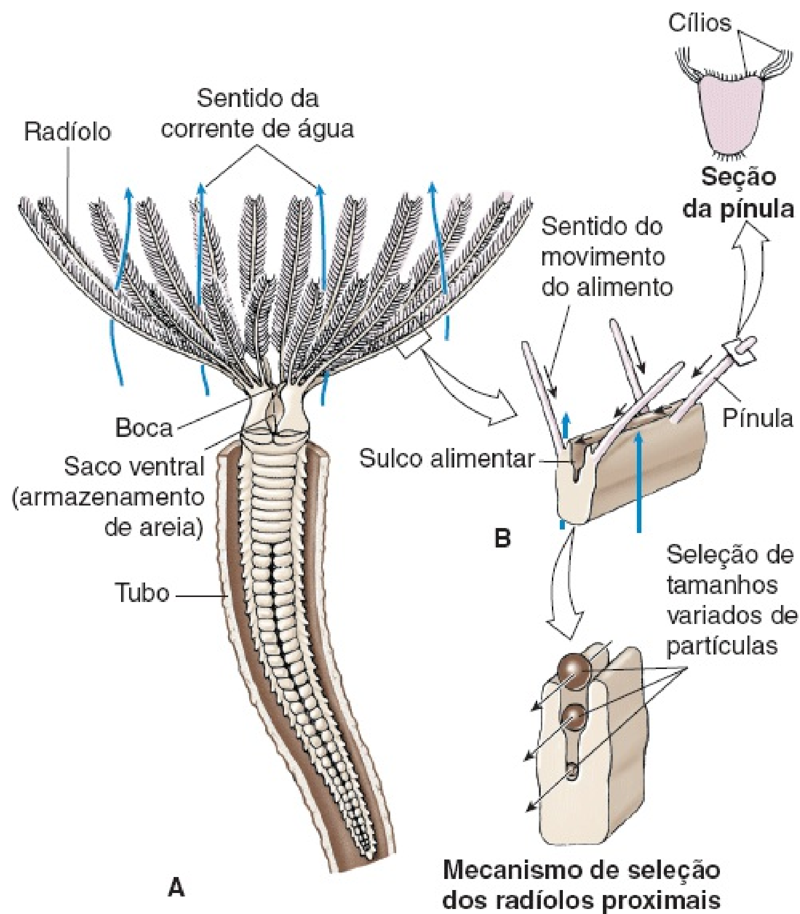


Figura 17.12 *Sabella*, um poliqueta com alimentação ciliar, estende sua coroa de radíolos alimentares desde seu tubo coriáceo secretado, o qual é reforçado com areia e detritos. **A.** Vista anterior da coroa. Os cílios direcionam partículas pequenas de alimento ao longo dos radíolos sulcados até a boca e descartam partículas maiores. Grãos de areia são direcionados para sacos de armazenamento e usados posteriormente na construção do tubo. **B.** Porção distal do radíolo, mostrando os tratos ciliares das pínulas e sulcos alimentares.

Os pogonóforos têm um longo corpo cilíndrico coberto por cutícula. A parede do corpo é composta por cutícula, epiderme e musculatura circular e longitudinal. O corpo é dividido em uma **região anterior** curta; um **tronco** longo e muito delgado; e um pequeno **opistossoma** segmentado (Figura 17.13). As cerdas epidérmicas pares estão presentes no tronco e no opistossoma. Na extremidade anterior do corpo, um lobo cefálico contém 1 a 260 tentáculos longos (que lembram uma "barba"), dependendo da espécie. Os tentáculos são extensões ocas do celoma com minúsculas pínulas. Os tentáculos ficam paralelos entre si até um certo ponto ou por todo o seu comprimento, definindo um espaço intertentacular cilíndrico para dentro do qual se projetam as pínulas (Figura 17.14).

Os siboglinídeos destacam-se por não terem boca nem aparelho digestivo, fazendo com que seu modo de nutrição seja um quebra-cabeça. Absorvem alguns nutrientes dissolvidos na água do mar, como glicose, aminoácidos e ácidos graxos, através das pínulas e microvilosidades presentes em seus tentáculos. Entretanto, a maior parte da energia parece ser derivada de uma associação mutualística com bactérias quimioautótrofas. Essas bactérias oxidam o sulfato de hidrogênio de modo a fornecer energia para produzir compostos orgânicos a partir de dióxido de carbono. Os siboglinídios mantêm tais bactérias em um órgão denominado **trofossomo**, o qual deriva embriologicamente do mesênteron (quaisquer traços das porções anterior e posterior do trato digestivo estão ausentes nos adultos).

Existe um sistema circulatório fechado bem desenvolvido. Os fotorreceptores são semelhantes aos dos demais anelídeos.

Dentre os animais mais espetaculares encontrados nas comunidades de ressurgências oceânicas de profundidade do Pacífico (ver Capítulo 38) estão os vestimentíferos *Riftia pachyptila*. Esses animais gigantescos vivem em volta das chaminés hidrotermais de profundidade e podem atingir 3 m de comprimento e 5 cm de diâmetro (Figura 17.15). O trofossomo dos outros siboglinídeos é confinado à parte posterior do tronco, a qual fica enterrada em sedimentos ricos em sulfetos, mas o trofossomo de *Riftia* ocupa a maior parte de seu grande tronco. Tem um suprimento muito maior de sulfeto de hidrogênio, o suficiente para nutrir seu grande corpo, no efluente das chaminés hidrotermais.

Os sexos são separados, com um par de gônadas e um par de gonodutos localizados no tronco. Poucos estudos sobre o desenvolvimento foram efetuados sobre esses vermes do mar profundo, mas as pesquisas sugerem que a clivagem é desigual e atípica. Parece ser mais próxima da espiral do que da radial. O desenvolvimento do aparente celoma é esquizocélico, e não enterocélico como havia sido descrito originalmente. O embrião larviforme tem cílios, mas é um mau nadador. Provavelmente, é carregado pelas correntes de água até assentar.

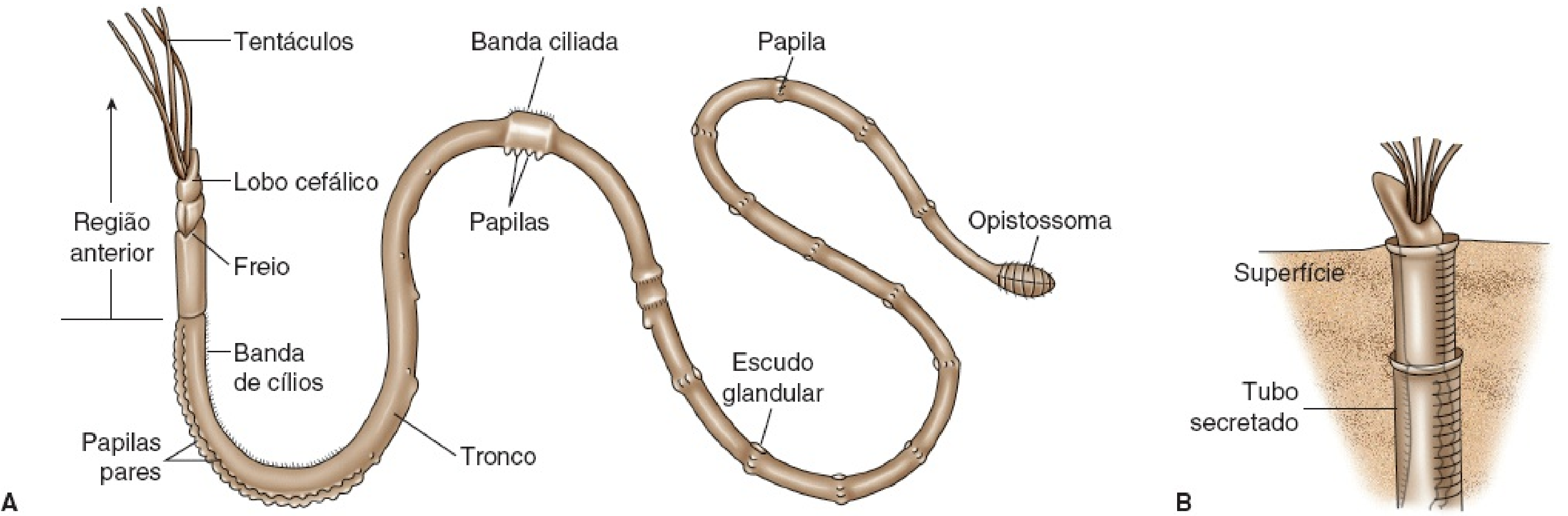


Figura 17.13 Diagrama de um siboglinídeo típico. **A.** Características externas. Em vida, o corpo é bem mais longo do que mostrado neste diagrama. **B.** Posição no tubo.

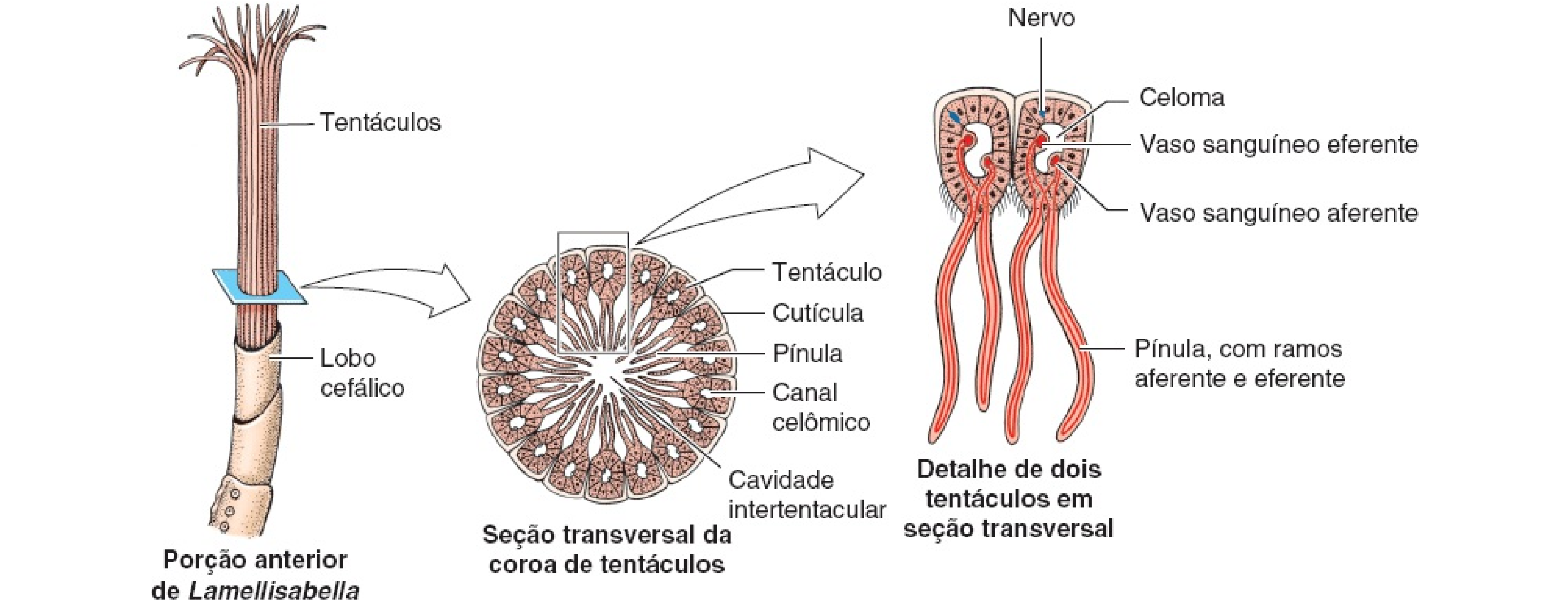


Figura 17.14 Seção transversal da coroa de tentáculos do siboglinídeo *Lamellisabella*. Tentáculos surgem do lado ventral da região anterior do corpo junto à base do lobo cefálico. Os tentáculos (que podem variar em número nas diferentes espécies) definem um espaço cilíndrico, dentro do qual as pínulas formam um tipo de rede de captura de nutrientes. Moléculas de alimento podem ser absorvidas no suprimento sanguíneo presente nos tentáculos e pínulas.



Figura 17.15 Uma colônia de vestimentífero gigante (clado Siboglinidae) que vive em uma grande profundidade ao lado de chaminés hidrotermais ao longo da Fenda de Galápagos, no Oceano Pacífico leste.

A descoberta, em 2004, de vermes marinhos, do gênero *Osedax*, que se alimentam de osso foi muito excitante. Esses poliquetas siboglinídeos cavam ossos de carcaças de baleias através de um sistema de "raiz" e usam bactérias endossimbiontes para digerir o osso. O sistema de "raiz", que é verde, ramificado e vascularizado, desenvolve-se a partir da parte posterior do ovissaco e invade a medula óssea. Alguém poderia pensar se a quantidade de carcaças de baleias seria abundante o suficiente para que esse estilo de vida tenha sucesso – de modo surpreendente, elas estão, tipicamente, apenas de 5 a 15 km separadas em regiões costeiras onde esses vermes ocorrem. As fêmeas não precisam se preocupar em encontrar machos; machos anões compartilham os tubos das fêmeas. Como machos e fêmeas se encontram? A determinação do sexo parece ser ambiental, de forma que a larva que assentar sobre uma fêmea tornar-se-á um macho. Várias espécies desses animais vêm sendo descobertas, e aspectos surpreendentes de sua biologia aparecem regularmente na literatura.

Echiuridae. A família Echiuridae (Gr. *echis*, víbora, serpente + *oura*, cauda, + *ida,* pl. sufixo) consiste em cerca de 140 espécies de vermes marinhos que escavam no lodo ou areia, vivem em conchas vazias ou carapaças de bolachas-da-praia, ou ocupam frestas nas rochas. São encontrados em todos os oceanos – sendo mais comuns nas zonas litorâneas de águas mais quentes, mas alguns são encontrados em águas polares ou são dragados de profundidades de até 10.000 m. Variam de comprimento entre alguns milímetros até 40 ou 50 cm.

Os equiúros são cilíndricos e, algumas vezes, lembram a forma de uma salsicha (Figura 17.16). De posição anterior à boca, existe uma probóscide achatada extensível, a qual não pode ser retraída para dentro do corpo. Os equiúros podem ser chamados de "vermes-colher", por causa da forma da probóscide contraída em algumas espécies. O sistema nervoso dos equiúros é bem simples, com um cordão nervoso ventral que percorre o comprimento do tronco e continua dorsalmente para dentro da probóscide. A probóscide apresenta um sulco ciliado que leva à boca. Enquanto estão enterrados, a probóscide pode se estender por sobre o lodo para exploração e alimentação em depósitos (Figura 17.17). A maioria das espécies agrega partículas muito pequenas de detritos e as transporta ao longo da probóscide por meio de cílios; as partículas maiores são transportadas por uma combinação de ação ciliar e muscular ou apenas por ação muscular. As partículas indesejadas podem ser rejeitadas ao longo da rota até a boca. A probóscide é curta em algumas formas e longa em outras. *Bonellia*, que tem apenas 8 cm de comprimento, pode estender sua probóscide até 2 m.

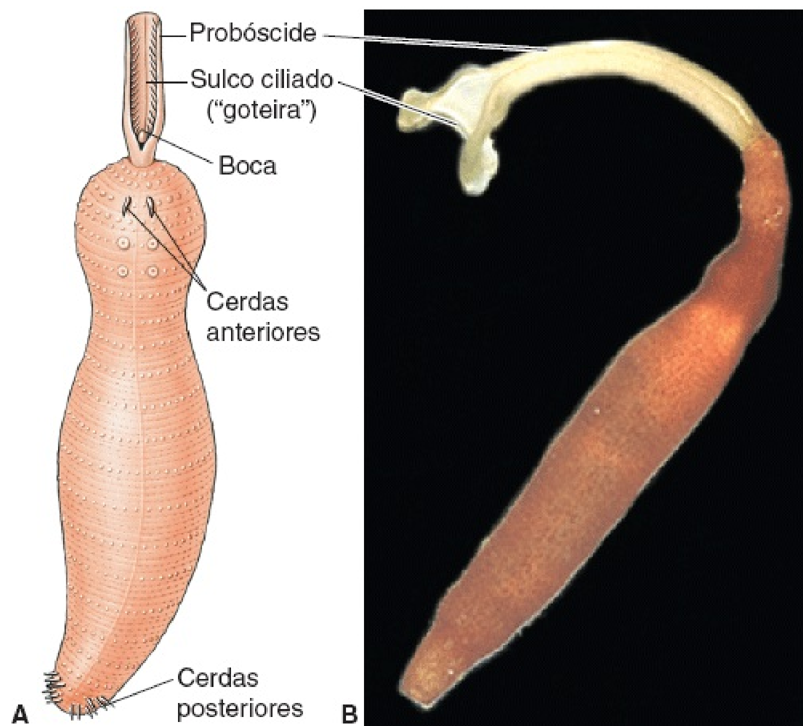


Figura 17.16 A. *Echiurus*, um equiúro comum nas costas Atlântica e Pacífica da América do Norte. **B.** *Anelassorhynchus*, um equiúro do Pacífico tropical. A forma de suas probóscides levou à sua denominação de "vermes-colher".

Uma forma comum, *Urechis* (Gr. *oura*, cauda + *echis*, víbora, serpente), tem uma probóscide muito curta e vive em uma galeria em forma de U, dentro da qual secreta uma rede mucosa em forma de funil. Bombeia água através da rede, que captura bactérias e material particulado fino. *Urechis* engole periodicamente a rede repleta de alimento. *Lissomyema* (Gr. *lissos*, liso + *mys*, músculo) vive em conchas vazias de gastrópodes, onde constrói galerias irrigadas pelo bombeamento rítmico de água e se alimenta do detrito e do revestimento orgânico da areia e lodo acumulado durante o processo.

A cutícula e o epitélio, que podem ser lisos ou ornamentados com papilas, cobrem a parede musculosa do corpo. O celoma é amplo. O trato digestivo é longo e enrolado e termina na extremidade posterior (Figura 17.18). Um par de sacos anais pode executar uma função excretora ou osmorreguladora. A maioria dos equiúros, com exceção de *Urechis*, tem um sistema circulatório fechado com sangue incolor, mas contém hemoglobina em corpúsculos celômicos e certas células do corpo. Eles têm de um a muitos pares de nefrídios, que funcionam principalmente como gonodutos em algumas espécies. As trocas gasosas provavelmente ocorrem primariamente na porção final do trato digestivo, o qual é continuamente preenchido e esvaziado por uma irrigação cloacal. Os equiúros não são segmentados, mas presume-se que tenham um ancestral segmentado. Muitas espécies mantêm as cerdas epidérmicas pareadas ancestrais, seja na parte anterior ou como uma fila de cerdas ao redor da extremidade posterior (Figura 17.16).

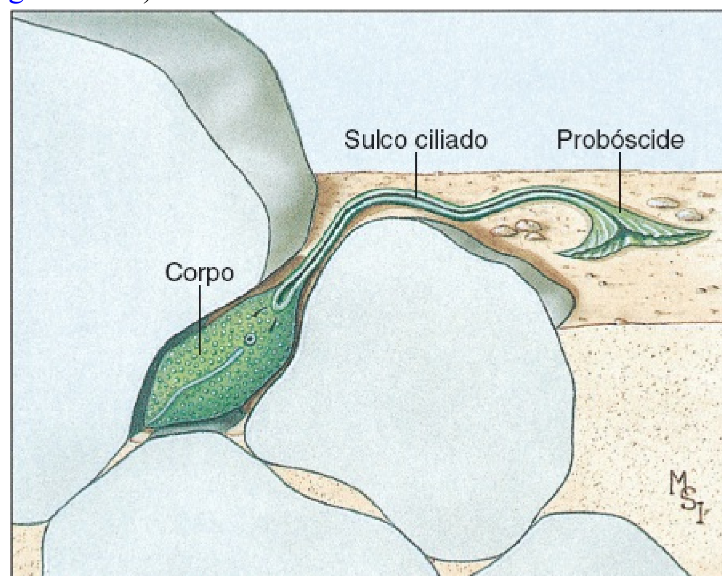


Figura 17.17 *Bonellia* (filo Echiura) alimenta-se de detrito. Fica em sua galeria e explora a superfície com sua longa probóscide, que coleta partículas orgânicas e as transporta ao longo de um sulco ciliado até a boca.

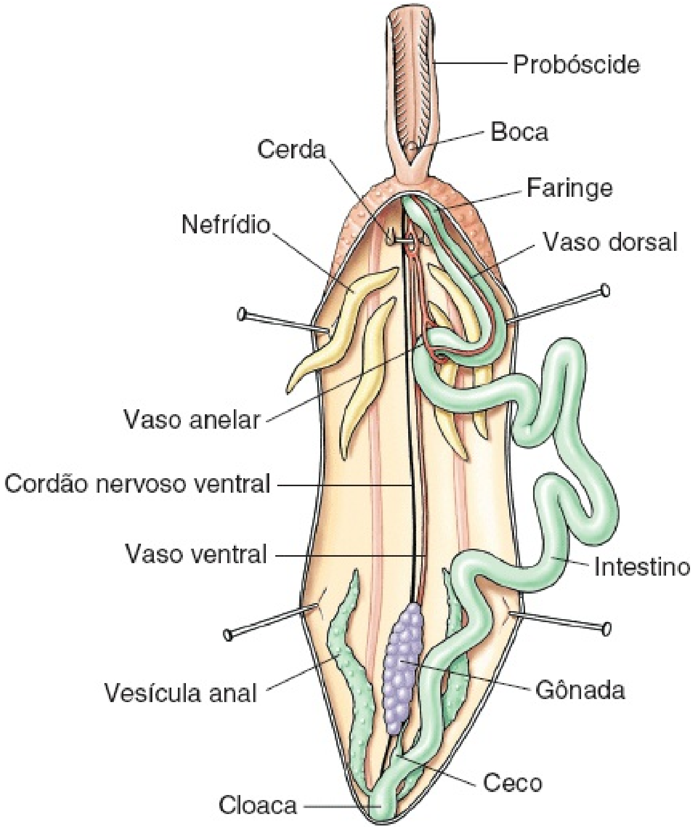


Figura 17.18 Anatomia interna de um equiúro.

Em algumas espécies, o dimorfismo sexual é acentuado, sendo a fêmea muito maior que o macho. *Bonellia* tem um dimorfismo sexual extremo, e machos minúsculos vivem dentro do corpo da fêmea ou em seu nefrídio. A determinação do sexo em Bonellia é bem interessante. As larvas livre-nadantes são indiferenciadas sexualmente. Aquelas que assentarem na probóscide de uma fêmea tornam-se machos (1 a 3 mm de comprimento). Cerca de 20 machos são encontrados em uma única fêmea. Larvas que não entrarem em contato com a probóscide de uma fêmea se metamorfosearão em fêmeas. O estímulo para o desenvolvimento de machos é aparentemente um hormônio produzido pela probóscide da fêmea.

Os sexos são separados, e as gônadas são produzidas em regiões especiais do peritônio em cada sexo. Células sexuais maduras soltam-se da região das gônadas e deixam a cavidade do corpo através dos nefrídios. A fecundação é geralmente externa.

A clivagem inicial e os estágios de trocófora são muito semelhantes aos dos anelídeos e sipúnculos. O estágio de trocófora, que pode durar desde alguns poucos dias até 3 meses, de acordo com a espécie, é seguido de uma metamorfose gradual até a forma vermiforme de um adulto.

Clado Clitellata

O clado Clitellata contém as minhocas e seus parentes e as sanguessugas, pertencentes à classe Hirudinida. Os membros desse clado compartilham uma estrutura reprodutiva singular, denominada **clitelo**. O clitelo é um anel de células secretoras na epiderme que aparece na parte exterior no animal como uma faixa de gordura em volta do corpo, mais ou menos no terço anterior do corpo do animal. O clitelo está sempre visível nos oligoquetos, mas, nas sanguessugas, aparece apenas na estação reprodutiva. Os membros de Clitellata não apresentam parapódios, presumivelmente como uma perda evolutiva a partir de um ancestral poliqueta. Os clitelados são animais hermafroditas (monoicos) com desenvolvimento direto. O jovem desenvolve-se dentro de um casulo secretado pelo clitelo, sem larva trocófora visível. Vermes em miniatura emergem dos casulos.

Oligochaeta

Os oligoquetos não formam um grupo monofilético. Mais de 3.000 espécies de vermes com um plano corpóreo oligoqueto ocorrem em uma grande variedade de tamanhos e *habitats*. Incluem as familiares minhocas e muitas espécies que vivem em água doce. A maioria é terrestre ou de água doce, mas alguns são parasitos, e uns poucos vivem em águas marinhas ou

salobras.

Com poucas exceções, os oligoquetos apresentam cerdas, que podem ser longas ou curtas, retas ou curvas, com a ponta romba ou afilada, ou organizadas em feixes ou individualmente. Qualquer que seja o tipo, as cerdas são menos numerosas em oligoquetos do que em poliquetas, como sugere o nome da classe, que significa "poucos pelos longos". As formas aquáticas geralmente apresentam cerdas mais longas que as minhocas terrestres.

Forma e função. As principais características do corpo de um oligoqueto são descritas com referência às familiares minhocas. As estruturas dos sistemas circulatório e excretor descritas em minhocas são típicas de anelídeos em geral, mas os sistemas digestivo e nervoso apresentam aspectos específicos dos oligoquetos.

As minhocas, às vezes chamadas de "rastejadores noturnos", escavam em solos úmidos e ricos e, em geral, vivem em túneis ramificados interconectados. A espécie geralmente estudada em laboratório é *Lumbricus terrestris* (L. *lubricum*, minhoca). Seu tamanho varia de 12 a 30 cm de comprimento (Figura 17.19), mas é pequena em comparação com formas gigantes tropicais cujos 4 m de corpo podem compreender de 150 até mais de 250 segmentos.

As minhocas normalmente emergem à noite, mas, em tempo úmido e chuvoso, elas ficam próximas à superfície, frequentemente com a boca ou o ânus projetando-se para fora de sua galeria. Em climas muito secos, elas podem cavar vários metros para dentro da terra, enrolar-se em uma câmara viscosa e tornar-se dormentes.

As minhocas usam movimentos peristálticos: as contrações dos músculos circulares da extremidade anterior esticam o corpo, empurrando a extremidade anterior para frente até que ela ancore. A ancoragem ocorre com a contração da musculatura longitudinal dos segmentos que estão avante – esses segmentos tornam-se curtos e largos, empurrando-se contra as paredes laterais da galeria. Quando eles fazem isso, as cerdas projetam-se para fora através de pequenos poros localizados na cutícula. As cerdas escavam as paredes da galeria de forma a ancorar os segmentos que estão à frente; então, contrações da musculatura longitudinal encurtam o resto do corpo, puxando a parte posterior para junto da parte anterior que estava ancorada. Conforme as ondas de extensão e contração passam pelo corpo inteiro, o animal desloca-se, gradualmente, para frente.

As cerdas epidérmicas pareadas dos oligoquetos estão assentadas em um saco dentro da parede do corpo e movimentadas por músculos (Figura 17.20), assim como ocorre em poliquetas. No entanto, os oligoquetos não têm parapódios; em vez disso, as cerdas estendem-se para fora diretamente da parede do corpo, em cada segmento. Na maioria das minhocas, cada segmento tem pares de cerdas quitinosas (Figura 17.19C), embora possam ocorrer mais de 100 cerdas por segmento em alguns oligoquetos.

Aristóteles chamava as minhocas de "intestinos do solo". Uns 22 séculos depois, Charles Darwin publicou suas observações no clássico *A Formação de Húmus Vegetal por Meio da Ação das Minhocas*. Ele mostrou como as minhocas enriquecem o solo ao trazerem o subsolo para a superfície e misturá-lo ao solo de cima. Uma minhoca pode ingerir seu próprio peso de solo a cada 24 h, e Darwin estimou que 25 a 44 toneladas de terra seca por hectare passam pelos intestinos das minhocas anualmente, trazendo, dessa forma, potássio e fósforo do subsolo e também adicionando produtos nitrogenados ao solo por conta de seu próprio metabolismo. Elas também carregam folhas, gravetos e substâncias orgânicas para dentro de suas galerias e para perto das raízes das plantas. Suas atividades têm uma importância vital para a aeração do solo. As visões de Darwin eram contrárias às de seus contemporâneos, que acreditavam que as minhocas eram danosas às plantas. Todas as pesquisas relevantes confirmaram amplamente as descobertas de Darwin, e o manejo de minhocas é hoje praticado em muitos países.

Nutrição. A maioria dos oligoquetos é detritívora. As minhocas alimentam-se principalmente de matéria orgânica em decomposição, pedaços de folhas e vegetação, dejetos e matéria animal. Depois de ser umedecido com secreções produzidas na boca, o alimento é levado para dentro por meio da ação de sucção de sua faringe muscular. O prostômio em forma de lábio auxilia a manipular e posicionar o alimento. O cálcio do solo ingerido junto com o alimento tende a produzir um nível elevado de cálcio no sangue. As **glândulas calcíferas** localizadas ao longo do esôfago secretam íons cálcio para dentro do trato digestivo e, desse modo, diminuem a concentração de cálcio no sangue. As glândulas calcíferas também atuam na regulação do balanço acidobásico dos fluidos corporais.

Ao deixar o esôfago, o alimento é armazenado temporariamente em um **papo** de paredes finas antes de passar para a **moela**, que mói o alimento em pequenos pedaços. Digestão e absorção ocorrem no **intestino**. A parede do intestino tem uma

projeção dorsal, denominada **tiflossole**, que aumenta bastante a superfície de absorção e digestão (Figura 17.19C).

Envolvendo o intestino e vasos dorsais e preenchendo grande parte do tiflossole, existe uma camada de **tecido cloragógeno** amarelado (Gr. *chlōros*, verde + *agōgē*, via de transporte). Esse tecido atua como um centro de síntese de glicogênio e lipídios, uma função grosseiramente semelhante à das células do fígado. Quando estão cheias de gordura, as células cloragógenas são liberadas dentro do celoma, onde flutuam livremente como células denominadas **eleócitos** (Gr. *elaio*, óleo + *kytos*, vaso oco [célula]), as quais transportam materiais até os tecidos do corpo. Os eleócitos podem passar de um segmento para outro e acumular-se em volta de ferimentos e áreas em regeneração, onde se rompem e liberam seu conteúdo no celoma. As células cloragógenas também atuam na excreção.

Circulação e respiração. Os anelídeos têm um sistema duplo de transporte: o fluido celômico e um sistema circulatório fechado. O alimento, as excretas e os gases respiratórios são transportados tanto pelo fluido celômico como pelo sangue em graus variáveis. O sangue circula em um sistema fechado de vasos, que inclui um sistema de capilares localizados nos tecidos. Cinco troncos sanguíneos principais percorrem o comprimento do corpo.

Um **vaso dorsal** único corre sobre o canal alimentar desde a faringe até o ânus. É um órgão bombeador, com válvulas, e funciona como um coração verdadeiro. Esse vaso recebe sangue de vasos localizados na parede corporal e no trato digestivo e bombeia esse sangue em direção anterior para dentro de cinco pares de **arcos aórticos**. A função dos arcos aórticos é manter a pressão sanguínea estável dentro do vaso ventral.

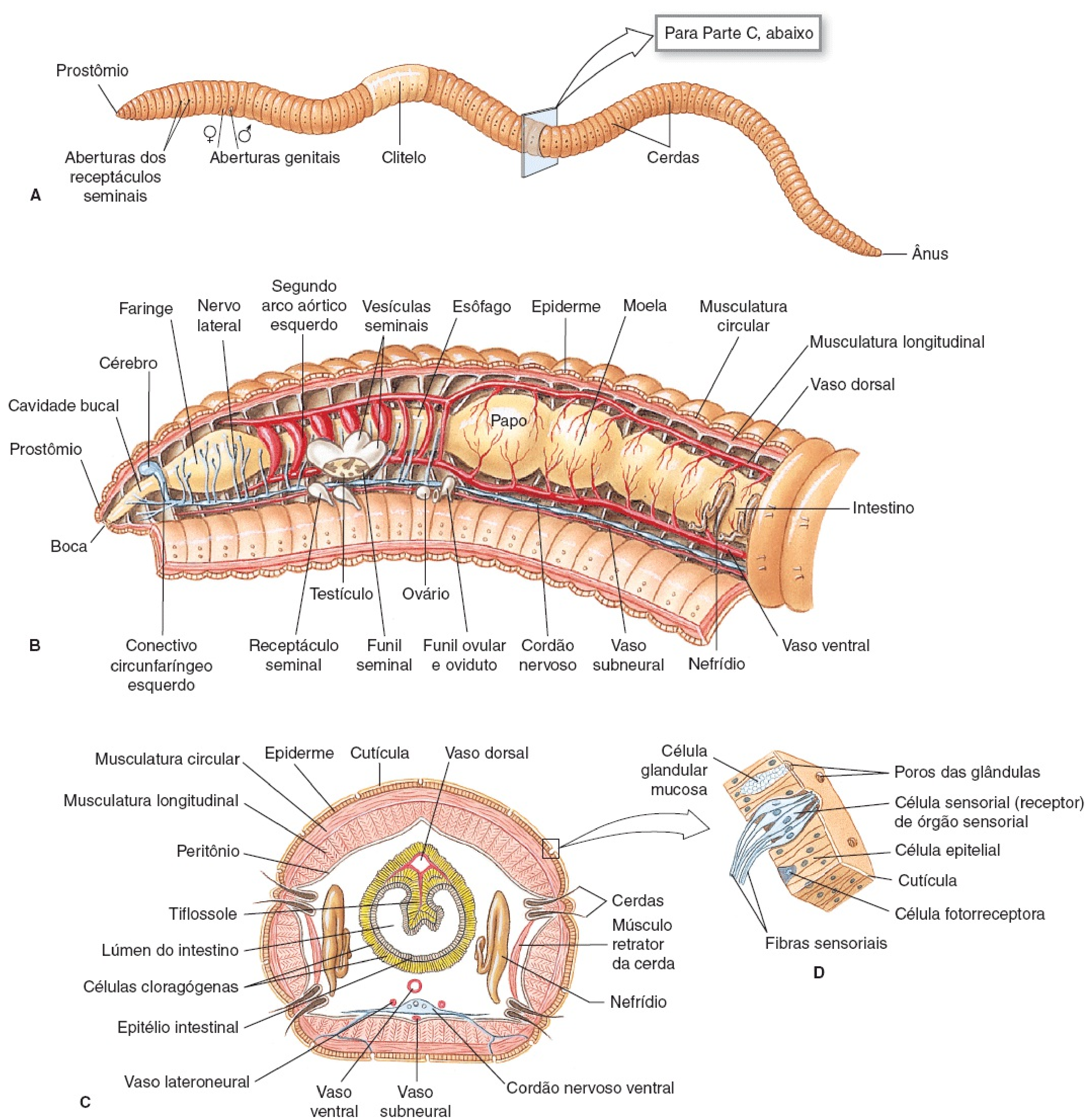


Figura 17.19 Anatomia da minhoca. **A.** Características externas, em vista lateral. **B.** Estrutura interna da porção anterior da minhoca. **C.** Seção transversal generalizada passando pela região posterior do clitelo. **D.** Porção da epiderme, mostrando células sensoriais, glandulares e epiteliais.

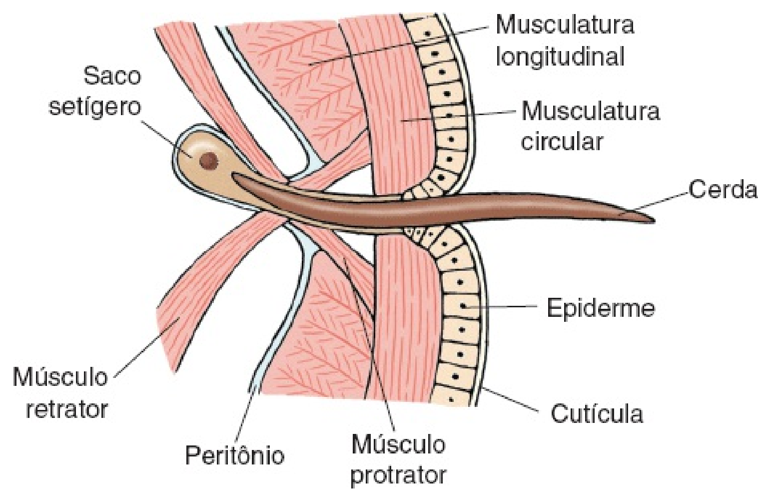


Figura 17.20 Cerdas com sua musculatura de ligação, mostrando a relação com estruturas adjacentes. As cerdas perdidas com o uso são substituídas por novas, que se desenvolvem a partir de células produtoras (saco setígero).

Um **vaso ventral** único funciona como uma aorta. Recebe o sangue dos arcos aórticos e o leva até o cérebro e para o resto do corpo, suprindo os vasos segmentares para a parede, os nefrídios e trato digestivo.

O sangue contém células ameboides incolores e o pigmento respiratório **hemoglobina** (Capítulo 31) dissolvido. O sangue de alguns anelídeos pode conter outros pigmentos respiratórios, exceto a hemoglobina, como registrado anteriormente.

As minhocas não têm órgãos respiratórios especiais, e as trocas gasosas ocorrem através de sua pele úmida.

Excreção. Cada segmento (exceto os três primeiros e o último) apresenta um par de **metanefrídios**. Cada metanefrídio ocupa parte de dois segmentos adjacentes (Figura 17.21). Um funil ciliado, o **nefróstoma**, posiciona-se anteriormente a um septo intersegmentar e dirige-se a um pequeno túbulo ciliado que atravessa o septo até o segmento logo atrás, onde se conecta com a parte principal do nefrídio. Várias voltas complexas de tamanho progressivamente maior compõem o ducto nefridiano, que termina em uma estrutura em forma de bexiga, que leva a uma abertura, o **nefridióporo**. O nefridióporo se abre para fora perto da fileira ventral de cerdas. Por meio de cílios, as excretas do celoma são carregadas para dentro do nefróstoma e do túbulo, onde se juntam a sais e excretas orgânicas transportadas por capilares sanguíneos na parte glandular do nefrídio. As excretas são liberadas no exterior através dos nefridióporos.

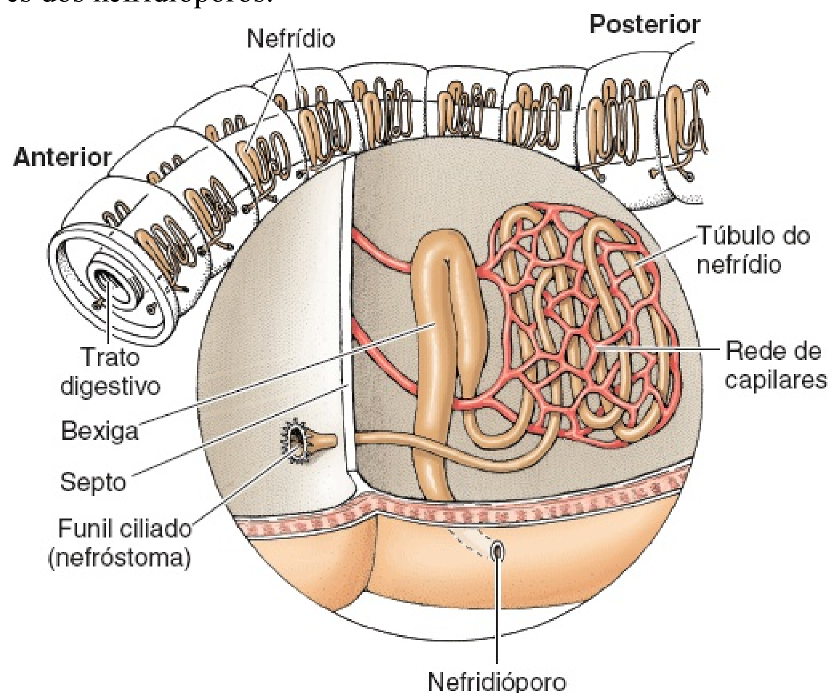


Figura 17.21 Nefrídio de uma minhoca. As excretas são carregadas para dentro do nefróstoma ciliado de um segmento, passam pelas voltas do nefrídio e são expelidas pelo nefridióporo do segmento seguinte.

Os oligoquetos aquáticos excretam amônia; terrestres geralmente excretam ureia, que é bem menos tóxica. *Lumbricus* produz as duas, sendo o nível de ureia dependente, de certo modo, das condições ambientais. Tanto a ureia como a amônia são

produzidas pelas células cloragógenas, que podem soltar-se e entrar diretamente nos metanefrídios; ou seus produtos podem ser transportados pelo sangue. Algumas excretas nitrogenadas são eliminadas através da superfície do corpo.

Os oligoquetos são principalmente animais de água doce e, mesmo as formas terrestres, como as minhocas, só conseguem existir em um ambiente úmido. A osmorregulação é uma função da parede do corpo e dos nefrídios, assim como pelo trato digestivo e poros dorsais. *Lumbricus* ganhará peso se colocado em água e perderá peso se colocado novamente no solo. O sal e a água podem passar através do tegumento e, aparentemente, os sais por transporte ativo.

Sistema nervoso e órgãos dos sentidos. O sistema nervoso das minhocas (Figura 17.22) consiste em um sistema central e nervos periféricos. O sistema central reflete o padrão típico anelidiano: um par de **gânglios cerebrais** (o “cérebro”), localizado sobre a faringe; um par de **conectivos**, que circundam a faringe e conectam o cérebro ao primeiro par de gânglios do cordão nervoso; um **cordão nervoso ventral** sólido, verdadeiramente duplo, percorre longitudinalmente o assoalho do celoma até o último segmento; e um par de gânglios fundidos no cordão nervoso em cada segmento. De cada par de gânglios fundidos, saem nervos que se direcionam para as estruturas do corpo, que contêm tanto fibras sensoriais como motoras.

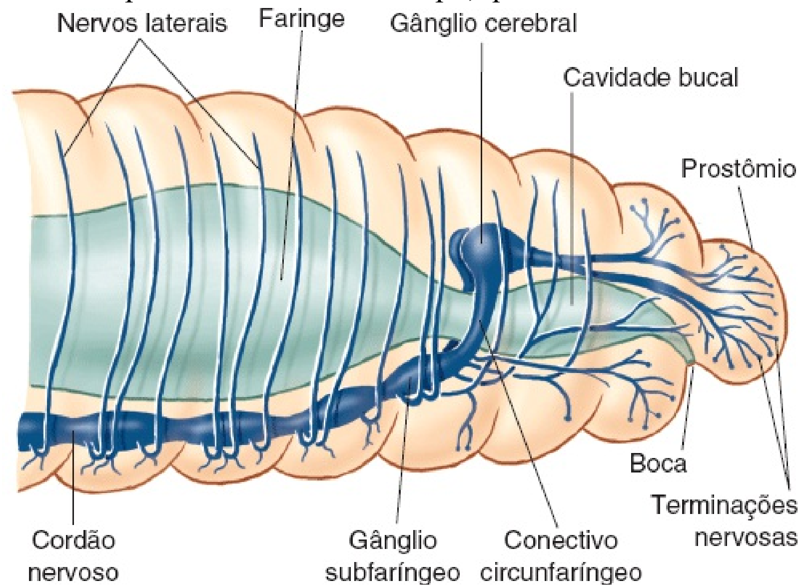


Figura 17.22 Porção anterior da minhoca e seu sistema nervoso. Observe a concentração de terminações sensoriais nessa região.

Células neurossecretoras foram encontradas no cérebro e nos gânglios de oligoquetos, e também em poliquetas. Têm função endócrina e secretam neurormônios relacionados com a regulação da reprodução, das características sexuais secundárias e da regeneração.

Para efetuar movimentos rápidos de fuga, a maior parte dos anelídeos tem de um a vários axônios muito longos, denominados **axônios gigantes** (Figura 17.23) ou fibras gigantes, localizados no cordão nervoso ventral. Seu grande diâmetro aumenta a velocidade de transmissão (ver Capítulo 33) e permite que ocorram contrações simultâneas da musculatura de vários segmentos.

Na fibra gigante mediana dorsal de *Lumbricus*, que tem um diâmetro de 90 a 160 μm, foi estimada uma velocidade de condução de 20 a 45 m/s, muitas vezes mais rápido que nos neurônios normais dessa espécie. Isso também é muito mais rápido do que nas fibras gigantes de poliquetas, provavelmente porque, em minhocas, as fibras gigantes estão envoltas em uma camada de mielina, que permitem um isolamento.

Órgãos dos sentidos simples estão distribuídos por todo o corpo. As minhocas não têm olhos, mas são dotadas de diversos fotorreceptores em forma de lente em sua epiderme. A maioria dos oligoquetos é fototátil negativa à luz forte, mas fototátil positiva à luz fraca. Muitos órgãos sensoriais unicelulares estão bem distribuídos na epiderme. No prostômio, o que se supõe serem quimiorreceptores é o que há de mais numeroso. No tegumento, existem diversas terminações nervosas, as quais provavelmente têm natureza tátil.

Comportamento geral. As minhocas estão entre as criaturas mais indefesas que existem, mas, mesmo assim, sua abundância e ampla distribuição indicam que conseguem ser bem-sucedidas. Embora não tenham nenhum órgão sensorial especializado, são

sensíveis a muitos estímulos. Reagem positivamente a um estímulo mecânico, quando esse estímulo é moderado, e negativamente a um estímulo forte (como uma pisada forte ao lado delas), que as faz recuar rapidamente para suas tocas. Reagem à luz, a qual evitam, a não ser que seja muito fraca. As respostas químicas auxiliam esses animais a escolherem o alimento.

As respostas químicas, assim como as respostas táteis, são muito importantes para as minhocas. Elas não necessitam apenas analisar o conteúdo orgânico do solo à procura de alimento, como também devem sentir sua textura, acidez e conteúdo de cálcio.

Experimentos mostraram que as minhocas têm alguma capacidade de aprendizado. Podem ser ensinadas a evitar um choque elétrico e, assim, desenvolver um reflexo de associação. Darwin acreditava que as minhocas tinham uma grande inteligência, uma vez que elas puxavam folhas para dentro de suas galerias pela extremidade mais estreita, a forma mais simples de carregar um objeto em forma de folha para dentro de um buraco estreito. Darwin afirmava que a apreensão das folhas pelas minhocas não acontecia como resultado de uma manipulação ao acaso ou por sorte, mas era uma ação deliberada. No entanto, as investigações desde o tempo de Darwin mostraram que o processo está mais na linha da tentativa e erro, uma vez que as minhocas frequentemente agarram uma folha várias vezes antes de conseguirem pegá-la da forma correta.

Reprodução e desenvolvimento. As minhocas são monoicas (hermafroditas); cada animal possui tanto órgãos masculinos quanto femininos (ver Figura 17.19B). Em *Lumbricus*, os sistemas reprodutores estão presentes nos segmentos 9 a 15. Dois pares de pequenos testículos e dois pares de funis espermáticos estão envoltos por três pares de grandes vesículas seminais. Os espermatozoides imaturos produzidos nos testículos amadurecem nas vesículas seminais, passam, então, para os funis espermáticos e daí, através dos ductos espermáticos, atingem os poros genitais masculinos localizados no segmento 15, por onde são expulsos durante o acasalamento. Os óvulos são eliminados por um par de pequenos ovários na cavidade celomática, onde são transportados pelos funis ciliados dos ovidutos até o exterior, saindo pelos poros genitais femininos localizados no segmento 14. Dois pares de receptáculos seminais, localizados nos segmentos 9 e 10, recebem e armazenam os espermatozoides recebidos do parceiro sexual durante o acasalamento.

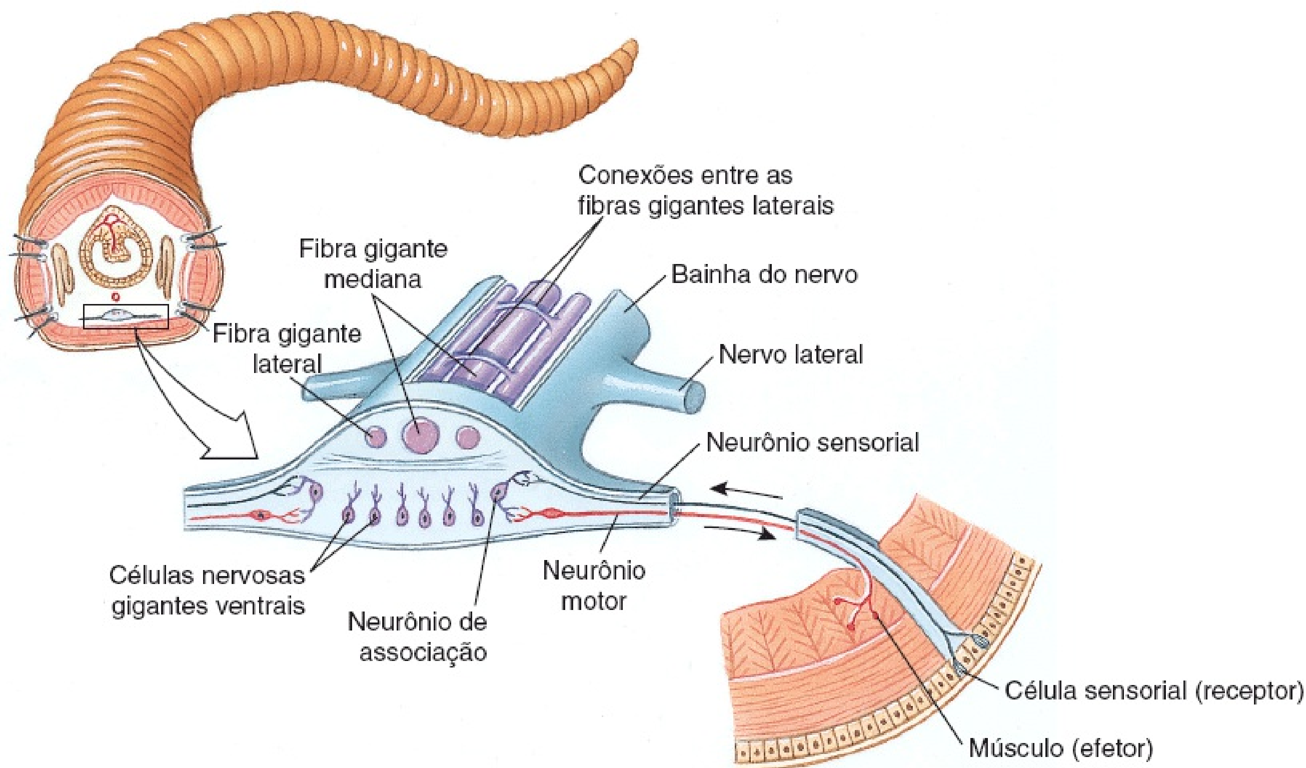


Figura 17.23 Porção do cordão nervoso de uma minhoca, mostrando o arranjo de arco reflexo simples (*em primeiro plano; ver também Capítulo 33*) e as três fibras dorsais gigantes adaptadas para a execução de reflexos rápidos e movimentos de fuga. O rastejamento regular envolve uma sucessão de ações reflexas, e o esticar de um segmento estimula o alongamento do próximo. Os impulsos são transmitidos muito mais rapidamente nas fibras gigantes do que nos nervos normais, de modo que todos os segmentos podem se contrair

simultaneamente quando for necessário recolher-se rapidamente para dentro de uma galeria.

A reprodução das minhocas pode ocorrer durante todo o ano desde que condições climáticas quentes e úmidas ocorram durante a noite (Figura 17.24). Durante o acasalamento, as minhocas estendem sua extremidade anterior para fora de suas galerias, fazendo com que suas superfícies ventrais se encontrem (Figura 17.24). Suas superfícies são mantidas unidas por meio do muco secretado pelo **clitelo** (L. *clitellae*, albarda) e por cerdas ventrais especiais, as quais penetram no corpo do parceiro nas regiões de contato. Depois de serem liberados, os espermatozoides caminham até os receptáculos seminais da outra minhoca, através de seus sulcos seminais. Depois do acasalamento, cada minhoca primeiramente secreta um tubo mucoso e, depois, uma forte cinta de aspecto quitinoso, formando um **casulo** em volta de seu clitelo. Enquanto o casulo vai caminhando para frente, os ovos provenientes do oviduto, a albumina produzida por glândulas da pele e os espermatozoides do parceiro (que estavam armazenados nos receptáculos seminais) vão sendo lançados no casulo. Assim, a fecundação dos óvulos ocorre dentro do casulo. Quando o casulo escorrega para fora da extremidade anterior da minhoca, suas extremidades se fecham, produzindo um corpo selado com formato de limão. A embriogênese ocorre dentro do casulo, e a forma que nasce do ovo é uma minhoca jovem semelhante ao adulto. Desse modo, o desenvolvimento é direto, sem metamorfose. Os jovens não desenvolvem um clitelo até que atinjam a maturidade sexual.

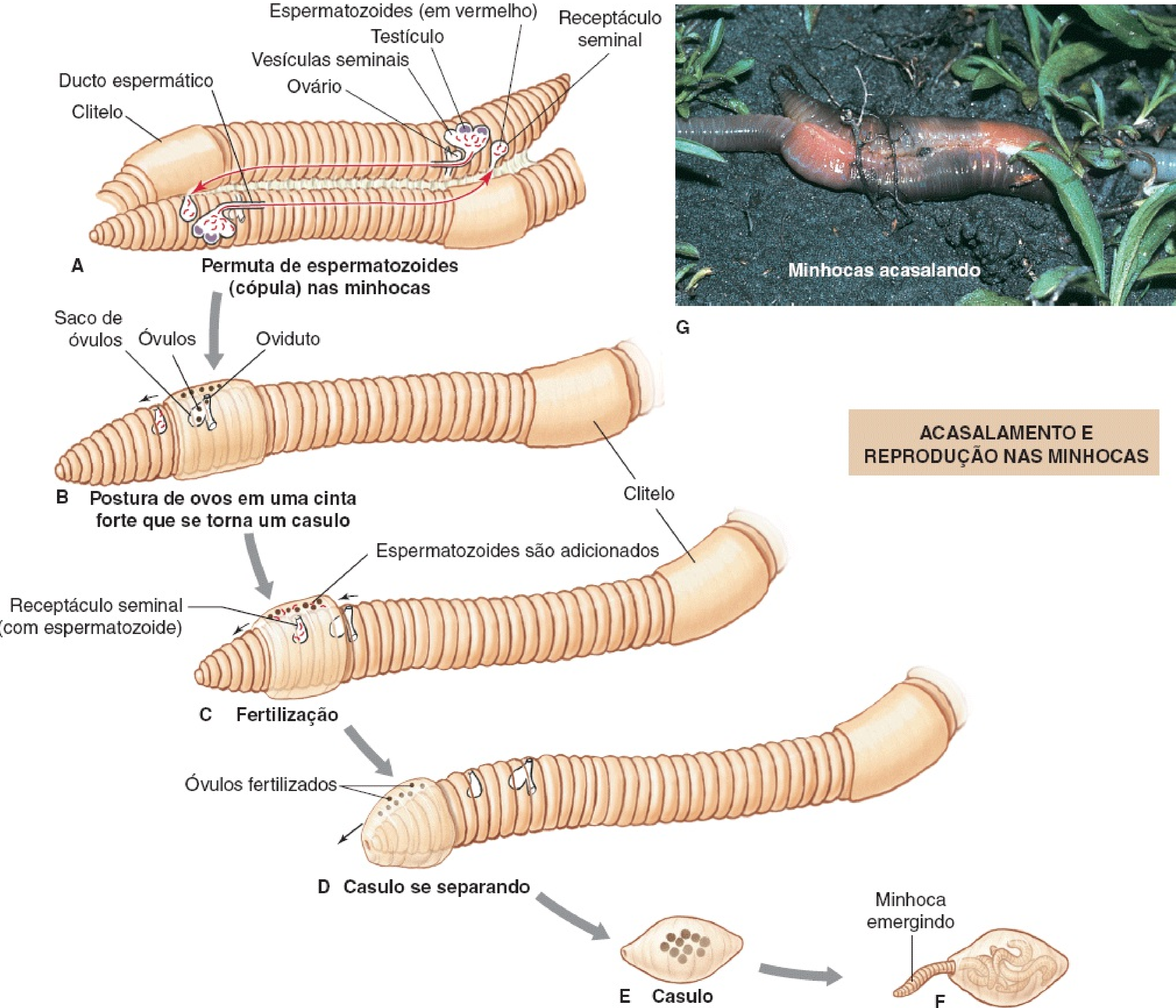


Figura 17.24 Acasalamento de minhocas e formação do casulo. **A.** Inseminação mútua; os espermatozoides vindos do poro genital (segmento 15) percorrem os sulcos seminais até chegarem nos receptáculos seminais

(segmentos 9 e 10) de cada parceiro. **B** e **C.** Depois que as minhocas se separam, o clitelo primeiramente secreta um tubo mucoso e, depois, uma cinta forte, que forma o casulo. O casulo em desenvolvimento caminha para frente de modo a receber os ovos do oviduto e os espermatozoides dos receptáculos seminais. **D.** Quando o casulo escorrega para fora da extremidade anterior do corpo, suas extremidades são fechadas e seladas. **E.** O casulo é depositado próximo da entrada da galeria. **F.** Minhocas jovens emergem em 2 a 3 semanas. **G.** Duas minhocas durante o acasalamento. Suas extremidades anteriores estão voltadas em sentidos opostos, enquanto suas superfícies ventrais são mantidas unidas por meio de faixas mucosas produzidas pelos clitelos.

Oligoquetos representativos. Os oligoquetos de água doce são geralmente menores e com cerdas mais conspícuas do que as minhocas. São mais móveis que estas e tendem a apresentar órgãos sensoriais mais bem desenvolvidos. A maioria é de formas bentônicas que rastejam sobre o substrato ou escavam no lodo mole. Os oligoquetos aquáticos são uma importante fonte de alimento para peixes. Uns poucos são ectoparasitos.

Alguns dos oligoquetos de água doce mais comuns incluem os representantes dos gêneros *Aeolosoma* (Gr. *aiolos*, de rápido movimento + *soma*, corpo) (Figura 17.25B), com 1 mm de comprimento; *Stylaria* (Gr. *stylos*, pilar), com 10 a 25 mm de comprimento (Figura 17.25A); e *Dero* (Gr. *dere*, pescoço ou garganta), com 5 a 10 mm de comprimento (Figura 17.25D). A *Tubifex* (L. *tubus*, tubo + *faciens*, fazer) (Figura 17.25C) comum de 30 a 40 mm de comprimento é avermelhada e vive com sua cabeça no lodo no fundo de lagos, e sua cauda ondulando na água. *Tubifex* é um hospedeiro necessário no ciclo de vida de *Myxobolus cerebralis*, um parasito que causa uma doença muito séria, denominada doença do corropio, nas trutas-arco-íris da América do Norte. Alguns oligoquetos, como *Aeolosoma*, podem formar cadeias assexuadas de zooides originados por fissão transversa (Figura 17.25B).

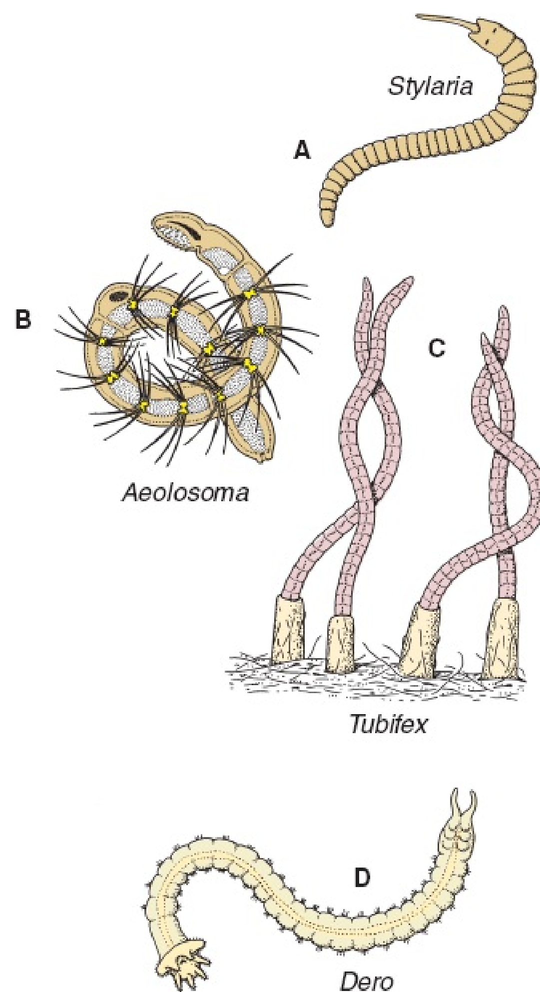


Figura 17.25 Alguns oligoquetos de água doce. **A.** *Stylaria* tem um prostômio que se projeta com uma longa tromba. **B.** *Aeolosoma* usa os cílios em volta de sua boca para varrer partículas alimentares para dentro, e pode gerar novos indivíduos assexuadamente, por brotamento. **C.** *Tubifex* vive de cabeça para baixo dentro de longos tubos. **D.** *Dero* apresenta brânquias anais ciliadas.

Classe Hirudinida | Sanguessugas. A classe Hirudinida é dividida em três ordens: Hirudinea, as sanguessugas

“verdadeiras”, e duas outras ordens que merecem ser mencionadas aqui porque seus membros são intermediários morfológicos entre oligoquetos e as sanguessugas verdadeiras (Figura 17.1). Os oligoquetos têm um número variável de segmentos, os segmentos têm cerdas, e não há ventosas no corpo. As sanguessugas verdadeiras têm 34 segmentos, completamente sem cerdas, e uma ventosa anterior e uma posterior. Os membros da ordem Acanthobdellida têm 27 segmentos, cerdas nos cinco primeiros segmentos e uma ventosa posterior. Os membros da ordem Branchiobdellida têm 14 ou 15 segmentos sem cerdas e uma ventosa anterior. Os branquiobdelídeos são comensais ou parasitos de lagostins. Daqui em diante, o termo “sanguessuga” será usado para nos referirmos aos membros da ordem Hirudinea.

As sanguessugas ocorrem preferencialmente em *habitats* de água doce, umas poucas são marinhas, e algumas até mesmo adaptaram-se à vida terrestre em locais quentes e úmidos. São mais abundantes em países tropicais do que nas zonas temperadas.

A maioria das sanguessugas tem de 2 a 6 cm de comprimento, mas algumas, incluindo as espécies “medicinais”, atingem 20 cm. A mais gigante de todas pertence ao gênero *Haementeria* (Gr. *haimateros*, sanguínea) (Figura 17.26), vive na Amazônia e atinge 30 cm.

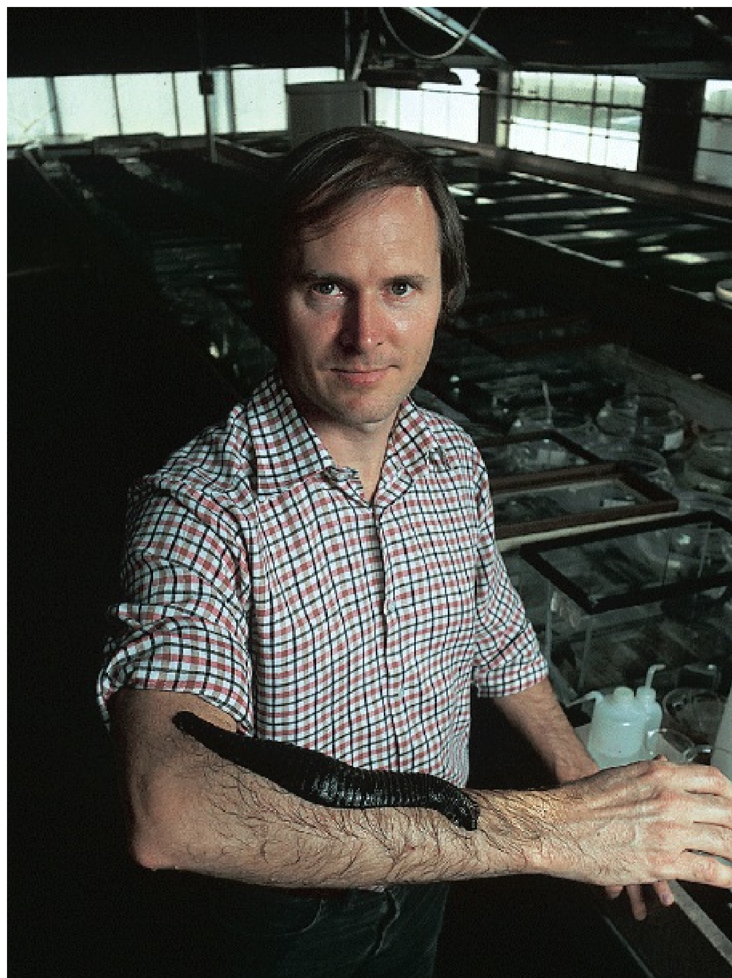


Figura 17.26 A maior sanguessuga do mundo, *Haementeria ghilianii*, sobre o braço do Dr. Roy K. Sawyer, que a descobriu na Guiana Francesa, na América do Sul.

As sanguessugas são geralmente achatadas dorsoventralmente e exibem uma grande variedade de padrões e coloridos: preto, marrom, vermelho ou verde-oliva. Muitas sanguessugas vivem como carnívoras e predam pequenos invertebrados; algumas são parasitas temporárias; e algumas permanentes, nunca abandonando seus hospedeiros. Algumas sanguessugas atacam os seres humanos e são um incômodo para entusiastas de atividades externas.

As sanguessugas são hermafroditas e têm um clitelo, que aparece apenas durante a estação reprodutiva. O clitelo secreta um casulo para recepção dos ovos.

Forma e função. Ao contrário dos outros anelídeos, as sanguessugas têm um número fixo de segmentos, mas aparentam ter muito mais, uma vez que cada segmento tem sulcos transversais que formam anéis superficiais (Figura 17.27).

As sanguessugas não têm compartimentos celômicos distintos. Com exceção de uma espécie, os septos desapareceram e a

cavidade celomática é preenchida com tecido conjuntivo e um sistema de espaços denominados **lacunas**. As lacunas celomáticas formam um sistema regular de canais preenchidos por fluido celômico, que pode servir, em algumas sanguessugas, como um sistema circulatório auxiliar.

As sanguessugas são mais altamente especializadas do que os oligoquetos. Perderam as cerdas usadas pelos oligoquetos na locomoção e desenvolveram ventosas usadas para se fixar enquanto sugam sangue (seu trato digestivo é especializado no armazenamento de grandes quantidades de sangue). A maioria das sanguessugas rasteja executando movimentos de cambalhota com o corpo, aderindo uma das ventosas e, depois, a outra, e puxando o corpo ao longo da superfície. As sanguessugas aquáticas nadam com um gracioso movimento ondulatório.

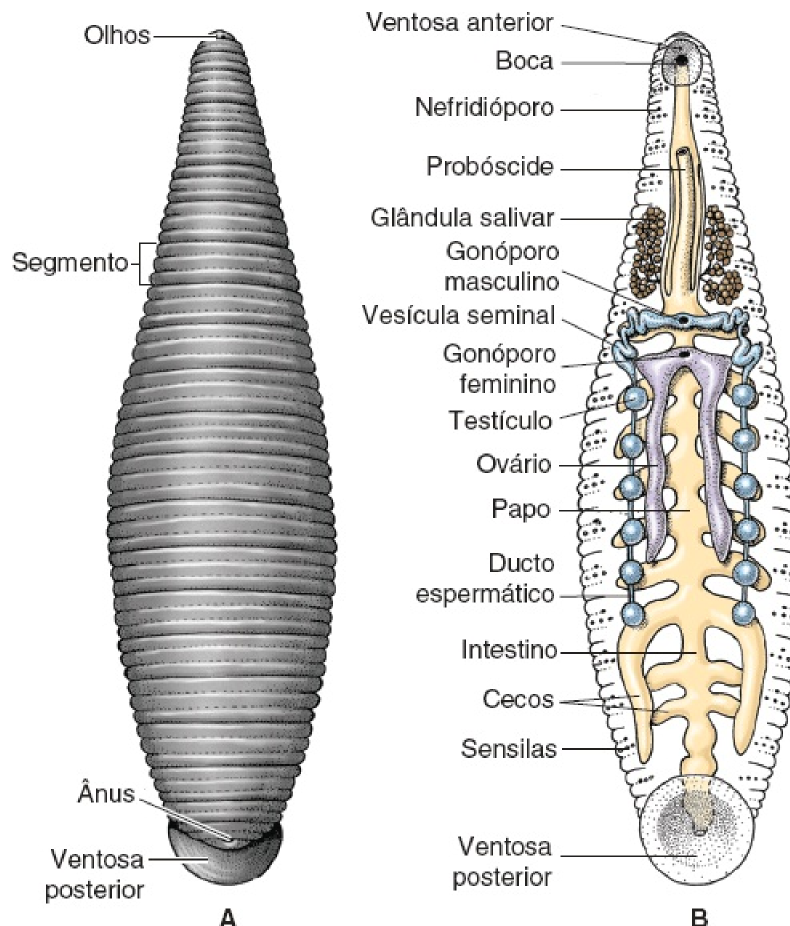


Figura 17.27 Estrutura de uma sanguessuga, *Placobdella*. **A.** Aparência externa, em vista dorsal. **B.** Estrutura interna, em vista ventral.

Nutrição. As sanguessugas são popularmente consideradas parasitos, mas muitas são predadoras. A maioria das espécies de água doce inclui predadores ativos ou detritívoros equipados com uma probóscide, que pode estender-se para ingerir pequenos invertebrados ou tirar sangue de vertebrados de sangue frio. Algumas podem forçar a faringe ou probóscide para dentro de tecidos moles, como as brânquias de peixes. Algumas sanguessugas terrestres alimentam-se de larvas de insetos, minhocas e lesmas, as quais seguram com sua ventosa oral enquanto usam sua forte faringe sugadora para ingerir o alimento. Outras formas terrestres escalam arbustos ou árvores à procura de vertebrados de sangue quente, como aves ou mamíferos.

A maioria das sanguessugas alimenta-se de fluidos. Muitas preferem alimentar-se de fluidos teciduais e sangue bombeado de feridas abertas. Algumas sanguessugas de água doce são verdadeiras sugadoras de sangue, alimentando-se em gado, cavalos, humanos e outros mamíferos. As sugadoras de sangue verdadeiras, que incluem a chamada sanguessuga medicinal *Hirudo medicinalis* (L. *hirudo*, uma sanguessuga) (Figura 17.28), têm placas cortantes ou "mandíbulas" quitinosas para cortar a pele rígida. As glândulas salivares secretam um anestésico, assim como enzimas anticoagulantes (ver Capítulo 32). Algumas sanguessugas parasitas deixam seus hospedeiros apenas durante a estação reprodutiva, e certas parasitas de peixes são permanentes, depositando seus casulos em seu peixe hospedeiro. No entanto, mesmo as sanguessugas sugadoras de sangue raramente permanecem em seu hospedeiro por um longo período de tempo.

Por vários séculos, as "sanguessugas medicinais" (*Hirudo medicinalis*) foram usadas para sangrias por causa da ideia equivocada de que uma série de distúrbios e

febres era causada por um excesso de sangue. Uma sanguessuga medindo 10 a 12 cm de comprimento pode atingir um tamanho muito maior quando estiver distendida com sangue, e a quantidade de sangue que pode sugar é considerável. A coleta e a cultura de sanguessugas em lagos foram praticadas na Europa em escala comercial durante o século 19. O poema *The Leech-Gatherer* ["O coletor de sanguessugas"], de W. Wordsworth, foi baseado nesse uso de sanguessugas.

As sanguessugas estão sendo novamente utilizadas na medicina. Quando dedos da mão ou do pé e orelhas são amputados, os microcirurgiões conseguem reconectar artérias, mas nem todas as veias mais finas. As sanguessugas são usadas para aliviar a congestão até que as veias consigam crescer novamente no apêndice em recuperação.



Figura 17.28 *Hirudo medicinalis* alimentando-se de sangue em um braço humano.

Respiração e excreção. As trocas gasosas ocorrem exclusivamente através da pele, exceto em algumas sanguessugas de peixes, que têm brânquias. Existem 10 a 17 pares de nefrídios, além de celomócitos e certas células especializadas adicionais que também podem estar envolvidas em funções excretoras.

Sistemas nervoso e sensorial. As sanguessugas têm dois "cérebros": um anterior, composto por seis pares de gânglios fundidos (que formam um anel em volta da faringe), e outro posterior, composto por sete pares de gânglios fundidos. Vinte e um pares adicionais de gânglios segmentares ocorrem ao longo do cordão nervoso duplo. Além das terminações nervosas sensoriais livres e células fotorreceptoras presentes na epiderme, existe uma linha de órgãos sensoriais, denominados **sensilas**, localizada no ânulo central de cada segmento. Ocelos em forma de taças pigmentares também estão presentes em muitas espécies.

Classificação do filo Annelida

Os anelídeos são formas vermiformes que compartilham um ancestral segmentado com cerdas epidérmicas pareadas. A classificação está baseada na morfologia com foco na presença de parapódios e muitas cerdas nas poliquetas e na ausência de parapódios e uma redução das cerdas nos oligoquetos e nas sanguessugas. Uma vez que oligoquetos e hirudíneos (sanguessugas) têm clitelo, esses dois grupos são frequentemente posicionados sob a denominação Clitellata, e seus membros são chamados clitelados.

Anelídeos basais. Os anelídeos que divergem dos ancestrais recentes mais comuns dos anelídeos antes dos ancestrais dos Pleistoannelida. Exemplo: *Chaetopterus*.

Pleistoannelida. Anelídeos marinhos, terrestres e de água doce, maioria com corpos segmentados.

Errantia. Poliquetas que circulam livremente (Gr. *polys*, muitos + *chaitē*, longo pelo). Maioria marinha; cabeça distinta, com olhos e tentáculos; maioria dos segmentos com parapódios (apêndices laterais) com tufos compostos por muitas cerdas; clitelo ausente; geralmente com sexos separados; gônadas transitórias; brotamento assexuado em alguns; larva trocófora geralmente presente. Exemplos: *Nereis*, *Aphrodita*, *Glycera*.

Sedentaria. Anelídeos sedentários, incluindo os poliquetas que vivem em tubos e em tocas, bem como membros dos Clitellata (oligoquetos e sanguessugas com um clitelo em alguma fase do ciclo de vida). Exemplos com um plano corporal do poliqueta: *Arenicola, Amphitrite* e *Riftia*; exemplos com um plano corporal não segmentado: *Urechis* e *Bonellia*. Os animais dos Clitellate com um plano corporal dos oligoquetos têm segmentação conspícua; número variável de segmentos; poucas cerdas por segmento; sem parapódios; cabeça ausente; celoma amplo e geralmente dividido por septos intersegmentares; hermafroditas; desenvolvimento direto, sem larva; principalmente terrestres e de água doce. Exemplos: *Lumbricus*, *Stylaria*, *Aeolosoma*, *Tubifex*.

Classe Hirudinida (L. *hirudo*, sanguessuga + *ida*, sufixo plural): sanguessugas. Corpo com um número fixo de segmentos (normalmente 34; 15 ou 27 em

alguns grupos) com muitos ânulos; ventosa oral e ventosa posterior geralmente presentes; clitelo presente; sem parapódios; cerdas ausentes (exceto em Acanthobdellida); celoma firmemente preenchido com tecido conjuntivo e musculatura; desenvolvimento direto; hermafroditas; terrestres, de água doce e marinhos. Exemplos: *Hirudo*, *Placobdella*, *Macrobdella*.

As sanguessugas são muito sensíveis a estímulos associados à presença de uma presa ou um hospedeiro. São atraídas ou tentarão fixar-se a um objeto besuntado com substâncias apropriadas do hospedeiro, como escamas de peixes, secreções oleosas ou suor. As espécies que se alimentam de sangue de vertebrados são atraídas pelo calor; representantes tropicais terrestres da família Haemadipsidae vão convergir para uma pessoa que permanecer parada em determinada posição.

Reprodução. As sanguessugas são hermafroditas, ocorrendo fecundação cruzada durante o acasalamento. Os espermatozoides são transferidos por um pênis ou por impregnação hipodérmica (um espermatóforo é eliminado por um animal e penetra a pele do outro). Depois do acasalamento, o clitelo secreta um casulo que recebe os óvulos e os espermatozoides. As sanguessugas podem enterrar seus casulos no lodo, aderi-los a objetos submersos ou, em espécies terrestres, colocá-lo em solo encharcado. O desenvolvimento é semelhante ao de oligoquetos.

Circulação. O celoma das sanguessugas reduziu-se com a invasão de tecido conjuntivo e, em algumas espécies, com a proliferação do tecido cloragógeno, de maneira a formar um sistema de seios e canais celômicos. Algumas ordens de sanguessugas retêm um sistema circulatório típico de oligoquetos, e, nesses casos, os seios celômicos atuam como um sistema sanguíneo vascular auxiliar. Em outras ordens, os vasos sanguíneos tradicionais estão ausentes e o sistema de seios celômicos forma o único sistema sanguíneo vascular. Nessas ordens, a contração de certos canais longitudinais provoca a propulsão do sangue (o equivalente do fluido celômico).

FILO SIPUNCULA

O filo Sipuncula (L. *sipunculus*, pequeno sifão) consiste em cerca de 250 espécies de vermes marinhos bentônicos, habitando desde regiões entremarés até profundidades de mais de 5.000 m. Vivem de modo sedentário dentro de galerias em lodo ou areia, dentro de conchas vazias de caramujos, dentro de fendas em corais, ou entre a vegetação. Algumas espécies constroem suas próprias galerias rochosas por ação química e talvez mecânica. A maioria das espécies está restrita às zonas tropicais. Alguns são animais minúsculos e delgados, mas a maioria mede 3 a 10 cm de comprimento. Alguns são conhecidos pelo nome popular “vermes-amendoim” por poderem se contrair, quando perturbados, tomando a forma de uma casca de amendoim (Figura 17.29).

Os sipúnculos não têm segmentação nem cerdas. São mais facilmente reconhecidos por causa do **introverte**, ou **probóscide**, delgado e retrátil, o qual fica, rápida e continuamente, entrando e saindo da extremidade anterior. As paredes do **tronco** são musculares. Quando o introverte é evertido, a boca fica visível e seu ápice está circundado por uma coroa de tentáculos ciliados. Pouco se sabe sobre os detalhes da alimentação dos sipúnculos. Algumas espécies parecem alimentar-se de depósitos ou ser detritívoras, enquanto outras parecem ser suspensívoras. Parte da nutrição também pode vir de compostos orgânicos dissolvidos tomados diretamente da coluna d’água. Sipúnculos não perturbados geralmente estendem a extremidade anterior para fora de suas galerias ou esconderijos e esticam seus tentáculos para exploração e alimentação. A matéria orgânica coletada pelo muco dos tentáculos é transportada até a boca por ação ciliar. O introverte estende-se pela pressão hidrostática produzida pela contração dos músculos da parede do corpo contra o fluido celômico. O lúmen dos tentáculos ocos não se conecta ao celoma, mas, sim, a um ou dois sacos de compensação, tubulares e em fundo cego, localizados ao longo do esôfago (Figura 17.30). Esses sacos recebem o fluido dos tentáculos quando o introverte está retraído. A retração é efetuada por músculos retratores especiais. A superfície do introverte é frequentemente rugosa, por conter espinhos, ganchos ou papilas.

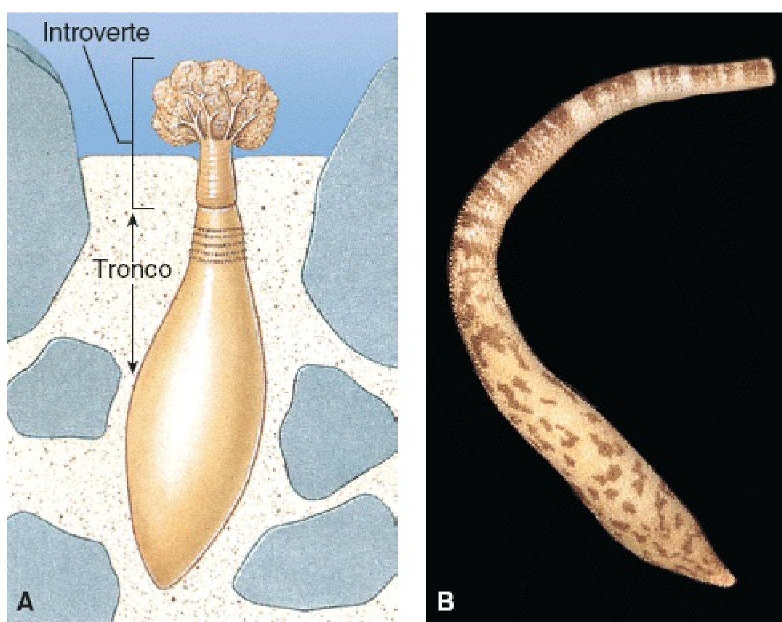


Figura 17.29 Sipúnculos. *Themiste* (**A**) e *Phascolosoma* (**B**) são gêneros escavadores de distribuição cosmopolita.

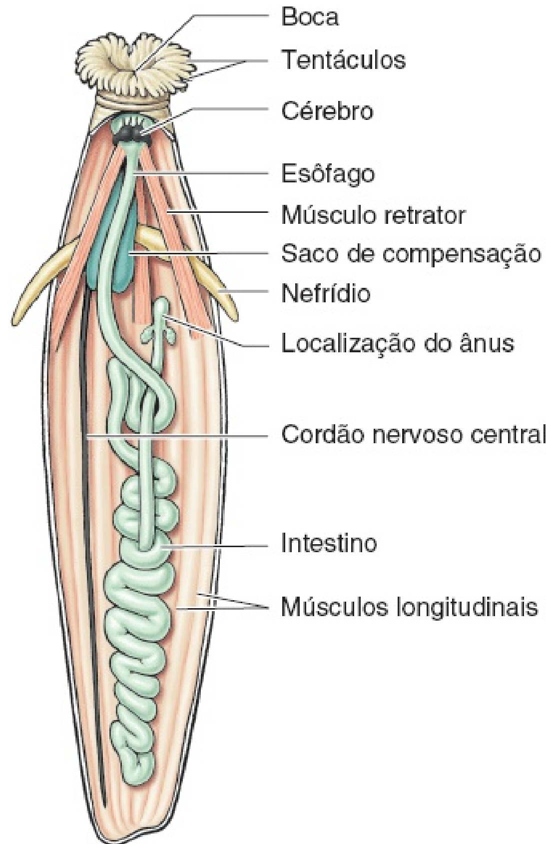


Figura 17.30 Estrutura interna de *Sipunculus*.

Existe um amplo celoma preenchido com fluido e atravessado por musculatura e fibras de tecido conjuntivo. O trato digestivo é um tubo longo que se dobra sobre si mesmo, formando um U, e termina em um ânus localizado próximo à base do introverte (Figura 17.30). Um par de nefrídios grandes abre-se ao exterior para expelir os amebócitos celômicos repletos de excretas; os nefrídios também atuam como gonodutos. Não existe um sistema circulatório nem respiratório, mas o fluido celômico contém corpúsculos vermelhos com um pigmento respiratório, a hemeritrina, usada no transporte de oxigênio. As trocas gasosas parecem ocorrer principalmente através dos tentáculos e do introverte. O sistema nervoso é composto por um gânglio cerebral bilobado, localizado logo atrás dos tentáculos, e um cordão nervoso ventral que se estende pelo comprimento do animal.

Com apenas algumas exceções, os sexos são separados. Não existem gônadas permanentes, e os ovários e os testículos se desenvolvem sazonalmente no tecido conjuntivo que cobre as origens de um ou mais dos músculos retratores. As células sexuais são liberadas através dos nefrídios. A forma larval é geralmente uma trocófora. A reprodução assexuada também

ocorre por fissão transversa, a quinta parte posterior do genitor sofre uma constrição e se separa, tornando-se um novo indivíduo em algumas espécies.

SIGNIFICADO EVOLUTIVO DE UM CELOMA E DO METAMERISMO

Os zoólogos clássicos levantaram a hipótese da homologia do celoma e do metamerismo nos animais e buscaram explicações gerais sobre cada caractere. A sistemática atual rejeitou a hipótese da homologia em ambos os casos. O celoma parece ter evoluído independentemente nos protostômios e deuterostômios – presumimos isso por causa da formação por diferentes métodos em cada grupo. Aparentemente, o metamerismo surgiu de forma isolada três vezes, uma nos deuterostômios, uma nos protostômios Ecdysozoa e uma nos protostômios Lophotrochozoa. Discutimos aqui o significado da evolução de um celoma e do metamerismo nos lofotrocozoários.

Ainda não foi proposta nenhuma explicação plenamente satisfatória para a origem da segmentação e do celoma, embora o assunto tenha estimulado muita especulação e debate. Todas as explicações clássicas receberam argumentos importantes contrários a elas, e mais de uma pode estar correta, ou nenhuma delas, como sugere R. B. Clark.[1] Clark ressaltou o significado evolutivo e funcional dessas características. Argumentou enfaticamente que o valor adaptativo de um celoma era servir como um **esqueleto hidrostático** em um animal escavador. Desse modo, a contração muscular de uma parte do animal poderia atuar antagonicamente nos músculos de outra parte com a transmissão da força de contração através de um volume constante fechado de fluido no celoma.

Embora a função original do celoma possa ter servido para facilitar a escavação no substrato, algumas outras vantagens surgiram em decorrência para seus possuidores. Por exemplo, o fluido celômico pode ter atuado como um fluido circulatório para transporte de nutrientes e excretas, fazendo com que fosse desnecessário o animal apresentar um grande número de células-flama distribuídas por todos os tecidos. Os gametas poderiam ser armazenados em um celoma espaçoso, permitindo uma liberação simultânea por parte de todos os indivíduos da população (aumentando, dessa maneira, as chances de fecundação). Tal liberação sincrônica de gametas pode ter levado à seleção de um maior controle nervoso e endócrino. Nos lofotrocozoários, o tamanho do celoma varia e muitos táxons não são segmentados. Os anelídeos e os moluscos têm programas de desenvolvimento muito semelhantes que resultam em uma larva trocófora, mas a trocófora dos anelídeos desenvolve uma série de segmentos enquanto vai crescendo, enquanto a trocófora dos moluscos não cresce desse modo (ver discussão no Capítulo 16).

É possível que todos os metazoários bilateralmente simétricos tenham compartilhado um ancestral segmentado e que os genes dessa segmentação tenham sido suprimidos na maioria das linhagens, mas estudos preliminares sobre os detalhes de como os segmentos se formam (controle genético e sinalização química) nos diferentes filos não dão suporte a essa hipótese.[2] Em vez disso, as evidências atuais dão suporte à hipótese de que a segmentação apareceu independentemente múltiplas vezes.

A vantagem seletiva de possuir um corpo segmentado entre os anelídeos parece basear-se em uma eficiência de escavação propiciada pela mudança de forma dos compartimentos celômicos individuais do esqueleto hidrostático.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

Os anelídeos e moluscos compartilham muitas características do desenvolvimento, de modo que muitos biólogos presumem que sejam intimamente relacionados, talvez táxons-irmãos. No entanto, as características de desenvolvimento compartilhadas têm grande chance de ser uma retenção das características ancestrais de protostômios dos lofotrocozoários.

Os vermes pogonóforos e vestimentíferos já foram posicionados fora do filo Annelida, mas foram reinterpretados como membros dos Sedentaria e estão hoje posicionados no clado Siboglinidae dentro desse grupo. Somente uma pequena parte do corpo dos siboglinídeos é segmentada. Como os sibloglinídeos, os equiúros são agora considerados membros de Sedentaria. As cerdas estão presentes, mas a segmentação foi perdida. Existem estruturas seriadas repetidas, como os gânglios do cordão nervoso e glândulas mucosas nas larvas de equiúros, e nefrídios repetidos de forma seriada nos equiúros adultos. Algumas espécies apresentam gânglios metaméricos na forma adulta. A presença de cerdas epidérmicas pares em algumas espécies de equiúros dá um forte suporte para posicionar equiúros dentro de Annelida. Uma análise filogenética recente coloca os equiúros próximos dos poliquetas capitelídeos; os dois táxons vivem em sedimentos.

O posicionamento de Sipuncula é controverso. Os sipúnculos não são metaméricos e não têm cerdas. O desenvolvimento

larval é semelhante ao dos anelídeos, moluscos e equiúros. A formação de nervos segue um padrão metamérico. Até o momento, colocamos os sipúnculos como táxon-irmão dos anelídeos, mas uma filogenia recente que usou dados de genomas mitocondriais colocou Sipuncula dentro de Annelida.

Diversificação adaptativa

Os anelídeos são um grupo antigo que passou por uma ampla diversificação adaptativa. A estrutura básica do corpo, particularmente de poliquetas, presta-se a infinitas modificações. Como vermes marinhos, os poliquetas ocupam uma ampla gama de *habitats*.

Uma característica adaptativa na evolução dos anelídeos é seu arranjo septado de compartimentos celômicos preenchidos por fluido. A pressão de fluido nesses compartimentos é usada para criar um esqueleto hidrostático, o qual, por sua vez, permite que sejam efetuados movimentos precisos como a escavação e a natação. Músculos longitudinais e circulares potentes permitem que o corpo seja flexionado, encurtado e estendido.

As adaptações na alimentação mostram grande variação, desde uma faringe sugadora em oligoquetos e as mandíbulas quitinosas dos poliquetas carnívoros, até os tentáculos e radíolos especializados dos animais que se alimentam de partículas. A evolução de um trofossomo para abrigar bactérias quimioautotróficas que proveem nutrientes para os siboglinídeos é uma adaptação à vida em grandes profundidades marinhas.

Nos poliquetas, os parapódios adaptaram-se de diversos modos a uma grande variedade de funções, principalmente locomoção e respiração.

Nas sanguessugas, muitas adaptações (como as ventosas, as mandíbulas cortantes, a faringe sugadora e o trato digestivo extensível) estão relacionadas com seu hábito predador e sugador de sangue.

Resumo

O filo Annelida é um grande grupo cosmopolita que contém os poliquetas marinhos, oligoquetos terrestres e de água doce, e as sanguessugas. Certamente, a mais importante estrutura inovadora que baseia a diversificação do grupo é o metamerismo (segmentação), uma divisão do corpo em uma série de segmentos semelhantes, cada um contendo um arranjo repetido de muitos órgãos e sistemas. O celoma também é altamente desenvolvido nos anelídeos, e isso, junto com um arranjo septado de compartimentos preenchidos com fluido e uma musculatura da parede do corpo bem desenvolvida, é um esqueleto hidrostático efetivo para movimentos precisos de escavação e natação.

A maioria dos anelídeos está em um grande grupo chamado Pleistoannelida. Esse grupo inclui os animais com vários planos corporais diferentes. Os anelídeos com um plano corporal poliqueta têm segmentos com muitas cerdas, que se originam de parapódios pareados. Os parapódios apresentam uma grande variedade de adaptações entre os poliquetas, incluindo a especialização para natação, respiração, rastejamento, manutenção da posição dentro de uma galeria, bombeamento de água através de uma galeria e alimentação acessória. Alguns poliquetas são principalmente predadores com uma faringe eversível com mandíbulas. Outros raramente deixam as galerias ou tubos nos quais vivem. Vários tipos de alimentação em depósito ou por filtração são conhecidos entre os membros desse grupo. Os poliquetas são dioicos, têm um sistema reprodutivo sem clitelo, fecundação externa e uma larva trocófora.

Pleistoannelida está dividido em dois clados, ambos os quais incluem os animais com um plano corporal dos poliquetas. Errantia contém poliquetas de movimentação livre. Sedentaria contém animais com planos corporais dos poliquetas que foram modificados para viver em tubos ou tocas, como os siboglinídeos e equiúros.

Os siboglinídeos vivem em tubos no solo dos oceanos profundos e são metaméricos. Não têm boca nem trato digestivo, mas, aparentemente, absorvem algum nutriente com a coroa de tentáculos localizada em sua extremidade anterior. Grande parte de sua energia vem de bactérias quimioautotróficas em seu trofossomo.

Os equiúros são vermes marinhos escavadores, e a maioria alimenta-se em depósitos, com uma probóscide anterior a sua boca. Algumas espécies têm cerdas epidérmicas, mas não segmentação.

Sedentaria também contém anelídeos com planos corporais dos oligoquetos e sanguessugas; esses dois grupos são incluídos nos Clitellata. As minhocas e muitos anelídeos de água doce são oligoquetos; têm um pequeno número de cerdas por segmento (em comparação com Polychaeta), mas não parapódios. Apresentam um sistema circulatório fechado, e o vaso sanguíneo dorsal é o principal órgão bombeador. Nefrídios pareados ocorrem na maioria dos segmentos. As minhocas contêm

um sistema nervoso anelidiano típico: gânglios cerebrais dorsais conectados a um cordão nervoso ventral duplo, com gânglios segmentares, ao longo do comprimento do verme. Os oligoquetos são hermafroditas e praticam a fecundação cruzada. O clitelo tem um papel importante na reprodução, incluindo a secreção de muco que envolve os animais durante o acasalamento e a secreção de um casulo que irá receber os óvulos e os espermatozoides e dentro do qual ocorrerá o desenvolvimento embrionário. Um verme jovem, pequeno, emerge do casulo.

As sanguessugas (classe Hirudinida) ocorrem principalmente na água doce, embora algumas sejam marinhas e outras terrestres. Alimentam-se principalmente de fluidos; muitas são predadoras, algumas parasitas temporárias e poucas parasitas permanentes. As sanguessugas hermafroditas se reproduzem de uma maneira semelhante à dos oligoquetos, com fecundação cruzada e a formação de um casulo por meio do clitelo.

Os sipúnculos são vermes marinhos escavadores pequenos, com um introverte eversível na extremidade anterior do corpo. O introverte apresenta tentáculos usados na alimentação em depósitos. Os sipúnculos não são segmentados.

As evidências embriológicas posicionam os anelídeos com os moluscos e os artrópodes em Protostomia. A evidência molecular sugere que os anelídeos e os moluscos são parentes mais próximos um do outro (em Lophotrochozoa) do que qualquer um dos filos é dos artrópodes (em Ecdysozoa). Os sipúnculos também são parentes dos anelídeos, mas compartilham algumas características com os moluscos.

Questões de revisão

1. Quais as características que distinguem o filo Annelida dos outros filos?
2. Como se distinguem os membros do clado Clitellata de outros anelídeos?
3. Descreva o plano corporal dos anelídeos, incluindo a parede do corpo, os segmentos, o celoma e seus compartimentos, e o revestimento do celoma.
4. Explique como o esqueleto hidrostático ajuda os anelídeos a escavar. Como a eficiência na escavação aumenta com a segmentação?
5. Descreva três maneiras como diferentes poliquetas obtêm alimento.
6. Defina: prostômio, peristômio, pigídio, radíolos e parapódio.
7. Explique a função de cada uma destas partes das minhocas: faringe, glândulas calcíferas, papo, moela, tiflossole e células cloragógenas.
8. Descreva a função do clitelo e do casulo.
9. Como os oligoquetos de água doce diferem genericamente dos terrestres?
10. Descreva as maneiras pelas quais as sanguessugas obtêm alimento.
11. Qual é o maior siboglinídeo conhecido e como ele se nutre?
12. Que características tornam difícil para os biólogos reconhecer os equiúros e os siboglinídeos como membros de Annelida?
13. Onde vive um sipúnculo e como ele coleta alimento?
14. Qual é o significado evolutivo da segmentação e do celoma nos animais que primeiro apresentaram as características dos lofotrocozoários?

Para aprofundar seu raciocínio. Reveja a extensão da segmentação em poliquetas, sanguessugas, siboglinídeos, equiúros e sipúnculos. Que características morfológicas devem ser modificadas para produzir uma cavidade corporal não segmentada? Existem evidências de estágios de transição para essas características?

Referências selecionadas

Childress, J. J., H. Felbeck, and G. N. Somero. 1987. Symbiosis in the deep sea. Sci. Am. **256:**114-120 (May). *A história incrível de como os animais ao redor de aberturas no fundo do mar, incluindo* Riftia pachyptila, *absorvem o sulfeto de hidrogênio e o transportam para sua bactéria mutualística. Para a maioria dos animais, o sulfeto de hidrogênio é altamente tóxico.*

Cutler, E. B. 1995. The Sipuncula. Their systematics, biology, and evolution. Ithaca, New York, Cornell University Press. *O autor tentou "reunir tudo sobre" os sipúnculos.*

Davis, G. K., and N. H. Patel. 2000. The origin and evolution of segmentation. Trends Genet. **15:**M68–M72. *Discussão sobre segmentação com foco nos artrópodes*.

Fischer, A., and U. Fischer. 1995. On the life-style and life-cycle of the luminescent polychaete *Odontosyllis enopla* (Annelida: Polychaeta). Invert. Biol. **114:**236-247. *Se os epítocos dessa espécie sobrevivem à sua grande desova, eles podem retornar para uma existência bêntica.*

Halanych, K. M., T. D. Dahlgren, and D. McHugh. 2002. Unsegmented annelids? Possible origins of four lophotrochozoan worm taxa. Integ. and Comp. Biol. **42:**678-684. *Um ótimo resumo dos atuais estudos morfológicos e moleculares sobre a classificação dos pogonóforos, equiúros, myzostomida e sipúnculos.*

McClintock, J. 2001. Blood suckers. Discover **22:**56-61 (Dec.). *Descreve usos médicos modernos para sanguessugas.*

McHugh, D. 2000. Molecular phylogeny of Annelida. Can. J. Zool. **78:**1873–1884. *Descrições dos grupos monofiléticos nos Annelida embasadas por dados moleculares.*

Menon, J., and A. J. Arp. 1998. Ultrastructural evidence of detoxification in the alimentary canal of *Urechis caupo.* Invert. Biol. **117:**307-317. *Este curioso equiúro possui corpos de destoxificação em suas células intestinais e epiteliais que o permitem viver em um ambiente de sulfeto altamente tóxico.*

Mirsky, S. 2000. When good hippos go bad. Sci. Am. **282:**28 (Jan.). Placobdelloides jaegerskioeldi *é uma sanguessuga parasitária que habita apenas o reto de hipopótamos.*

Patel, N. H. 2003. The ancestry of segmentation. Dev. Cell **5:**2-4. *Explora a ideia de que a segmentação é uma característica ancestral de todos os animais bilateralmente simétricos.*

Pernet, B. 2000. A scaleworm's setal snorkel. Invert. Biol. **119:**147-151. Sthenelais berkeleyi *é um poliqueta aparentemente raro, mas grande (20 cm) que enterra seu corpo no sedimento e se comunica com a água acima apenas por meio de sua extremidade frontal. O movimento ciliar nos parapódios bombeia água na toca para ventilação. A minhoca permanece imóvel por longos períodos, exceto quando a presa aproxima-se, e ela everte sua faringe para capturá-la.*

Rouse, G. W. 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta: Annelida): Formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. Zool. J. Linn. Soc. **132:**55-80. *São fornecidas características diagnósticas dos Siboglinidae e seus subgrupos.*

Rouse, G. W., S. K. Gofferedi, and R. C. Vrijenhoek. 2004. Osedax: Bone-eating marine worms with dwarf males. Science **305:**668-671. *Minhocas fascinantes que se alimentam de carcaças de baleias.*

Seaver, E. C. 2003. Segmentation: mono- or polyphyletic. Int. J. Dev. Biol. **47:**583-595. *Comparações provisórias do processo de segmentação nos anelídeos, artrópodes e cordados sugerem que os anelídeos e os artrópodes não compartilham mecanismos de segmentação, mas os vertebrados e os artrópodes podem compartilhar alguns mecanismos.*

Shen, X., X. Ma, J. Ren, and F. Zhao. 2009. A close phylogenetic relationship between Sipuncula and Annelida evidenced from the complete mitochondrial genome sequence of *Phascolosoma esculenta.* BMC Genomics **10:**Article 136. *Tanto os equiúros como os sipúnculos são colocados com os Annelida, sugerindo que a segmentação foi perdida, talvez desde o período Cambriano.*

Struck, T. H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. J Zool Syst Evol Res **49**, 340-345. *Descrição da estrutura corporal e estilo de vida do anelídeo ancestral.*

Struck, T. H., C. Paul, N. Hill, S. Hartmann, C. Hōsell, M. Kube, B. Lieb, A. Meyer, R. Tiedemann, G. Purschke, and C. Bleidorn. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature **471**: 95 a 98. *Descrições dos clados dos anelídeos Sedentaria e Errantia.*

[1] Clark, R.B. 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Oxford, U.K., Clarendon Press.

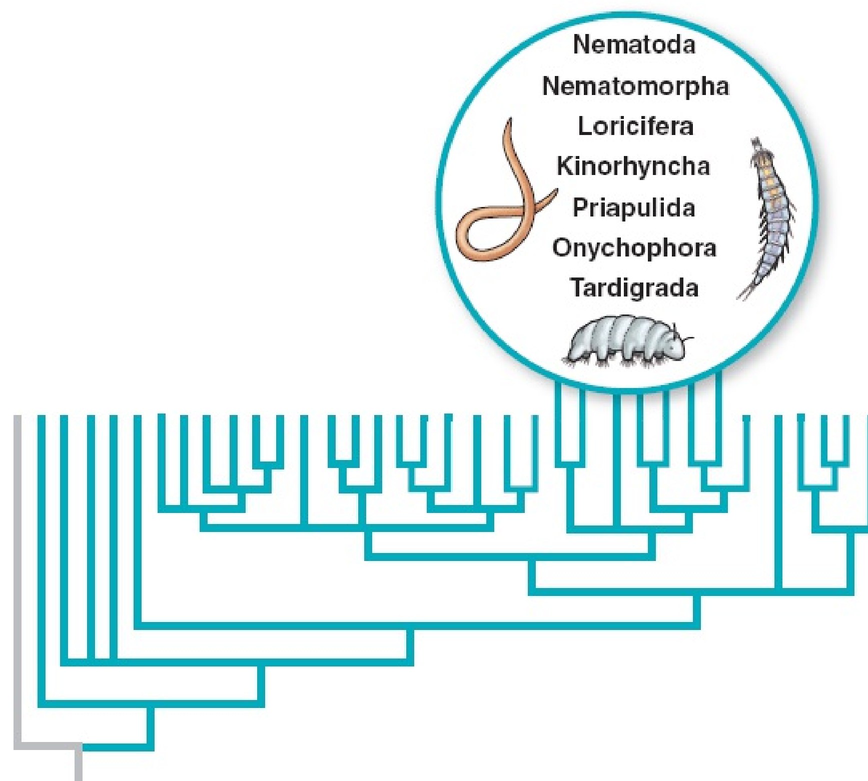
[2] Seaver, E. C. 2003. Int. J. Dev. Biol. **47**:583-595.

CAPÍTULO 18

Ecdisozoários Menores



Macho de *Trichinella spiralis*, um nematódeo.



Um mundo de nematódeos

Sem dúvida nenhuma, os nematódeos são os mais importantes animais pseudocelomados, tanto em termos numéricos quanto devido a seu impacto sobre os seres humanos. Os nematódeos são abundantes na maior parte do mundo, embora a maioria das pessoas tome conhecimento deles como parasitas de humanos ou de seus animais de estimação somente ocasionalmente. Não temos ciência dos milhões de vermes nos solos, nos oceanos e ambientes de água doce, nas plantas e em todos os tipos de animais. Sua abundância extraordinária levou N. A. Cobb[1] a escrever em 1914:

"Se toda a matéria do universo fosse removida da existência, exceto os nematódeos, nosso mundo ainda seria reconhecível; e se pudéssemos ainda, como espíritos desencarnados, investigar o mundo restante, encontraríamos suas montanhas, encostas, vales, rios, lagos e oceanos representados por uma fina camada de nematódeos. A localização das cidades seria decifrável, uma vez que para cada massa de seres humanos existiria uma correspondente massa de certos nematódeos. As árvores ainda estariam em pé, formando fileiras fantasmagóricas representando nossas ruas e avenidas. A localização de várias plantas e animais ainda seria decifrável, e, se tivéssemos conhecimento suficiente, em vários casos suas espécies poderiam ser determinadas, por meio do exame de seus antigos parasitos nematódeos."

Muitos protostômios, como os anelídeos, as lombrigas e os artrópodes, são portadores de **cutícula**, uma camada morta externa secretada pela epiderme. Uma cutícula rígida que reveste a parede do corpo, semelhante à dos vermes cilíndricos e artrópodes, restringe o crescimento. Em tais animais, a cutícula sofre muda; conforme o corpo cresce e a camada exterior é trocada via **ecdise**. Ecdysozoa (Figura 18.1) incluem táxons que fazem muda da cutícula conforme o corpo cresce. Onde estudada, a muda é regulada pelo hormônio **ecdisona;** os biólogos assumem que um conjunto homólogo de passos bioquímicos regula a muda entre todos os ecdisozoários. Os táxons ecdisozoários, diferentemente dos loriciferos, foram primeiramente unificados como um clado em filogenias baseadas nos caracteres moleculares.

De maneira semelhante aos filos lofotrocozoários, os ecdisozoários não compartilham um plano corporal comum. Os membros de Nematoda, Nematomorpha e Kynorhyncha têm corpos pseudocelomados. Os membros de Priapulida ainda não foram estudados cautelosamente, mas assume-se que sejam pseudocelomados. O pseudoceloma é utilizado como esqueleto hidrostático em nematódeos, quinorrincos e priapulídeos. Em Loricifera, as espécies aparentemente têm vários tipos de plano corporal: algumas são descritas como pseudocelomadas e outras aparecem como acelomadas. Os membros do clado Panarthropoda têm corpos celomados, porém seus celomas são muito reduzidos em tamanho quando comparados com o dos anelídeos. Panarthropoda constitui um enorme grupo de animais, com três filos: Onychophora, Tardigrada e Arthropoda.

Arthropoda é o maior filo em número de espécies descritas e é o tema dos Capítulos 19, 20 e 21. Este capítulo descreve

todos os outros filos ecdisozoários.

FILO NEMATODA | LOMBRIGAS

Cerca de 25.000 espécies de Nematoda (Gr. *nematos*, fio) foram nomeadas, porém muitas autoridades científicas atualmente preferem Nemata como nome para o filo. Estima-se que, se todas as espécies fossem conhecidas, o número estaria perto dos 500.000. Eles habitam os mares, água doce e solo, das regiões polares aos trópicos, e dos topos de montanhas ao fundo do mar. A região superior do solo de boa qualidade pode conter bilhões de nematódeos por hectare. Os nematódeos também parasitam virtualmente todo tipo de animal e muitas plantas. Os efeitos da infestação por nematódeos nas plantações, em animais domésticos e seres humanos fazem desse filo um dos mais importantes de todos os grupos de animais parasitos.

Os nematódeos de vida livre alimentam-se de bactérias, leveduras, hifas de fungos e algas. Eles podem ser saprozoicos ou coprozoicos (que vivem em matéria fecal). As espécies predadoras podem alimentar-se de rotíferos, tardígrados, pequenos anelídeos e outros nematódeos. Muitas espécies alimentam-se de seiva de plantas superiores, nas quais penetram e às vezes causam danos de grandes proporções na agricultura. Os nematódeos podem ser predados por ácaros, larvas de insetos e, até mesmo, fungos que capturam nematódeos. *Caenorhabditis elegans*, um nematódeo de vida livre, é fácil de cultivar em laboratório e tornou-se um valioso modelo para estudos em biologia do desenvolvimento.

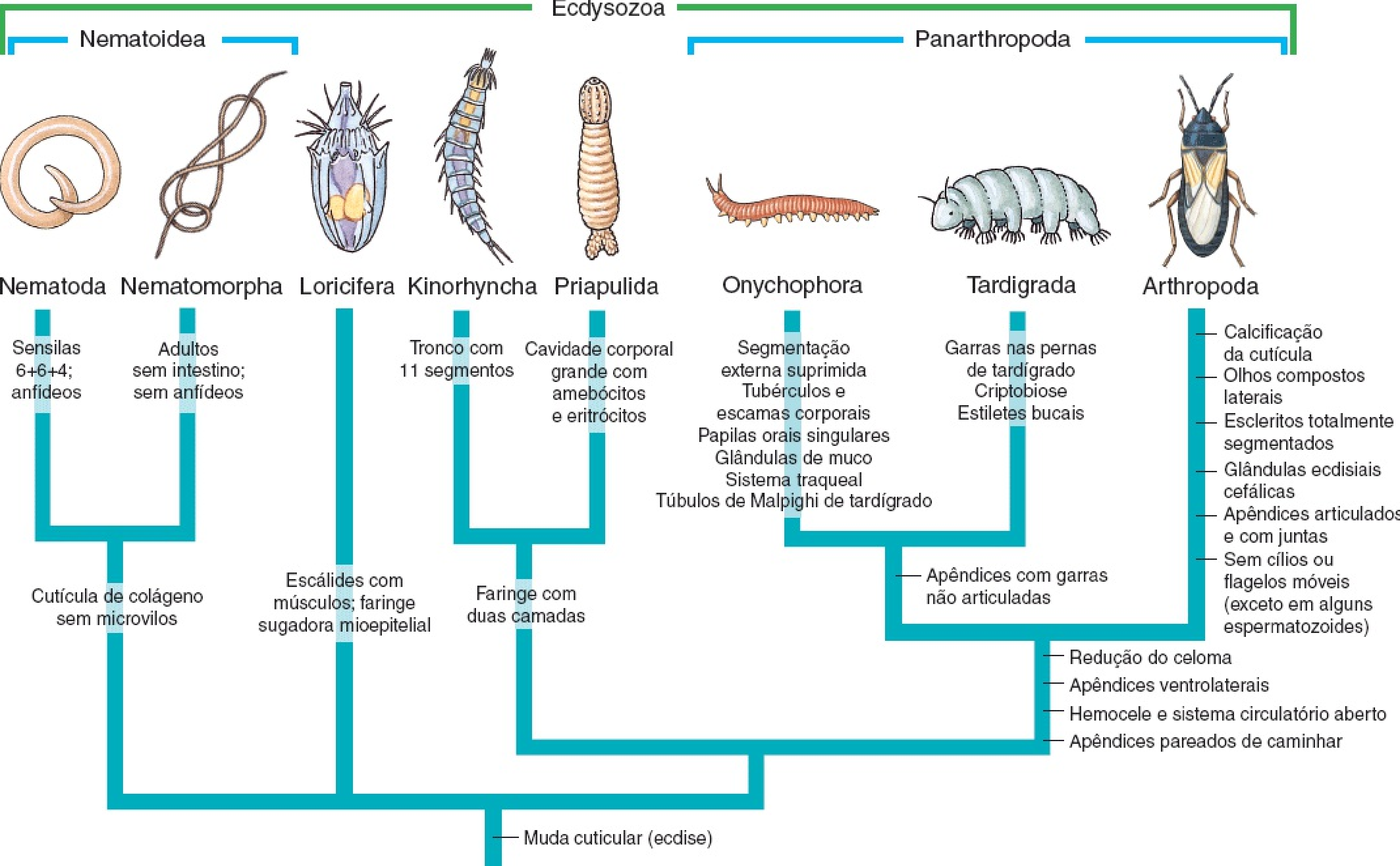


Figura 18.1 Cladograma mostrando uma hipótese de relações entre filos ecdisozoários. Os caracteres mostrados são subconjuntos daqueles mostrados em Nielsen (1995), Neuhaus e Higgins (2002) e Brusca e Brusca (2003); o caráter dos Nematoda "sensilas 6 + 6 + 4" refere-se aos anéis anteriores de papilas sensoriais.

Em 1963, Sidney Brenner começou a estudar um nematódeo de vida livre, *Caenorhabditis elegans*, representando o início de pesquisas extremamente frutíferas. Atualmente, esse pequeno verme tornou-se um dos mais importantes modelos experimentais em biologia. A origem e a linhagem de todas as células de seu corpo (959) foram rastreadas desde o zigoto até o adulto, e todo o "diagrama de conexões" de seu sistema nervoso é conhecido – todos os neurônios e todas as conexões entre eles. O genoma foi mapeado completamente, e os cientistas sequenciaram todos os 3 milhões de pares de bases com 19.820 genes. Muitas descobertas básicas de função gênica, como os genes que codificam proteínas essenciais para a morte celular programada, foram feitas e serão feitas usando *C. elegans*.

Virtualmente todas as espécies de vertebrados e muitas das de invertebrados servem como hospedeiros para um ou mais tipos de nematódeos parasitas. Os parasitas nematódeos de humanos causam muito desconforto, doenças e morte, e, em animais domésticos, eles são uma fonte de grande perda econômica.

Forma e função

As características singulares desse grande grupo de animais são a sua eutelia, a forma cilíndrica; a cutícula de tecido morto flexível; a ausência de cílios ou flagelos móveis (exceto em uma espécie), e os músculos da parede corporal, com várias características incomuns, sendo, por exemplo, apenas longitudinais. Em correlação com a ausência de cílios, os nematódeos não apresentam protonefrídios; seu sistema excretor consiste em uma ou mais células glandulares grandes, abertas por um poro excretor; ou um sistema de canais sem células glandulares, ou células e canais ao mesmo tempo. Sua faringe é caracteristicamente muscular, com um lúmen trirradiado semelhante à faringe de um gastrótrico ou quinorrinco.

A maior parte dos nematódeos tem menos de 5 cm de comprimento, e muitos são microscópicos, porém alguns nematódeos parasitos têm mais de 1 m de comprimento.

O revestimento externo do corpo é uma **cutícula** relativamente grossa, não celular, secretada pela epiderme subjacente (**hipoderme**). A cutícula faz muda durante os estágios de crescimento juvenis, que é um dos caracteres que permitem a classificação dos nematódeos dentro dos Ecdysozoa. A hipoderme é sincicial, os núcleos estão localizados em quatro **cordões hipodérmicos** que se projetam para dentro (Figura 18.2). Ambos os cordões hipodérmicos (dorsal e ventral) apresentam nervos longitudinais dorsais e ventrais, e os cordões laterais, canais excretores. A cutícula tem grande importância funcional para o verme, pois serve para conter a alta **pressão hidrostática** (turgescência) exercida pelo fluido no pseudoceloma e protegendo o verme dos ambientes hostis, como solos secos e o trato digestivo de seus hospedeiros. As muitas camadas de cutícula são majoritariamente de **colágeno**, uma proteína estrutural também abundante no tecido conjuntivo de vertebrados. Três das camadas são compostas de fibras que se entrecruzam, o que confere elasticidade longitudinal para o verme, porém limita muito sua capacidade para expansão lateral.

Os músculos da parede do corpo dos nematódeos são muito incomuns. Eles estão logo abaixo da hipoderme (sincício epidérmico) e se contraem apenas na direção longitudinal. A parede do corpo não apresenta músculos circulares. Os músculos estão organizados em quatro bandas, ou quadrantes, separados pelos quatro cordões hipodérmicos (Figura 18.2). Cada célula muscular tem uma porção contrátil **fibrilar** (ou **fuso**) e uma porção não contrátil **sarcoplasmática** (corpo celular). O fuso é distal e adjacente à hipoderme; o corpo celular projeta-se para dentro do pseudoceloma. O fuso é estriado com bandas de actina e miosina, semelhante aos músculos esqueléticos dos vertebrados (ver Figura 9.12, no Capítulo 9 e Capítulo 29). Os corpos celulares contêm os núcleos e representam o principal depósito de glicogênio do verme. Para cada corpo celular, um processo ou **braço muscular** estende-se para o nervo dorsal ou ventral. Apesar de não ser exclusiva dos nematódeos, essa organização é bastante incomum; na maioria dos animais, os processos nervosos (axônios, Capítulo 33) estendem-se até o músculo, e não o contrário.

O pseudoceloma repleto de fluido, onde se encontram os órgãos internos, constitui um esqueleto hidrostático. Esqueletos hidrostáticos, encontrados em diversos invertebrados, conferem firmeza ao transmitir a força da contração muscular para o fluido não compressível. Normalmente, os músculos são organizados de maneira antagonística: para que o movimento inicial seja efetuado em uma direção pela contração de um grupo de músculos, e o movimento de retorno para a direção oposta seja efetuado pelo grupo de músculos antagonista. Relembre como os músculos longitudinais e circulares atuam de maneira antagonística em cada segmento de um anelídeo (Capítulo 17). No entanto, os nematódeos não têm músculos circulares na parede do corpo para antagonizar os músculos longitudinais; portanto, a cutícula deve suprir essa função. Conforme os músculos de um lado do corpo se contraem, eles comprimem a cutícula no mesmo lado, e a força da contração é transmitida (pelo fluido no pseudoceloma) para o outro lado do nematódeo, esticando a cutícula daquele lado. Quando os músculos relaxam, a compressão e o estiramento da cutícula antagonizam o músculo e retornam o corpo à posição de repouso; essa ação produz a característica movimentação sinuosa da locomoção dos nematódeos. Para aumentar a eficiência desse sistema, é necessário aumentar a pressão hidrostática. Consequentemente, a pressão hidrostática no pseudoceloma dos nematódeos é muito mais alta do que geralmente a encontrada em outros tipos de animais com esqueletos hidrostáticos, mas também grupos musculares antagonísticos.

O canal alimentar dos nematódeos consiste em uma boca (Figura 18.2), uma faringe muscular, um intestino longo não muscular, um reto curto e um ânus terminal. A comida é sugada para dentro da faringe quando os músculos da porção anterior se contraem rapidamente e abrem o lúmen. O relaxamento dos músculos anteriores à massa alimentar fecha o lúmen da faringe. O intestino tem a espessura de uma única camada de células. A massa alimentar move-se em direção posterior por meio de movimentos corporais, e também é empurrada por alimento adicional enviado para o intestino pela faringe. A defecação é efetuada por músculos que, simplesmente, abrem o ânus, e a força para expulsão é fornecida pela alta pressão pseudocelômica que circunda o intestino.

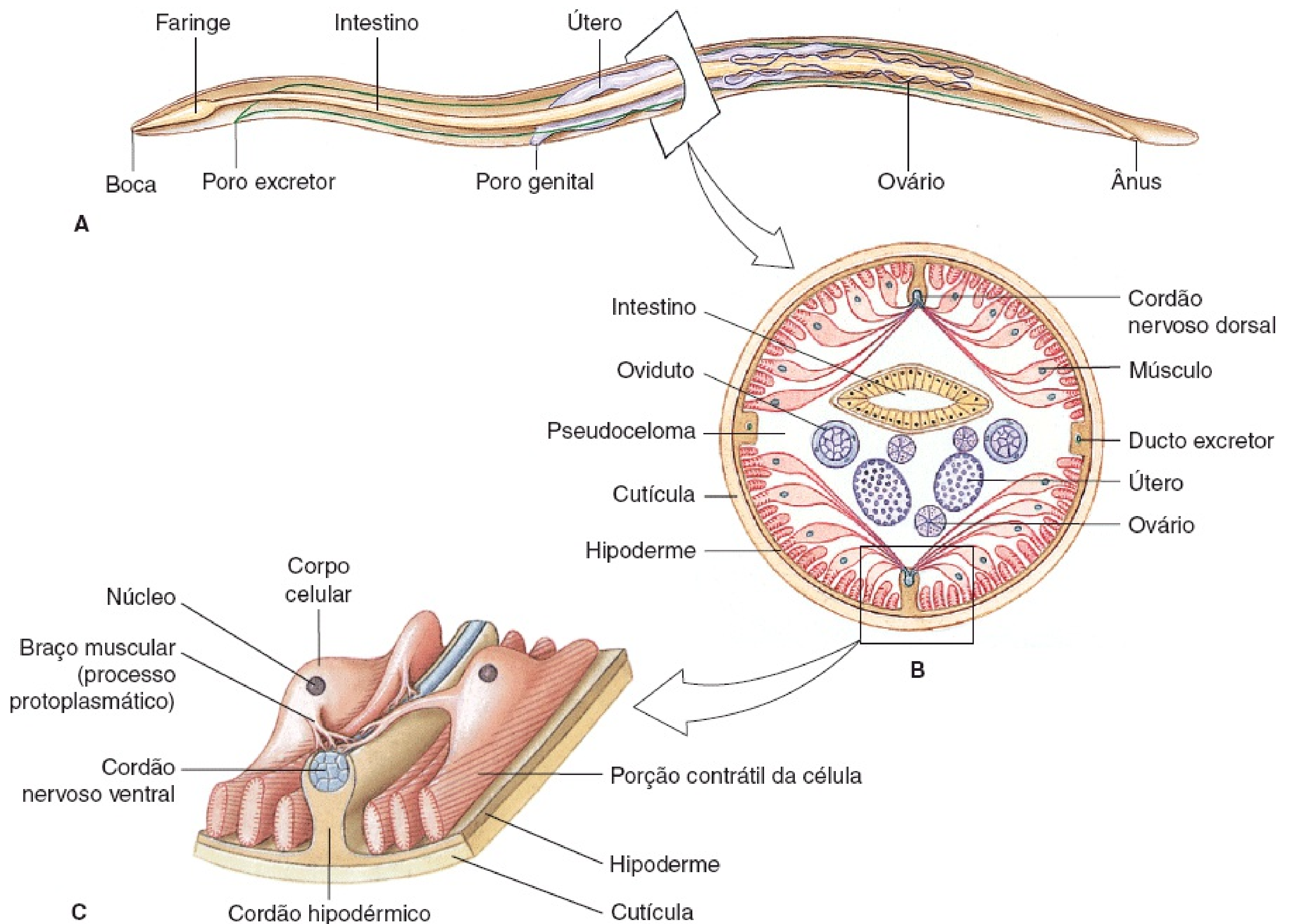


Figura 18.2 A. Estrutura de um nematódeo ilustrada por uma fêmea de *Ascaris*. *Ascaris* tem dois ovários e dois úteros, que se abrem para o exterior por meio de um poro genital em comum. **B.** Seção transversal. **C.** Uma única célula muscular; o fuso é adjacente à hipoderme, o braço muscular estende-se ao nervo dorsal ou ventral.

Os adultos de muitos nematódeos parasitos têm um metabolismo energético anaeróbico; portanto, estão ausentes o ciclo de Krebs e o sistema de transporte de elétrons pelos citocromos, característicos de metabolismos aeróbicos. Eles obtêm energia através de glicólise e, provavelmente, através de alguma cadeia de transporte de elétrons pouco conhecida. Curiosamente, alguns nematódeos de vida livre, assim como os estágios de vida livre de nematódeos parasitos, são aeróbios obrigatórios e apresentam o ciclo de Krebs e o sistema de transporte de elétrons por citocromos.

Um **anel de tecido nervoso e gânglios** ao redor da faringe dá origem a pequenos nervos para a região anterior e a dois **cordões nervosos**, um dorsal e um ventral. **Papilas sensoriais** estão concentradas ao redor da cabeça e da cauda. Os **anfídeos** (Figura 18.3) são um par de órgãos sensoriais algo mais complexos que se abrem em ambos os lados da cabeça, aproximadamente no mesmo nível que o círculo cefálico de papilas. As aberturas dos anfídeos desembocam em uma profunda cavidade cuticular, com extensas terminações sensoriais de cílios modificados. Os anfídeos são normalmente reduzidos nos parasitas nematódeos de animais, porém a maioria dos nematódeos parasitos apresenta um par bilateral de **fasmídeos**, próximos à região posterior. Eles são muito similares estruturalmente aos anfídeos.

A maioria dos nematódeos é dioica. Os machos são menores que as fêmeas, e a região posterior apresenta, geralmente,

um par de **espículas copulatórias** (Figura 18.4). A fertilização é interna e os ovos são, tipicamente, armazenados no útero até a postura. Geralmente, o desenvolvimento das formas de vida livre é direto. Os quatro estágios juvenis são separados por uma muda da cutícula. Muitos nematódeos parasitos têm estágios juvenis de vida livre. Outros precisam de um hospedeiro intermediário para completar seus ciclos de vida.

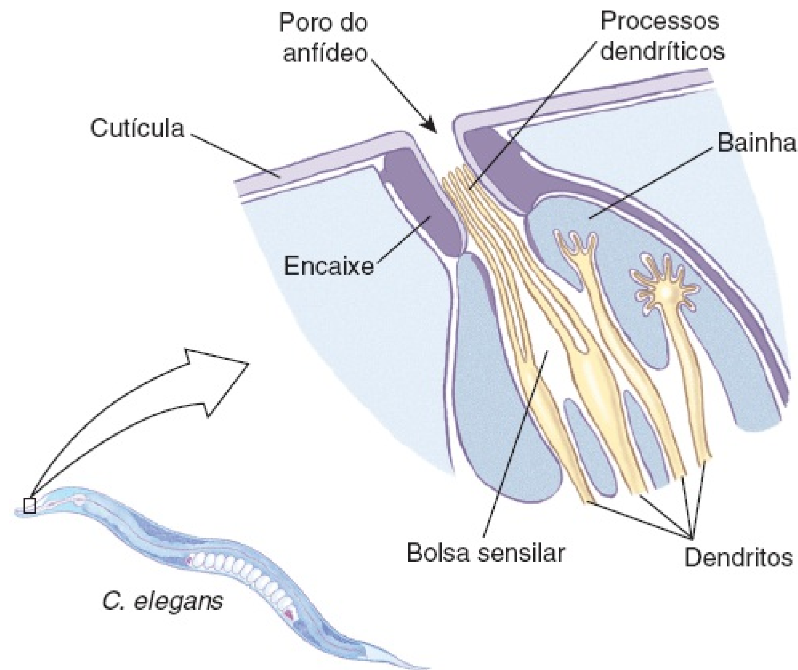


Figura 18.3 Diagrama de um anfídeo de *Caenorhabditis elegans*. *Modificada de Wright, K. A. 1980.* Nematode sense organs. *In B. M. Zuckerman (ed.),* Nematodes as biological models, Vol. 2, Aging and other model systems. *Copyright © Academic Press, New York*.

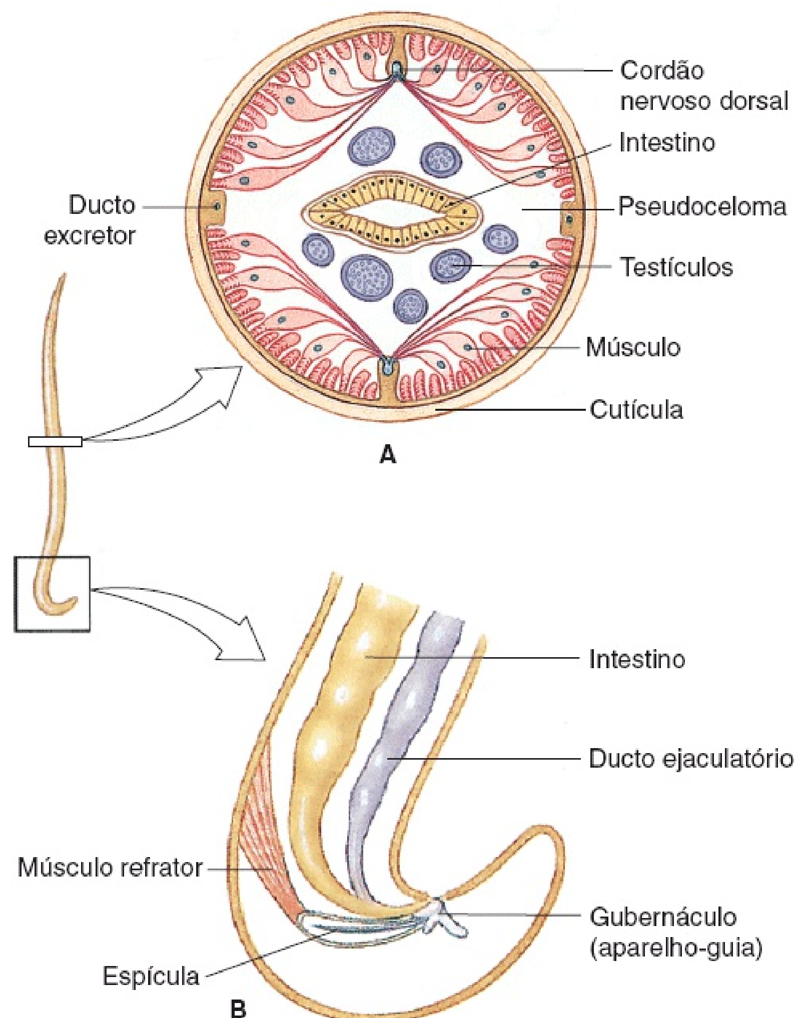


Figura 18.4 A. Seção transversal de um nematódeo macho. **B.** Extremidade posterior de um nematódeo macho.

Nematódeos parasitos representativos

Como mencionado anteriormente, quase todos os vertebrados e muitos invertebrados são parasitados por nematódeos. Muitos destes são patógenos importantes para os humanos e os animais domésticos. Alguns nematódeos são comuns em seres humanos na América do Norte (Quadro 18.1), porém esses e muitos outros são normalmente abundantes nos países tropicais. As limitações de espaço permitem que apenas alguns sejam mencionados nesta discussão.

As espículas copulatórias dos nematódeos machos não são órgãos intromitentes verdadeiros; uma vez que não conduzem esperma são uma outra adaptação para lidar com a alta pressão hidrostática interna. As espículas devem manter a vulva da fêmea aberta enquanto os músculos ejaculatórios superam a pressão hidrostática na fêmea e rapidamente injetam o esperma em seu trato reprodutivo. Além disso, os espermatozoides de nematódeos são únicos entre os estudados no reino animal, pois não têm flagelo nem acrossomo. Uma vez dentro do trato reprodutivo das fêmeas, os espermatozoides tornam-se ameboides e movem-se por meio de pseudópodes. Seria essa mais uma adaptação à alta pressão hidrostática dentro do pseudoceloma?

Ascaris lumbricoides | A grande lombriga dos seres humanos

Devido ao seu tamanho e disponibilidade, *Ascaris* (Gr. *askaris*, verme intestinal) é normalmente escolhido como modelo para estudos em zoologia, assim como para trabalho experimental. Portanto, é provável que os parasitologistas saibam mais sobre estrutura, fisiologia e bioquímica de *Ascaris* do que de qualquer outro nematódeo. Esse gênero inclui muitas espécies. Uma das mais comuns, *Ascaris megalocephala*, vive no intestino de cavalos. *Ascaris lumbricoides* (Figura 18.5) é um dos parasitos nematódeos mais comuns nos seres humanos; as pesquisas mostram uma prevalência de mais de 25% em algumas áreas do Sudeste dos EUA, e mais de 1,27 *bilhão* de pessoas infectadas mundialmente. O grande verme cilíndrico dos suínos, *A. suum*, é morfologicamente semelhante a *A. lumbricoides*, e por muito tempo os dois foram considerados a mesma espécie.

Uma fêmea de *Ascaris* pode depositar 200.000 ovos por dia, que são carregados pelas fezes do hospedeiro. Dadas as condições propícias no solo, os embriões desenvolvem-se em juvenis infectantes em 2 semanas. A luz do sol direta e altas temperaturas são rapidamente letais, porém os ovos apresentam uma grande tolerância a outras condições adversas, como dessecação ou falta de oxigênio. Juvenis dentro da casca do ovo podem permanecer viáveis no solo por muitos meses e, até mesmo, anos. A infecção geralmente ocorre quando os ovos são ingeridos com vegetais não cozidos, ou quando crianças levam os dedos ou brinquedos sujos à boca. Hábitos de defecação pouco sanitários "contaminam" o solo ou a água potável, e ovos viáveis permanecem por muito tempo após a matéria fecal ter desaparecido. Portanto, as taxas de infecção tendem a ser mais altas em áreas onde as práticas de tratamento de esgoto não controlam esses fatores.

Quadro 18.1 Nematódeos parasitos comuns de seres humanos na América do Norte.

Nomes comuns e científicos	Modo de infecção; prevalência
Amarelão (*Ancylostoma duodenale e Necator americanus*)	Contato no solo com juvenis que penetram na pele; comum nos estados do sul dos EUA
Oxiúros (*Enterobius vermicularis*)	Inalação de poeira com ovos e contaminação através dos dedos; verme parasito mais comum nos EUA
Lombriga-de-intestino (*Ascaris lumbricoides*)	Ingestão de embriões em comida contaminada; comum em áreas rurais dos estados apalacheanos e do sudeste dos EUA
Verme da triquinose (*Trichinella spp.*)	Ingestão de músculo infectado; ocasionalmente em seres humanos por toda a América do Norte

Verme da tricuríase (*Trichuris trichiura*)	Ingestão de comida contaminada ou por hábitos pouco higiênicos; geralmente é comum onde *Ascaris* é encontrada

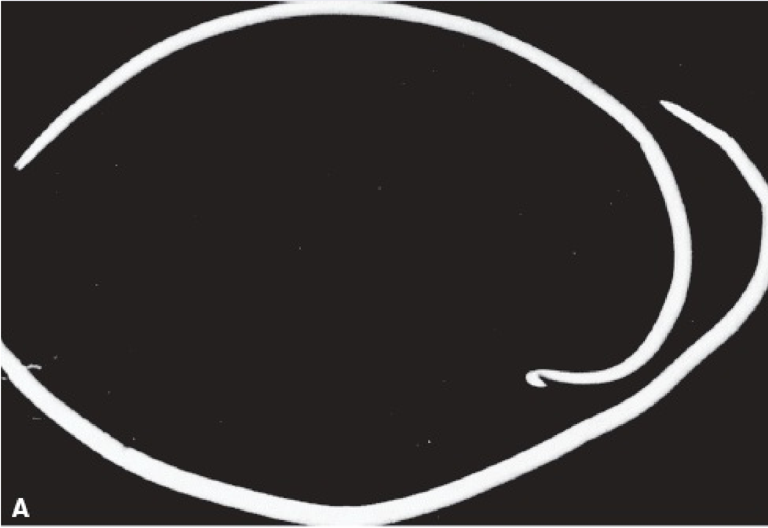




Figura 18.5 A. Lombriga intestinal *Ascaris lumbricoides*, macho e fêmea. O macho, *acima*, é menor e apresenta uma característica dobra ao final da cauda. As fêmeas desse grande nematódeo podem superar os 30 cm de comprimento. **B.** Intestino de um porco, quase completamente bloqueado por *Ascaris suum*. Essas infecções pesadas são bastante comuns também com *Ascaris lumbricoides* em seres humanos.

Quando um hospedeiro ingere ovos com embriões, os pequenos juvenis eclodem. Eles penetram através da parede intestinal e entram em veias e vasos linfáticos, sendo então carregados para o coração ou pulmões. Aqui eles entram nos alvéolos e são transportados até a traqueia. Se a infecção for grande, eles podem causar uma pneumonia séria nesse estágio. Ao atingir a faringe, os juvenis são engolidos, passam pelo estômago e, finalmente, maturam por cerca de 2 meses após a ingestão dos ovos. No intestino, onde se alimentam de conteúdo intestinal, os vermes causam sintomas abdominais e reações alérgicas, e, em grandes números, podem causar bloqueio intestinal. O parasitismo por *Ascaris* é raramente fatal, porém a morte pode vir a ocorrer caso o intestino seja bloqueado por uma infestação grande. A perfuração do intestino, resultando em peritonite, não é incomum, e vermes perdidos podem ocasionalmente surgir do ânus ou garganta e entrar na traqueia ou trompas de Eustáquio e orelha média. As taxas de infecção tendem a ser altas em crianças, e os homens tendem a ser mais fortemente infectados do que as mulheres, possivelmente porque os meninos têm maior predisposição a ingerir terra.

Outros ascarídeos são comuns na natureza e em animais domésticos. As espécies de *Toxocara*, por exemplo, parasitam cães e gatos. Seu ciclo de vida é bastante similar ao de *Ascaris*, porém os juvenis em geral não completam sua migração de tecidos nos cães adultos, permanecendo no corpo em um estágio de suspensão do desenvolvimento. A gravidez em uma cadela, no entanto, estimula os vermes juvenis a migrar e, então, infectam os embriões no útero. Os filhotes nascem, portanto, infestados com vermes. Esses ascarídeos também sobrevivem em seres humanos, porém não completam seu desenvolvimento, levando a uma condição ocasionalmente séria em crianças conhecida como *larva migrans visceral*. Esse é um ótimo motivo para que donos de animais de estimação pratiquem o descarte imediato e higiênico de excrementos caninos!

Ancilóstomos

A espécie mais comum é o *Necator americanus* (L. *necator*, matador), cujas fêmeas chegam até 11 mm de comprimento. Os machos podem alcançar 9 mm de comprimento. As grandes placas nas suas bocas (Figura 18.6) cortam a mucosa intestinal do hospedeiro, de onde eles sugam sangue e o bombeiam para o intestino, realizando digestão parcial do sangue e absorvendo os nutrientes. Eles sugam muito mais sangue do que precisam; portanto, infestações sérias causam anemia nos pacientes. A ancilostomose em crianças pode causar retardamento do desenvolvimento mental e físico, bem como esgotamento de energia.

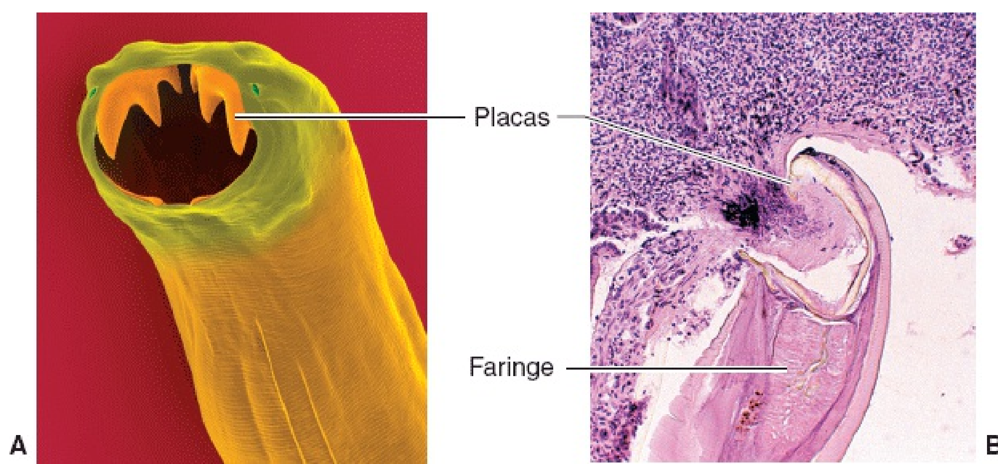


Figura 18.6 A. Boca de um ancilóstomo mostrando as placas cortantes. **B.** Seção da região anterior do ancilóstomo aderido ao intestino de um cão. Note que as placas cortantes retiram pedaços da mucosa de onde a forte faringe muscular suga o sangue. Glândulas esofágicas secretam anticoagulante para evitar que o sangue do hospedeiro coagule.

Os ovos saem com as fezes, e os juvenis eclodem no solo, onde se alimentam de bactérias (Figura 18.7). Quando a pele humana entra em contato com solo infectado, os juvenis penetram na pele e atingem o sangue, de onde então chegam aos pulmões e, finalmente, ao intestino de maneira similar a *Ascaris*.

Verme da triquinose

Trichinella spiralis (Gr. *trichinos*, pelos, + -*ella*, diminutivo) é uma de várias espécies de pequenos nematódeos responsáveis pela doença potencialmente letal da triquinose. Os vermes adultos penetram na mucosa do intestino delgado, onde as fêmeas produzem jovens vivos. Os juvenis penetram nos vasos sanguíneos e são carregados para todo o corpo, podendo ser encontrados praticamente em qualquer tecido ou espaço corporal. Finalmente, eles penetram em células de músculo esquelético, tornando-se um dos maiores parasitos intracelulares conhecidos. Os juvenis causam incrível redirecionamento de expressão gênica na célula do seu hospedeiro, que perde as estrias e torna-se uma **célula nutridora**, provendo nutrientes para o verme (Figura 18.8). Quando alimentos crus ou malcozidos que contêm juvenis encistados são ingeridos, os vermes são liberados para o intestino, onde maturam.

Trichinella spp. pode infectar uma grande variedade de mamíferos, além dos seres humanos, que incluem porcos, cães, ratos e gatos. Os porcos infectam-se ao comerem lixo contendo restos de carne suína com juvenis, ou ao comerem ratos infectados. Além de *T. spiralis*, sabemos que existem quatro outras espécies-irmãs no gênero. Elas diferem em distribuição geográfica, capacidade de infectar diferentes espécies de hospedeiros e resistência ao congelamento.

Infecções fortes podem causar a morte, porém infecções mais leves são comuns – cerca de 10 casos são descobertos anualmente nos EUA, porém a infecção ainda é comum em outras partes do mundo.

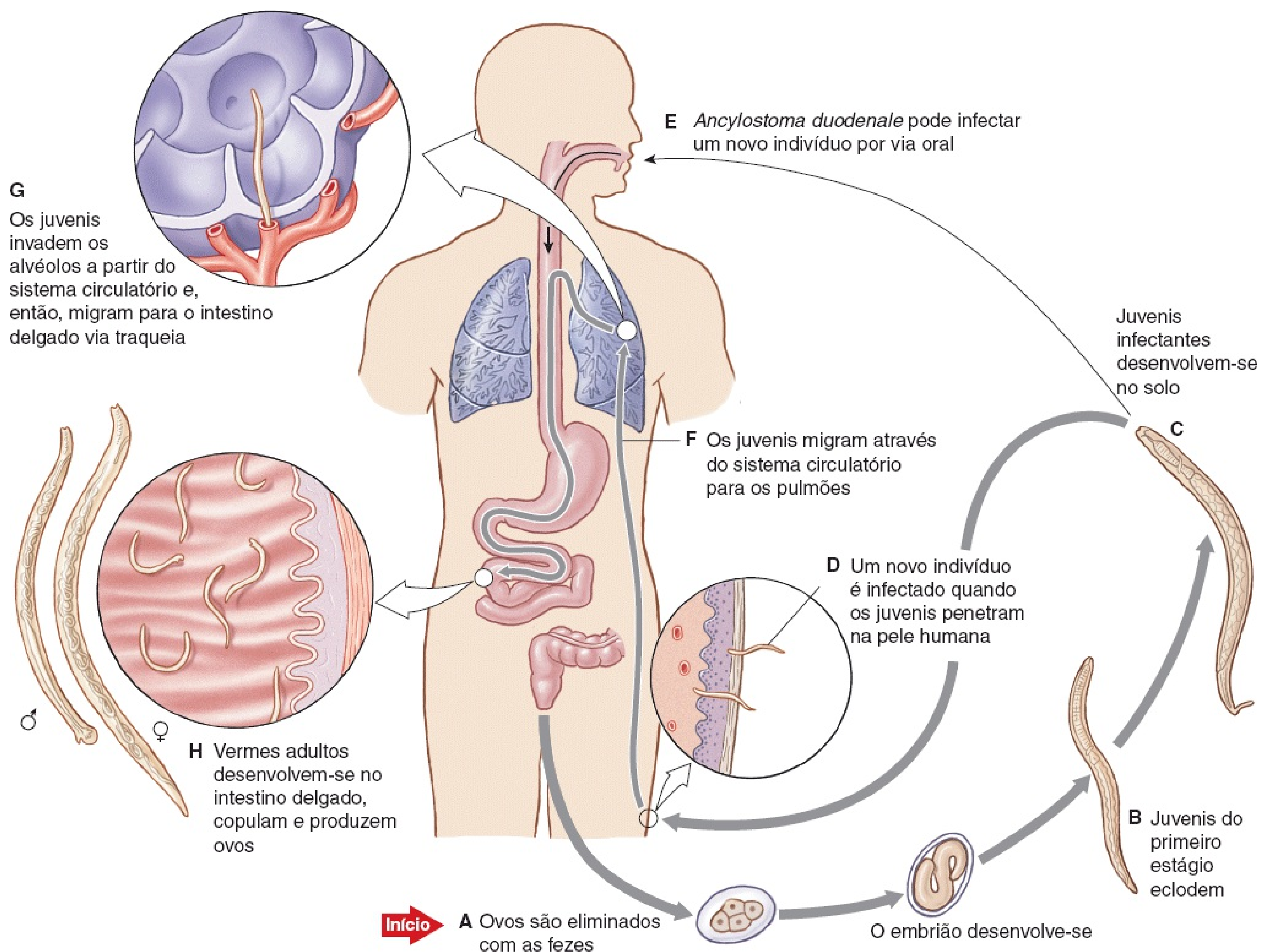


Figura 18.7 Ciclo de vida dos ancilóstomos: um embrião ainda dentro da casca do ovo se desenvolve e torna-se um juvenil de primeiro estágio, que é seguido de duas mudas. O juvenil de terceiro estágio resultante entra em estado de desenvolvimento suspenso até encontrar um novo hospedeiro (**A** a **C**). A infecção humana pode ocorrer pela boca (**D**) ou pele (**E**). Os juvenis migram pelo sistema circulatório até os pulmões (**F**), entram nos alvéolos (**G**) e, então, alcançam o intestino, onde copulam (**H**).
Desenho de William Ober e Claire Garrison.



Figura 18.8 Músculo infectado com verme da triquinose *Trichinella spiralis*. Os juvenis ficam dentro das células musculares que os vermes induziram a se transformar em células nutridoras (comumente chamados de cistos). Uma reação inflamatória ocorre ao redor das células nutridoras. Os juvenis podem viver de 10 a 20 anos, e as células nutridoras podem finalmente calcificar.

O verme-da-guiné (*dracunculíase*) é um parasita nematódeo dos mamíferos. Ele tem estágio larval em um copépode (um artrópode aquático) e estágio adulto em um mamífero. Os hospedeiros mamíferos, como humanos, cachorros, gatos e cavalos, são infectados ao beberem água que contenha copépodes parasitados. Os vermes copulam nos mamíferos e, então, as fêmeas grávidas, com até um metro de comprimento, emergem das bolhas. Quando as dolorosas bolhas são banhadas, as larvas são liberadas na água. O acesso à água potável impede a infecção humana, tornando possível a erradicação do verme. No entanto, guerras e turbulência social prejudicam os programas de saúde pública – 96% dos 521 novos casos em 2012 ocorreram no sul do Sudão.

Oxiúros

Os oxiúros, *Enterobius vermicularis* (Gr. *enteron*, intestino, + *bios*, vida), causam sintomas relativamente pouco sérios, porém são os nematódeos mais comuns nos EUA, atingindo estimados 30% de todas as crianças e 16% de adultos. Os parasitos adultos (Figura 18.9) vivem no intestino grosso e no ceco intestinal. As fêmeas, de até 12 mm em comprimento, migram para a região anal, durante a noite, para botar ovos (Figura 18.9). O ato de coçar a região contamina as mãos e roupas de cama. Os ovos desenvolvem-se rapidamente e tornam-se infectantes em 6 h, quando mantidos à temperatura do corpo. Quando engolidos, eles eclodem no duodeno, e os vermes maturam no intestino grosso.

A diagnose da maior parte dos vermes cilíndricos é geralmente feita a partir do exame de pequenos pedaços de fezes sob o microscópio procurando por ovos característicos. No entanto, os ovos de oxiúros não são encontrados nas fezes, pois as fêmeas depositam os ovos na pele ao redor do ânus. O método da “fita adesiva” é o mais eficiente. O lado colante da fita de celulose é aplicado ao redor do ânus para coletar os ovos, a fita é depois colocada em uma lâmina de vidro e examinada sob microscópio. Muitos fármacos são efetivos contra esses parasitos, porém todos os membros de uma família devem ser tratados ao mesmo tempo, pois os vermes se dispersam facilmente em uma casa.

Vermes filarióideos

Ao menos oito espécies de nematódeos filarióideos infectam os seres humanos, e alguns desses são causadores de doenças graves. Cerca de 120 milhões de pessoas em países tropicais estão infectadas com *Wuchereria bancrofti* (nome em homenagem a Otto Wucherer) ou *Brugia malayi* (nomeada em homenagem a S. L. Brug), o que coloca essas espécies entre os grandes flagelos da humanidade. Esses vermes vivem no sistema linfático, e as fêmeas podem atingir 10 cm de comprimento. Os sintomas da doença estão associados a inflamação e obstrução do sistema linfático. As fêmeas liberam pequenos juvenis

vivos denominados **microfilárias** (Figura 18.10) no sangue e vias linfáticas. Conforme se alimentam, os mosquitos ingerem microfilárias, que se desenvolvem dentro dos mosquitos até o estágio infectante. Os vermes então escapam dos mosquitos quando estes se alimentam novamente em um ser humano e penetram na ferida provocada pela picada do mosquito.

As dramáticas manifestações da elefantíase ocorrem, ocasionalmente, após exposição longa e repetida à reinfecção. Tal condição é caracterizada por um crescimento excessivo de tecido conjuntivo e grande inchaço das partes afetadas, como o escroto, braços, pernas e, mais raramente, a vulva e os seios (Figura 18.11).

Os pequenos juvenis, denominados microfilárias, são ingeridos com a refeição de sangue dos mosquitos, onde se desenvolvem até o estágio infectante e são transmitidos para um novo hospedeiro.



Figura 18.9 Oxiúros, *Enterobius vermicularis*. **A.** Fêmea proveniente do intestino grosso humano (levemente achatada em preparação), vista com aumento de cerca de 20 vezes. **B.** Grupo de ovos de oxiúros, que são geralmente liberados durante a noite ao redor do ânus do hospedeiro, que, ao se coçar durante o sono, contamina as unhas e roupas.

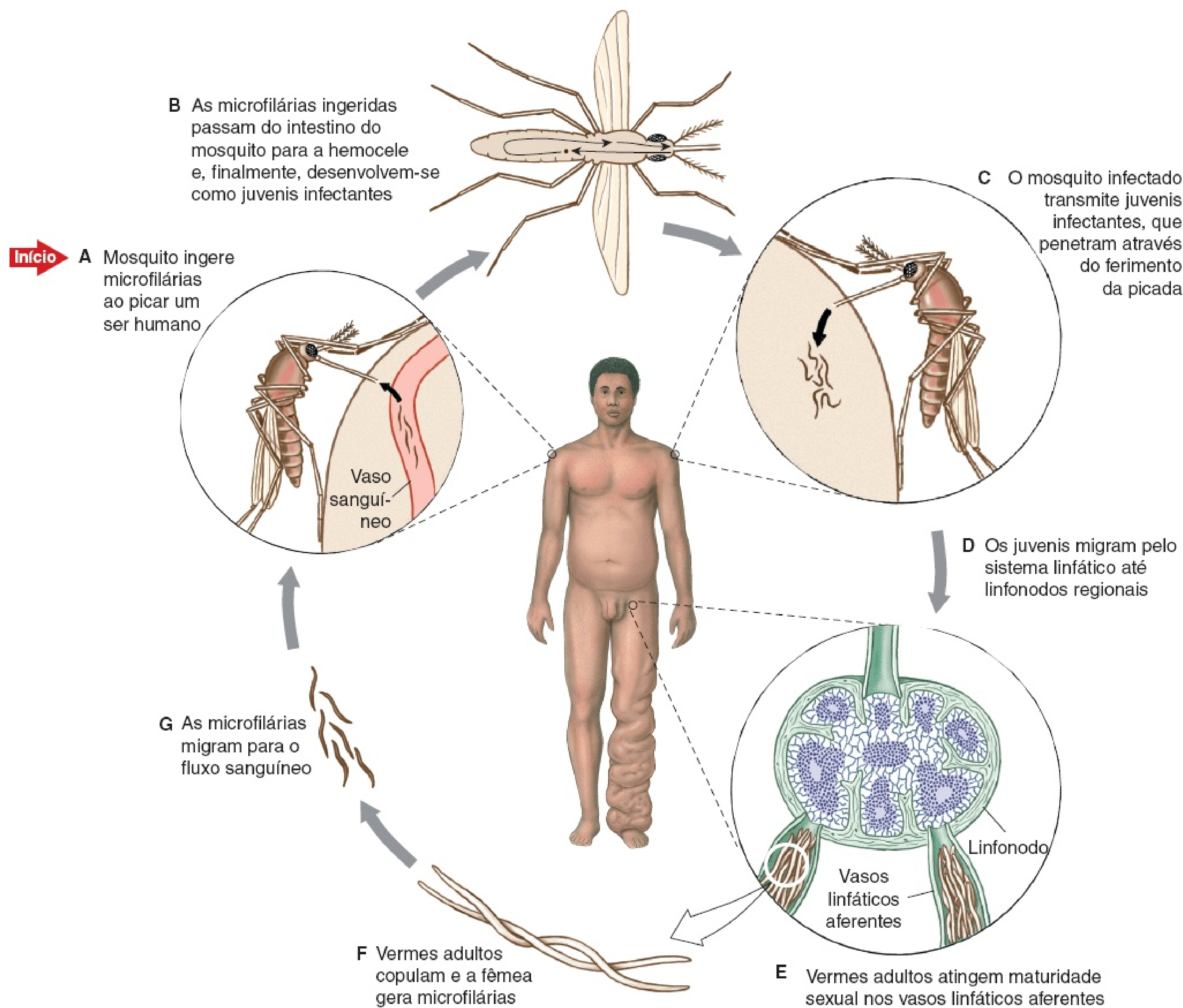


Figura 18.10 Ciclo de vida de *Wuchereria bancrofti*: mosquito ingere microfilárias, que penetram na sua parede intestinal e se desenvolvem em juvenis infectantes. Os juvenis escapam pela probóscide do mosquito quando o inseto está se alimentando e penetram na ferida (**A** a **C**). Juvenis migram para linfonodos regionais e se desenvolvem até a maturidade sexual em vasos linfáticos aferentes. Vermes adultos produzem microfilárias, que entram na circulação sanguínea (**D** a **G**).

Classificação do filo Nematoda

A classificação tradicional é baseada no trabalho de Kampfer *et al*.

Classe Secernentea (= Phasmida). Anfídeos ventralmente espiralados, ou derivados de tal forma; três glândulas esofágicas; alguns com fasmídeos; formas de vida livre ou parasito. Exemplos: *Caenorhabditis, Ascaris, Enterobius, Necator, Wuchereria*.

Classe Adenophorea (= Aphasmida). Anfídeos geralmente bem desenvolvidos, saculares; cinco ou mais glândulas esofágicas; fasmídeos ausentes; sistema excretor sem canais laterais, formados de uma única célula ventral glandular, ou completamente ausente; maioria de vida livre, porém inclui alguns parasitos. Exemplos: *Dioctophyme, Trichinella, Trichuris.*

A classificação dos nematódeos é mais satisfatória no nível de ordem e superfamília; a divisão em classes está baseada em características que não são

evidentes e são difíceis de serem reconhecidas por iniciantes. Existem discussões sobre a monofilia dos nematódeos (Adamson),[1] porém estudos moleculares apoiam as classes tradicionais (Kampfer).[2] Uma filogenia molecular recente divide os nematódeos em 12 clados.[3]

---

[1] Adamson, M. 1987. Can. J. Zool. **65:**1478–1482.

[2] Kampfer, S., et al. 1998. Invert. Biol. **117:**29–36.

[3] Holterman, T., et al. 2006. Mol. Biol. Evol. **23:**1792–1800.



Figura 18.11 Elefantíase de perna causada por vermes filarióideos adultos de *Wuchereria bancrofti*, que vivem em vias linfáticas e bloqueiam o fluxo de linfa.

Um outro verme filarióideo causa a cegueira dos rios (oncocercose) e é transmitido pelas moscas-negras. Afeta mais de 37 milhões de pessoas em partes da África, Arábia, América Central e América do Sul.

O verme filarióideo mais comum nos EUA é, provavelmente, o verme da dirofilariose *Dirofilaria immitis* (Figura 18.12). Transmitidos por mosquitos, esses vermes podem infectar canídeos, gatos, furões, leões-marinhos e, ocasionalmente, seres humanos. Ao longo dos estados da costa atlântica e do golfo nos EUA, e em direção norte ao longo do Rio Mississippi, através dos estados do meio-oeste, a prevalência em cães é de até 45%. Ocorrem em outros estados com menor prevalência. Esse verme causa uma séria doença em cães, e nenhum dono de cão responsável pode se esquecer de administrar a pílula contra a dirofilariose para cães durante a temporada de mosquitos.

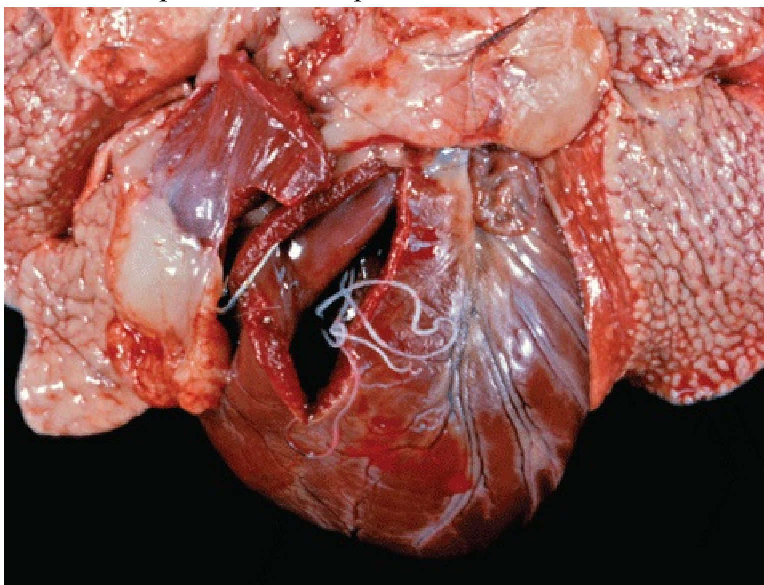


Figura 18.12 Vermes da dirofilariose, *Dirofilaria immitis*, parcialmente visíveis, estendendo-se de um coração de cachorro.

FILO NEMATOMORPHA

O nome popular para os Nematomorpha (Gr. *nema, nematos*, fio, + *morphē*, forma) nos EUA é "vermes pelo-de-cavalo", baseado na velha superstição de que os vermes surgem de pelos de cavalos que caem na água. Os vermes realmente se assemelham a pelos da cauda de um cavalo. Foram por muito tempo incluídos dentro de Nematoda, pois ambos os grupos compartilham a estrutura da cutícula, a presença de cordões epidérmicos, somente músculos longitudinais e o padrão do sistema nervoso. São atualmente classificados como táxon-irmão dos nematódeos.

Cerca de 320 espécies de nematomorfos foram descritas. De distribuição mundial, são de vida livre na fase adulta e parasitos de artrópodes na fase juvenil. Os adultos vivem em quase qualquer lugar úmido ou molhado, se houver disponibilidade de oxigênio.

Forma e função

Os nematomorfos são extremamente longos e finos, de corpo cilíndrico. Têm geralmente de 0,5 a 3 mm de diâmetro, porém podem chegar a 1 m de comprimento. Sua região anterior é geralmente arredondada, e sua região posterior é arredondada ou apresenta três lobos caudais (Figura 18.13).

A parede do corpo é bastante semelhante à dos nematódeos: cutícula secretada, hipoderme e musculatura exclusivamente composta de **músculos longitudinais**.

O sistema digestivo é vestigial. A faringe é um cordão sólido de células, e o intestino não se abre na cloaca. As formas larvais absorvem comida dos hospedeiros artrópodes através da parede do corpo. Pensava-se que os adultos vivessem apenas de reservas nutritivas, mas na verdade eles absorvem moléculas orgânicas através de seu intestino vestigial e parede do corpo de maneira semelhante aos juvenis.

Os sistemas circulatório, respiratório e excretor estão ausentes e, provavelmente, só existem no nível celular primário. No entanto, muito pouco se sabe sobre a fisiologia desses vermes. Existe um anel nervoso ao redor da faringe e um cordão nervoso medioventral.

Os ciclos de vida de nematomorfos são pouco conhecidos. No gênero cosmopolita *Gordius* (nomeado em homenagem ao antigo rei que amarrou um nó intrincado), os juvenis podem encistar na vegetação que pode ser comida por um gafanhoto ou outro artrópode. Os estágios larvais de gordiídeos também apresentam ganchos e estiletes que podem ser utilizados para penetrar em um hospedeiro, talvez pelo tegumento ou pela superfície do intestino. Em outros casos, o gordiídeo pode infectar o hospedeiro quando este bebe água. As larvas encistam no hospedeiro; em alguns casos, o desenvolvimento aparentemente só continua quando o primeiro hospedeiro é comido por um segundo hospedeiro. No nematomorfo marinho *Nectonema* (Gr. *nektos*, natante, + *nema*, fio), os juvenis ocorrem em ermitões e outros caranguejos.

Depois de vários meses na hemocele (Capítulo 31) de um hospedeiro artrópode, os juvenis completam uma única muda e emergem na água como adultos maduros. Se o hospedeiro for um inseto terrestre, o parasito de alguma maneira estimula o hospedeiro a procurar água. Os vermes não emergem dos hospedeiros sem água por perto.

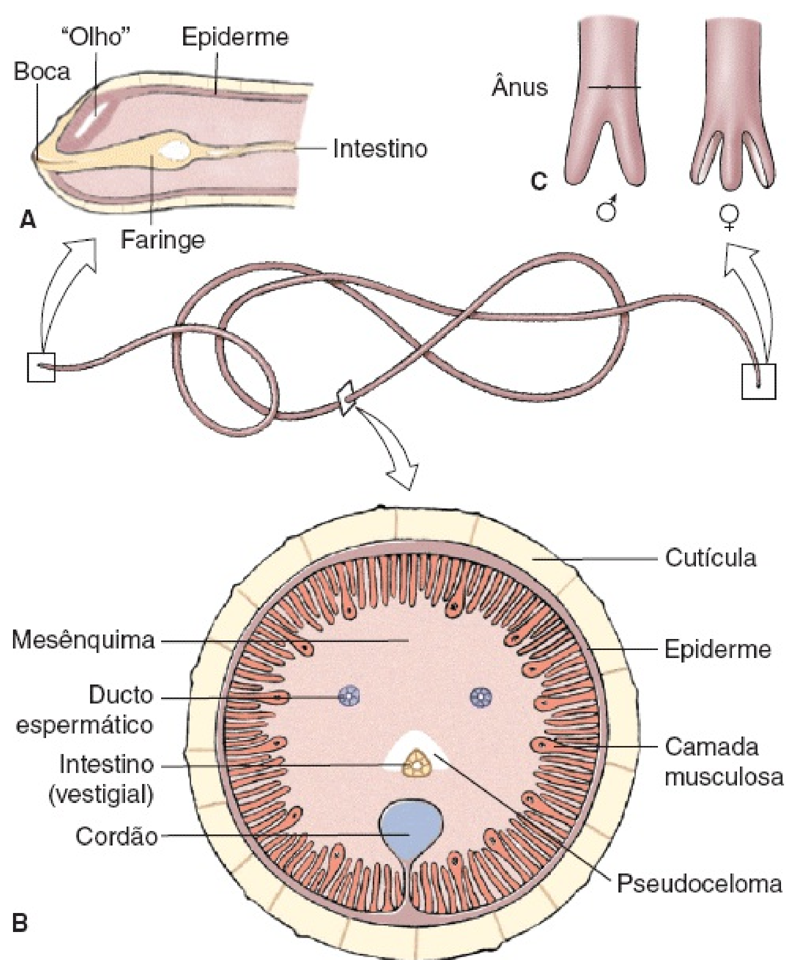




Figura 18.13 Estrutura de *Paragordius*, um nematomorfo. **A.** Seção longitudinal na região anterior. **B.** Seção transversa. **C.** A região posterior de vermes machos e fêmeas. Os nematomorfos são muito longos e muito finos. Sua faringe é, geralmente, um cordão sólido de células e parece não ser funcional. *Paragordius*, cuja faringe se abre para o intestino, é incomum em relação a isso e também por possuir um órgão fotossensível ("olho"). **D.** *Paragordius tricuspidatus* emerge do corpo de um grilo europeu, *Nemobius sylvestris*.

Os nematomorfos são dioicos. Os adultos agitam-se lentamente na água, e os machos geralmente são mais ativos que as fêmeas. Em ambos os sexos, as gônadas esvaziam-se na cloaca por meio de gonodutos. As fêmeas depositam seus ovos na água em forma de longas linhas.

FILO LORICIFERA

Loricifera (L. *lorica*, corselete, + Gr. *phora*, portador) foi identificado em 1983 e agora tem somente 11 espécies descritas e cerca de 80 não descritas. Os pequeninos animais (que variam de 0,1 a 0,5 mm de comprimento) apresentam uma casca externa protetora (lorica) e vivem em espaços entre os grãos de cascalho marinho, aos quais eles se prendem fortemente. Apesar de terem sido descritos originalmente a partir de espécimes coletados na costa da França, eles estão mundialmente distribuídos. A maioria das espécies foi encontrada em sedimentos marinhos grossos a profundidades de 300 a 450 m, porém uma espécie foi recentemente coletada a 8.000 m.

Forma e função

O corpo de um loricífero apresenta cinco regiões: o cone bucal, a cabeça ou introverte, o pescoço, o tórax e o abdome. Existem nove círculos de escálides na introverte. As escálides são espinhos curvos e têm funções locomotora e sensorial. A cobertura do abdome, a lorica, pode apresentar placas cuticulares grossas ou ser finas e dobráveis. Toda a região anterior do corpo pode ser retraída para dentro da lorica (Figura 18.14). Sua dieta é desconhecida, porém a especulação é que se alimentem de bactérias. O cérebro ocupa quase toda a região da cabeça, e espinhos orais são inervados por neurônios do cérebro e outros gânglios. A cavidade corpórea foi descrita como pseudocelômica em algumas espécies, porém outras espécies são consideradas acelomadas.

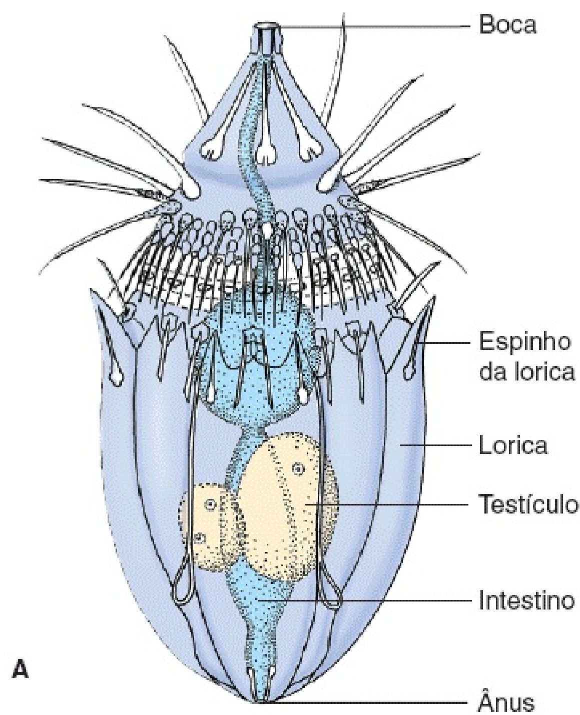
Os loricíferos são dioicos, com dimorfismo sexual. A copulação ocorre, porém os ciclos de vida não são bem conhecidos. Existe uma fase larval distinta denominada larva de Higgins. Três espécies do gênero *Rugiloricus* têm ciclos de

vida que diferem no número de estágios larvais. Em uma espécie, a larva de Higgins muda para um adulto; em outra, a larva de Higgins muda para um segundo estágio, que então muda para um adulto; e, em uma terceira espécie, o ciclo de vida é mais complexo, já que, após a larva de Higgins, vêm estágios partenogenéticos. As próprias larvas de Higgins também diferem em forma, sendo as larvas bentônicas providas de dedos e as larvas pelágicas desprovidas de dedos.

FILO KINORHYNCHA

Os quinorrincos (Gr. *kinein*, mover, + *rhynchos*, bico) são vermes marinhos pouco maiores que rotíferos e gastrótricos, porém em geral não ultrapassam 1 mm de comprimento. Esse filo também foi chamado de Echinodera, que significa pescoço espinhoso. Cerca de 179 espécies foram descritas até hoje.

Os quinorrincos são cosmopolitas que vivem de um polo a outro, desde as áreas entremarés até 8.000 m de profundidade. A maioria vive em lodo ou lodo arenoso, porém alguns já foram encontrados no suporte de fixação de algas, esponjas e outros invertebrados.



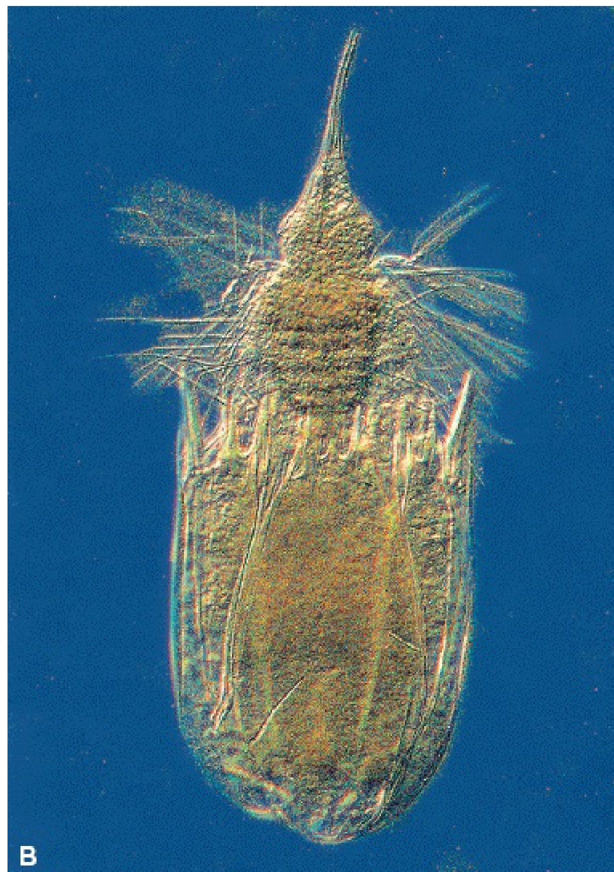


Figura 18.14 A. Vista dorsal de um loricífero adulto, *Nanaloricus mysticus*, mostrando as características internas. **B.** O animal vivo, 0,3 mm.

Forma e função

O corpo dos quinorrincos é dividido em regiões: cabeça, pescoço e tronco. O tronco tem 11 segmentos, marcados externamente por espinhos e placas cuticulares (Figura 18.15). A cabeça retrátil, muitas vezes chamada de introverte, tem de cinco a sete círculos de espinhos com uma pequena probóscide retrátil. Os espinhos, denominados escálides, funcionam para locomoção, quimiorrecepção e mecanorrecepção. Cada um contém 10 ou menos células sensoriais monociliadas. O corpo é achatado ventralmente e arqueado dorsalmente. A parede do corpo é composta de uma cutícula quitinosa, uma epiderme celular e cordões epidérmicos longitudinais, semelhantes aos dos nematódeos. A organização dos músculos está correlacionada com os segmentos, e, diferentemente dos nematódeos, os quinorrincos apresentam bandas musculares

longitudinais, circulares e diagonais.

O quinorrinco não nada. No silte e lodo, onde geralmente vive, ele se enterra ao estender a cabeça para dentro da argila, ao mesmo tempo ancorando com seus espinhos. A extensão da cabeça ocorre quando os músculos do tronco aumentam a pressão hidrostática no pequeno volume de fluido pseudocelômico. Após se estender, ele puxa o corpo para frente até a cabeça estar retraída dentro do corpo. Quando perturbado, o quinorrinco puxa a cabeça para dentro e a protege com um aparato de fechamento formado por placas cuticulares do pescoço, ou do pescoço e do tronco.

Seu sistema digestivo é completo, com boca no final de uma probóscide, seguida de faringe, esôfago, um intestino médio não ciliado e um intestino posterior revestido por cutícula, assim como o ânus. Os quinorrincos alimentam-se de diatomáceas ou digerem material orgânico da superfície de partículas de lodo através das quais eles se enterram.

O pseudoceloma é repleto de amebócitos e órgãos, restando pouco espaço para o fluido. Seu sistema excretor é composto de um protonefrídio multinucleado, do tipo solenócito (ver Capítulo 15), localizado em cada lado do intestino, entre o oitavo segmento e o nono.

O sistema nervoso está em contato com a epiderme, com um cérebro multilobado que envolve a faringe, e com um cordão nervoso ganglionar ventral que se estende através de todo o corpo. Os órgãos sensoriais são representados por cerdas sensoriais e ocelos em algumas espécies.

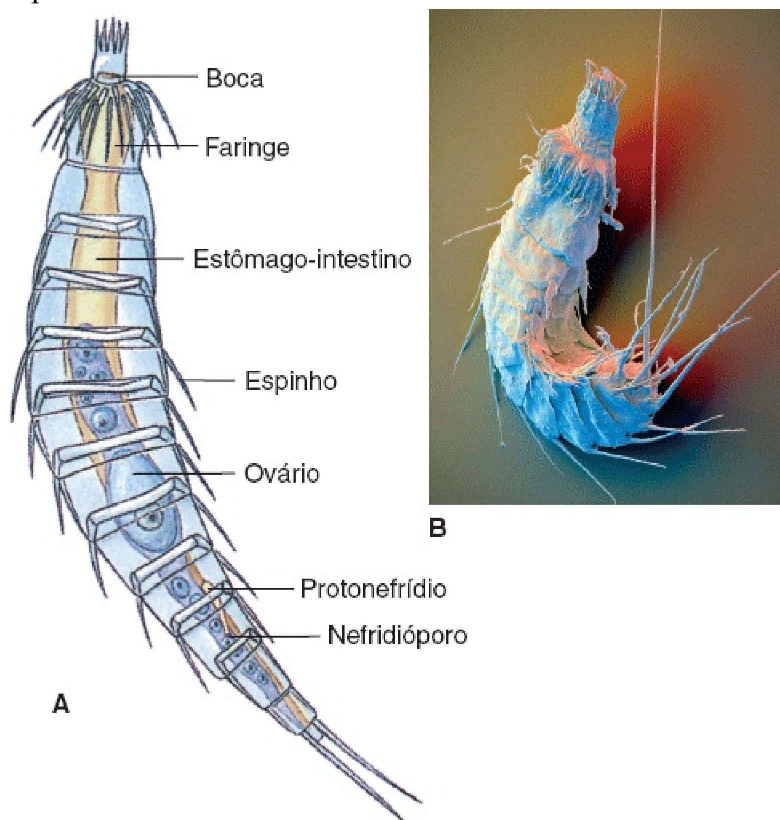


Figura 18.15 A. *Echinoderes*, um quinorrinco, é um pequeno verme marinho. A segmentação é superficial. A cabeça, com o círculo de espinhos, é retrátil. **B.** Micrografia eletrônica de varredura (MEV) colorida do quinorrinco *Antigomonas* sp.

Têm sexos separados, com gônadas e gonodutos pareados. Existe uma série de cerca de seis estágios juvenis e um adulto definitivo que não faz muda. Não foi descrito nenhum tipo de reprodução assexuada.

FILO PRIAPULIDA

Os Priapulida (Gr. *priapos*, falo, + *ida*, sufixo plural) são um pequeno grupo (apenas 16 espécies) de vermes marinhos encontrados majoritariamente em águas frias de ambos os hemisférios. Foram registrados, ao longo da costa atlântica, desde Massachusetts até a Groenlândia e, ao longo da costa pacífica, desde a Califórnia até o Alasca. Habitam a argila e a areia no fundo oceânico e estendem-se desde a zona entremarés até profundezas de milhares de metros. *Tubiluchus* (L. *tubulus*, diminutivo de *tubus*, cano d'água) é um pequeno verme detritívoro adaptado à vida intersticial em sedimentos coralinos de água morna. *Maccabeus* (nome dado em homenagem ao patriota judeu que morreu em 160 a.C.) é um pequeno verme tubícola descoberto em substratos argilosos do Mediterrâneo.

Forma e função

Os priapulídeos têm corpos cilíndricos, a maioria com menos de 12 a 15 cm de comprimento, porém *Halicryptus higginsi* pode atingir 39 cm de comprimento. A maioria é de animais predadores e escavadores que se alimentam de invertebrados de corpo mole, como vermes poliquetas (Capítulo 17). Eles geralmente se orientam verticalmente no lodo com sua boca na superfície. No entanto, *Tubiluchus* se alimenta de detritos orgânicos nos sedimentos dos arredores de recifes de corais. São adaptados para se enterrar por meio de contrações do corpo.

O corpo apresenta uma introverte, um tronco e, geralmente, um ou dois apêndices caudais (Figura 18.16). Sua introverte retrátil é ornamentada com papilas e termina em fileiras de escálides que circundam a boca. A extensão da introverte ocorre à medida que os músculos circulares aumentam a pressão hidrostática na cavidade interna, repleta de fluido. A derivação da cavidade ainda não está clara. A faringe protrátil é utilizada para capturar presas pequenas e de corpo mole. *Maccabeus* tem uma coroa de tentáculos branquiais ao redor da boca.

O tronco não é metamérico, porém é superficialmente dividido em 30 a 100 anéis, e recoberto de tubérculos e espinhos. Os tubérculos têm, provavelmente, uma função sensorial. O ânus e o poro urogenital estão localizados na extremidade posterior do tronco. Os apêndices caudais são caules ocos e acredita-se que tenham função respiratória e, provavelmente, quimiorreceptora. Uma cutícula quitinosa, que muda periodicamente ao longo da vida, recobre o corpo.

Seu sistema digestivo consiste em uma faringe musculosa, um intestino linear e um reto (Figura 18.16). Um cordão nervoso localiza-se ao redor da faringe e dá origem a um cordão medioventral. Os amebócitos habitam os fluidos da cavidade corporal, e, ao menos em algumas espécies, existem corpúsculos que contêm um pigmento respiratório denominado hemeritrina.

Os sexos são separados, porém machos de *Maccabeus* nunca foram encontrados. Os órgãos urogenitais pareados contêm, cada um, uma gônada e grupos de solenócitos, ambos conectados a um túbulo protonefridial, que carrega para fora do corpo gametas e produtos excretados. A fertilização é externa. A embriologia é pouco conhecida. Em *Meiopriapulus*, o desenvolvimento é direto, e as fêmeas incubam seus embriões em desenvolvimento. Na maior parte das espécies, o zigoto parece sofrer clivagem radial e desenvolve uma larva loricada. As larvas de *Priapulus* enterram-se no lodo e tornam-se detritívoras.

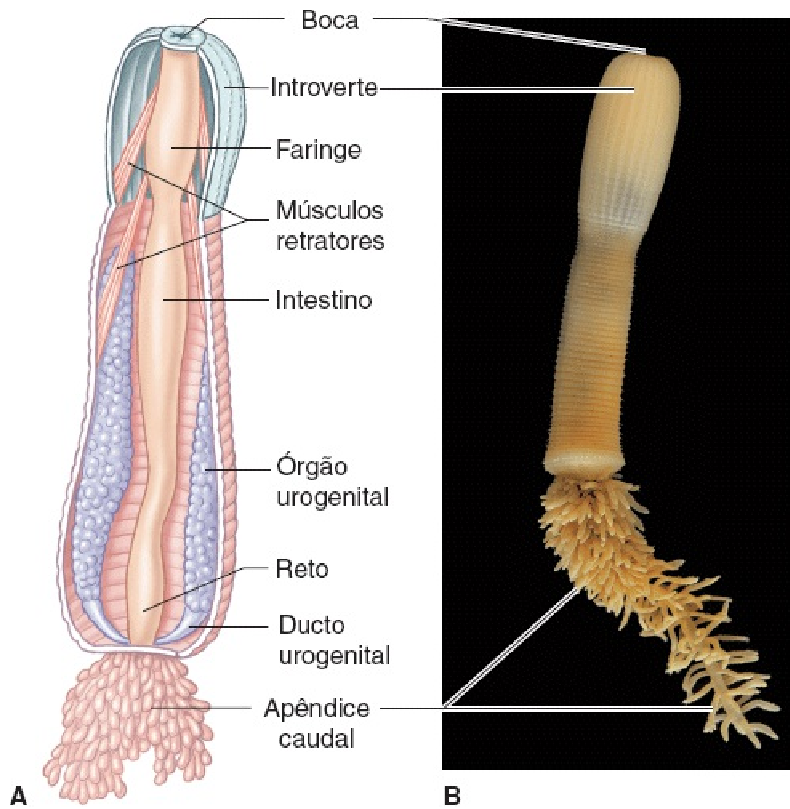


Figura 18.16 A. As principais estruturas internas de *Priapulus*. **B.** *Priapulus caudatus* de Lurefjord, Noruega.

CLADO PANARTHROPODA

O Panarthropoda contém Arthropoda e dois outros filos aparentados, Onychophora e Tardigrada. Nesses táxons, o celoma é

reduzido e uma hemocele se desenvolve. Nos onicóforos e artrópodes, um celoma desenvolve-se por esquizocelia, porém a formação do celoma foi descrita como enterocélica nos tardígrados. Em todos os três filos, a cavidade celômica principal funde-se com a blastocele para formar uma nova cavidade, denominada **hemocele** ou mixocele. A hemocele é revestida por matriz extracelular, e não pelo peritônio de mesoderma que originalmente revestia o celoma. O sangue do sistema circulatório aberto penetra na hemocele e circunda os órgãos internos. Um coração muscular está presente, porém os vasos sanguíneos tubulares ocorrem apenas em uma parte do corpo; o sangue entra e sai da hemocele através de vasos sanguíneos. Pode haver pequenas cavidades celômicas circundando alguns órgãos e outras partes do corpo.

FILO ONYCHOPHORA

Os membros do filo Onychophora (Gr. *onyx*, garra, + *pherein*, portar) são comumente denominados "vermes-aveludados" e "vermes-caminhantes". Existem cerca de 70 espécies desses animais semelhantes a lagartas, que variam de 0,5 cm até 15 cm de comprimento. Eles habitam florestas ombrófilas e outros *habitats* úmidos e ricos em folhiço em regiões tropicais e subtropicais, e algumas regiões temperadas do Hemisfério Sul. A maioria dos onicóforos é predadora e eles alimentam-se de lagartas, insetos, lesmas e vermes. Alguns onicóforos vivem em cupinzeiros e alimentam-se de cupins.

O registro fóssil indica que sofreram poucas modificações no decorrer de sua história de 500 milhões de anos. Uma forma fóssil, *Aysheaia* (ver Figura 6.9, no Capítulo 6), descoberta em depósitos de Burgess Shale, na Colúmbia Britânica, Canadá, datando do Cambriano Médio, é bastante semelhante aos onicóforos modernos. Os onicóforos já foram provavelmente muito mais comuns em algum momento do que o são hoje. Atualmente, são terrestres e extremamente reclusos, sendo ativos apenas durante a noite e quando a umidade do ar está próxima da saturação.

Forma e função

Características externas. Os onicóforos são aproximadamente cilíndricos e não mostram nenhuma segmentação externa, exceto pelos apêndices pareados (Figura 18.17). O tegumento é mole, aveludado e revestido de uma cutícula fina e flexível que contém proteínas e quitina. Na estrutura e composição química, a cutícula é semelhante à dos artrópodes; no entanto, nunca endurece como a cutícula daqueles; e a muda não ocorre de uma vez, mas por partes. O corpo é recoberto por pequenos **tubérculos**, alguns com cerdas sensoriais. A cor pode ser verde, azul, laranja, cinza-escuro ou preta, e as pequenas escamas nos tubérculos dão ao corpo uma aparência aveludada e iridescente. A cabeça é provida de um par de **antenas** grandes, cada uma com um olho na base, semelhante à dos anelídeos. A boca ventral tem um par de **mandíbulas** semelhantes a garras e flanqueadas por um par de **papilas orais**, que podem expelir uma secreção viscosa de defesa (Figura 18.17).

Seus 14 a 43 pares de **pernas não articuladas** são curtas, atarracadas e com garras. Os onicóforos rastejam por meio de ondas de contração que se movimentam da região anterior à posterior. Quando uma região do corpo se estende, a perna levanta-se e move-se para frente. As pernas estão localizadas mais ventralmente do que nos parapódios dos anelídeos.

Características internas. A parede do corpo é musculosa como nos anelídeos. A cavidade corporal é a **hemocele**, imperfeitamente dividida em compartimentos, ou seios, de maneira semelhante à dos artrópodes (ver Capítulo 20). As **glândulas de muco** em cada lado da cavidade corporal abrem-se nas papilas orais. Quando perturbado por um predador, o animal pode lançar dois jatos de fluido adesivo dessas glândulas a uma distância de até 30 cm. De endurecimento rápido, esse adesivo pode envolver o pretendente a predador e segurá-lo firmemente, permitindo que o onicóforo o consuma.

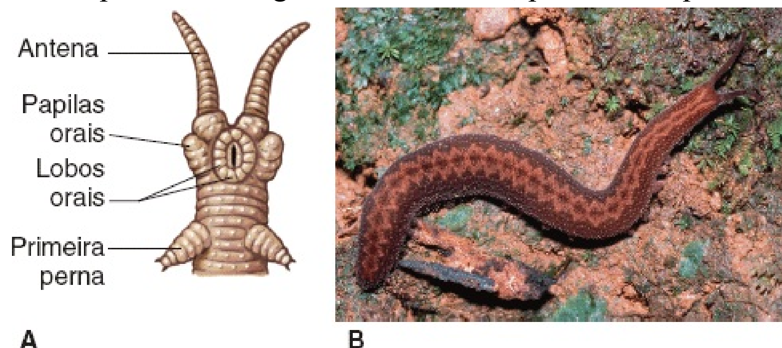


Figura 18.17 *Peripatus*, um onicóforo semelhante a uma lagarta com características comuns tanto aos anelídeos quanto aos artrópodes. **A.** Vista ventral da cabeça. **B.** Em seu *habitat* natural.

A boca, circundada por lobos de tegumento, contém um dente dorsal e um par de mandíbulas laterais para agarrar e cortar

a presa. Existe uma faringe musculosa e um trato digestivo linear (Figura 18.18).

Cada segmento corporal com pernas contém um par de **nefrídios**, cada nefrídio com uma vesícula, funil e ducto ciliados e nefridióporo, que se abre na base de uma perna. As células absortivas no intestino médio excretam ácido úrico cristalino, e certas células pericárdicas funcionam como nefrócitos, armazenando excreções retiradas do sangue.

Para a respiração existe um **sistema traqueal** (conjuntos de tubos internos ramificados que canalizam ar diretamente às células) que conecta todas as partes do corpo e se comunica com o exterior por muitas aberturas, ou **espiráculos**, espalhados pelo corpo. Os onicóforos não conseguem fechar seus espiráculos para impedir a perda de água; por isso, apesar de as traqueias serem eficientes, esses animais estão restritos a ambientes úmidos. Seu sistema traqueal é um pouco diferente do dos artrópodes (ver Capítulo 21), e possivelmente originou-se de maneira independente.

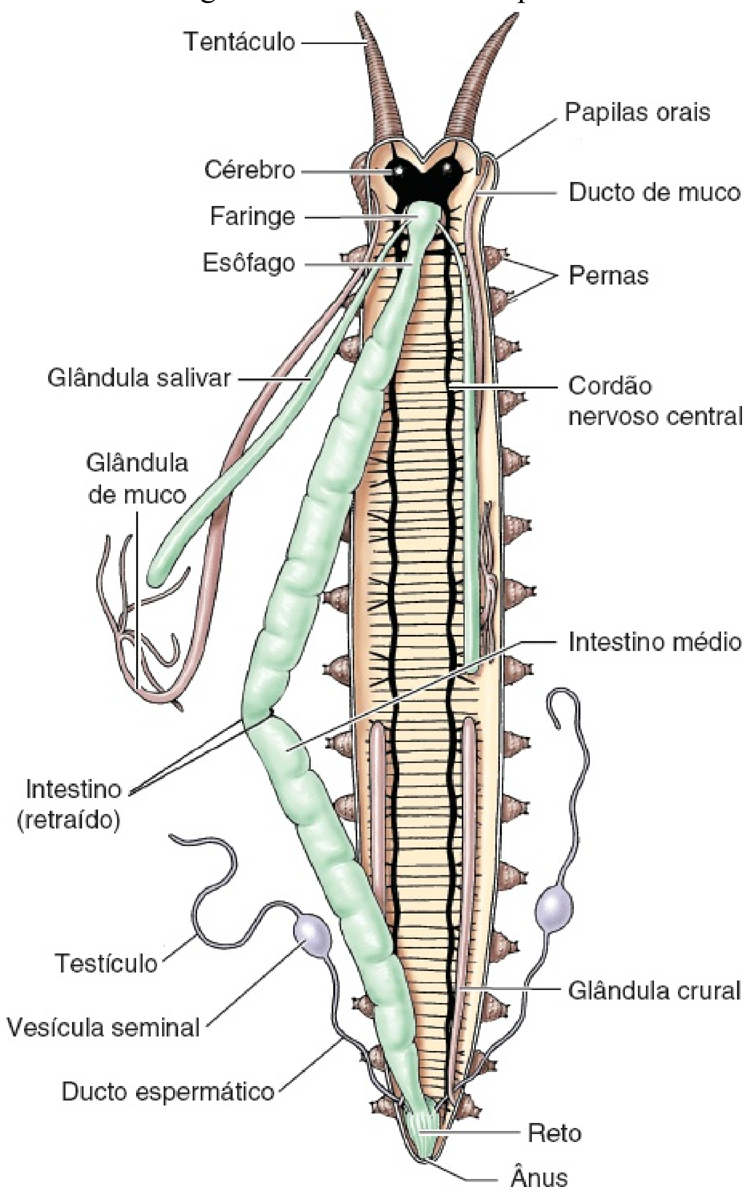


Figura 18.18 A anatomia interna de um onicóforo.

O sistema circulatório aberto apresenta, no seio pericárdico, um coração tubular dorsal com um par de óstios em cada segmento (ver Capítulo 31, para mais informações sobre sistemas circulatórios abertos).

O sistema nervoso dos onicóforos é organizado de maneira semelhante a uma escada, com cordões nervosos ventrais pareados ao longo do topo de cada fileira de pernas, conectados por comissuras dispostas paralelamente à largura do corpo (Figura 18.18). Os nervos das antenas (também chamadas de tentáculos) e da região da cabeça estendem-se do cérebro, e os nódulos ganglionares na base de cada perna fornecem nervos para elas e para a parede do corpo. Os órgãos sensoriais incluem um olho relativamente bem desenvolvido, espinhos palatais ao redor da boca, papilas táteis no tegumento e receptores higroscópicos que orientam o animal em direção à umidade. Apesar de assumirmos que esses animais apresentam um repertório comportamental limitado, trabalhos recentes demonstraram um comportamento social e a caça em grupo em uma espécie australiana.

Exceção feita à única espécie partenogenética conhecida, os onicóforos são dioicos, com órgãos reprodutivos pareados. Pouco se sabe sobre os costumes de acasalamento desses animais, porém, em algumas espécies, o útero é expandido como um receptáculo seminal, presumivelmente para a cópula. Em ao menos uma espécie, o macho deposita espermatóforos, aparentemente de maneira aleatória, no dorso da fêmea. As células sanguíneas brancas dissolvem o tegumento sob os espermatóforos. O esperma pode então entrar na cavidade corporal e migrar pelo sangue para os ovários, onde fertilizam os óvulos. Os onicóforos podem ser ovíparos, ovovivíparos ou vivíparos. Apenas dois gêneros australianos são ovíparos e depositam ovos com casca em lugares úmidos. Em todos os outros, os ovos desenvolvem-se no útero e os juvenis saem vivos do corpo da mãe. Em algumas espécies existe uma aderência placentária entre a mãe e o jovem (vivíparos); em outras, os jovens desenvolvem-se no útero sem aderência (ovovivíparos). As espécies não placentárias apresentam ovos, tipicamente, com bastante vitelo; o zigoto sofre clivagem superficial, de maneira semelhante à dos artrópodes. Quando pouco vitelo está disponível, a clivagem é completa.

FILO TARDIGRADA

O Tardigrada (do latin *tardus*, lento, + *gradus*, passo), ou "ursos-da-água, contém organismos diminutos, geralmente com menos de 1 mm em comprimento. A maioria das 900 espécies descritas é de forma terrestre que vive no filme de água acumulado em musgos, liquens ou solo úmido. Alguns vivem em algas de água doce, em musgos ou em sedimentos, e alguns são marinhos, em geral habitando os espaços intersticiais entre os grãos de areia, tanto em águas rasas como profundas. Eles compartilham muitas características com os artrópodes.

Têm um corpo alongado e cilíndrico, ou longo e oval, sem segmentos. A cabeça é meramente a região anterior do tronco. O tronco tem quatro pares de pernas curtas, atarracadas e não articuladas, cada uma armada com quatro a oito garras (Figura 18.19). Eles são recobertos por uma cutícula não quitinosa que muda juntamente com as garras e o aparato bucal 4 vezes ou mais durante sua história de vida. Alguns, como *Echiniscus* (Figura 18.19B), expelem fezes quando estão em muda, e deixam as fezes na cutícula descartada.

A boca dos tardígrados abre-se em um tubo bucal que se esvazia em uma faringe muscular adaptada para sugar (Figura 18.20). Dois estiletes aculiformes flanqueando o tubo bucal podem ser protraídos através da boca. Esses estiletes perfuram células animais ou vegetais, e a faringe suga os conteúdos líquidos. Alguns tardígrados sugam os conteúdos corporais de nematódeos, rotíferos e outros pequenos animais, enquanto outros são parasitos de animais maiores, como os pepinos-do-mar ou cracas. Na junção do intestino e do reto, três glândulas presumivelmente excretoras e denominadas em geral de túbulos de Malpighi, esvaziam-se no sistema digestivo. Os cílios estão ausentes.

A maior parte da cavidade corporal é uma hemocele, com seu celoma verdadeiro restrito à cavidade da gônada. Não existe um sistema circulatório nem respiratório, e as trocas gasosas ocorrem por difusão através da superfície do corpo.

O sistema muscular consiste em várias bandas de músculos longos, em geral com uma ou mais células musculares grandes em cada banda. Os músculos circulares estão ausentes, porém a pressão hidrostática do fluido corporal pode atuar como esqueleto. Sendo incapazes de nadar (com uma única exceção), os tardígrados arrastam-se de maneira peculiar, prendendo-se ao substrato com suas garras.

O cérebro é relativamente grande e ocupa a maior parte da superfície dorsal da faringe. As conexões circunfaríngeas ligam o cérebro ao gânglio subfaríngeo, de onde o cordão nervoso ventral duplo se estende posteriormente como uma corrente de quatro gânglios que parecem controlar os quatro pares de pernas. Os olhos, ocelos com pigmentação invertida, estão presentes.

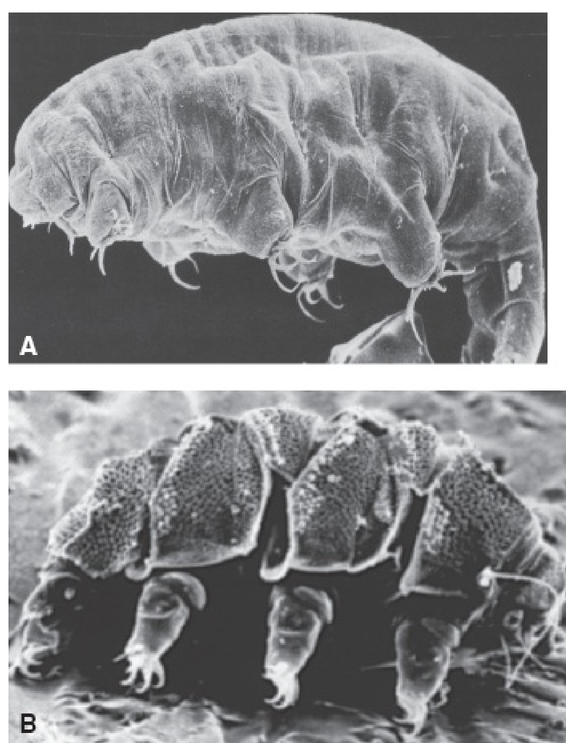


Figura 18.19 A. Micrografia eletrônica de varredura de um tardígrado aquático, *Pseudobiotus*. **B.** Micrografia eletrônica de varredura de *Echiniscus maucci*, que varia de 300 até 500 μm. Ele se prende a musgos ou plantas aquáticas com suas garras. Como ele não consegue nadar, então entra em um estado de animação suspensa durante o período seco.

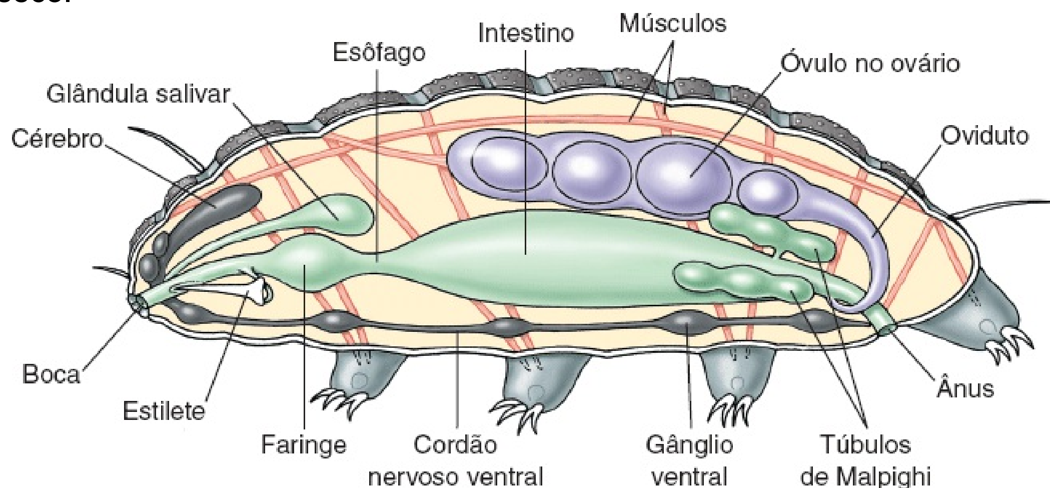


Figura 18.20 Anatomia interna de um tardígrado.

Nos tardígrados, os sexos são separados. Em algumas espécies de água doce e habitantes de musgo, os machos são desconhecidos e a partenogênese parece ser a regra. Algumas espécies têm também machos anões, porém, na maior parte dos estudos que incluíram machos e fêmeas, ambos parecem ocorrer com aproximadamente a mesma frequência. Em algumas espécies, o esperma é depositado diretamente no receptáculo seminal ou cloaca da fêmea; em outras, é injetado na cavidade corporal após perfurar a cutícula. Os ovos de algumas espécies são bastante ornamentados (Figura 18.21). A postura de ovos, assim como a defecação, parece ocorrer no momento da muda, quando o volume do fluido celômico é reduzido. As fêmeas de algumas espécies cimentam seus ovos a um objeto submerso, enquanto outras os põem na cutícula descartada (Figura 18.22). Em alguns casos, a fertilização é indireta e os machos aglomeram-se ao redor da cutícula descartada e injetam seu esperma para dentro.

Não existem pesquisas detalhadas sobre o desenvolvimento de tardígrados, porém a clivagem parece ser completa. Forma-se uma estereogástrula. Cinco pares de bolsas celômicas surgem, reminiscentes do desenvolvimento enterocélico de muitos deuterostômios. No entanto, todos, menos o último par que se funde para formar a gônada, desaparecem durante o desenvolvimento, e a gonocele é o único espaço celômico verdadeiro que persiste nos adultos. O desenvolvimento é direto e rápido. Depois de cerca de 14 dias, os juvenis utilizam suas garras para quebrar a casca do ovo e sair. Nesse momento, o

número de células no corpo permanece relativamente fixo, e o crescimento ocorre primariamente pelo aumento de tamanho celular em vez de pelo número de células.

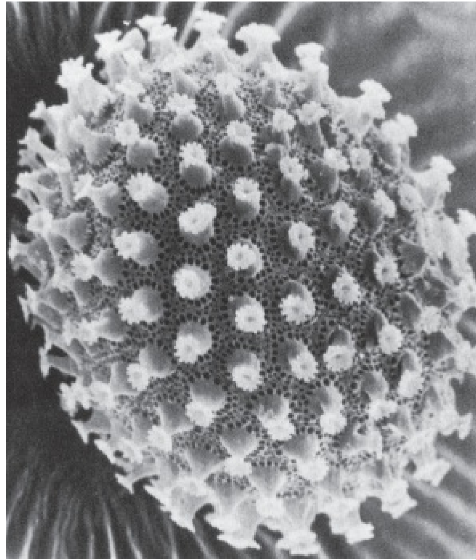


Figura 18.21 Micrografia eletrônica de varredura de um ovo bastante ornamentado de um tardígrado, *Macrobiotus hufelandii*.

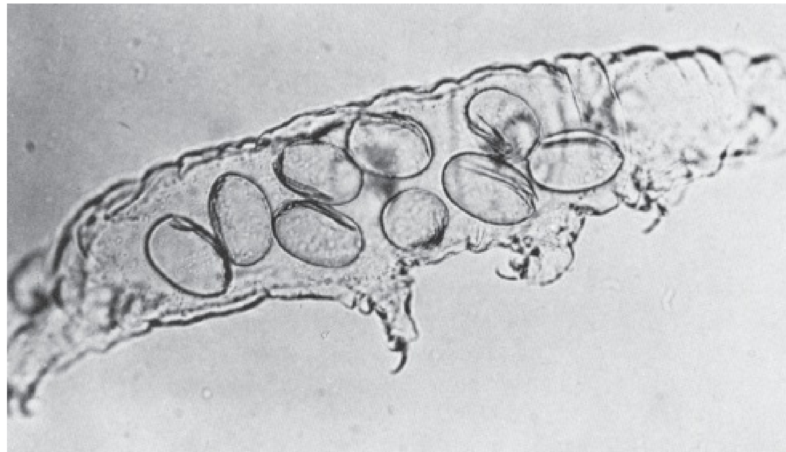


Figura 18.22 Cutícula descartada de um tardígrado, contendo uma série de ovos fertilizados.

Uma das características mais intrigantes dos tardígrados terrestres é sua capacidade de entrar em um estado de animação suspensa, denominado criptobiose, durante o qual o metabolismo é virtualmente imperceptível; tais organismos conseguem suportar condições ambientais severas por períodos prolongados. Sob condições de dessecação gradual, o conteúdo de água do corpo cai de 85% para apenas 3%, o movimento cessa e o corpo adquire o formato de um barril. No estado criptobiótico, os tardígrados podem resistir a temperaturas extremas de +149°C até –272°C, radiação ionizante, deficiência de oxigênio, conservantes como éter e álcool absoluto; além de outras condições adversas, e podem sobreviver por muitos anos. A atividade é retomada quando a umidade se torna disponível novamente. Alguns nematódeos e rotíferos também realizam criptobiose.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

As relações evolutivas entre os Ecdysozoa não são bem compreendidas. Os membros desse clado não compartilham um padrão comum de clivagem. A clivagem nos nematódeos e nematomorfos é descrita como peculiar, ou não claramente espiral ou radial. Nos priapulídeos, é um tanto similar à clivagem radial. A clivagem não foi estudada nos quinorrincos, loricíferos e tardígrados. Em ovos de onicóforos que contêm grandes quantidades de vitelo, o citoplasma não cliva, mas os núcleos se dividem. O desenvolvimento é semelhante ao dos artrópodes com ovos centrolécitos (ver Capítulo 8). Nos ovos dos onicóforos com pouco vitelo, a clivagem é completa (holoblástica), porém o padrão de clivagem varia, parecendo ser espiral em algumas espécies e radial em outras.

Na ausência de caracteres do desenvolvimento, a ordem de ramificação não é definida para todos os ecdisozoários,

porém os vermes cilíndricos, filo Nematoda, estão unificados com o filo Nematomorpha, no clado Nematoides (Figura 18.1). Filogenias recentes colocam os dois filos como táxons-irmãos compartilhando uma cutícula de colágeno, porém outros trabalhos sugerem que Nematomorpha é parente de Loricifera.

O filo Kinorhyncha é colocado como o táxon-irmão do filo Priapulida, baseado no compartilhamento da faringe com duas camadas. Os quinorrincos têm peças bucais (estiletes orais em um cone bucal não invertível) semelhantes às dos loricíferos, porém estes compartilham algumas características morfológicas com as larvas de Nematomorpha e Priapulida. Alguns pesquisadores criaram o clado Scalidophora, para incluir Kinorhyncha, Priapulida e Loricifera, porém são necessários mais trabalhos sobre esses animais antes de se especificar uma ordem de ramificação. Os dados da sequência do genoma mitocondrial embasam uma relação de táxon-irmão entre os quinorrincos e os priapulídeos e entre esse clado e o Panarthropoda.

O clado Panarthropoda unifica três filos: os vermes de veludo, filo Onychophora; ursos d'água, filo Tardigrada; e Arthropoda.

As características de onicóforos compartilhadas com os artrópodes incluem um coração tubular e uma hemocele com sistema circulatório aberto, a presença de traqueias (provavelmente não homólogas), ausência de cílios ectodérmicos e cérebros de tamanho grande. Os onicóforos também compartilham diversas características com os anelídeos: nefrídios organizados metamericamente, parede celular muscular, ocelos com receptáculo de pigmento e ductos reprodutivos ciliados. As características peculiares incluem papilas orais, glândulas de muco, tubérculos corporais e supressão da segmentação externa.

Os tardígrados têm algumas semelhanças com rotíferos, particularmente em termos de reprodução e tendências criptobióticas, e alguns autores os identificaram como pseudocelomados. Sua embriogênese, no entanto, os colocaria dentre os celomados. A origem enterocélica do mesoderma é uma característica de deuterostômios, porém cinco bolsas se formam, algumas fundem-se e outras desaparecem, diferentemente do padrão de deuterostômios típicos. Outros autores identificam várias sinapomorfias importantes que sugerem o agrupamento deles com os artrópodes (Figura 18.1). Análises de sequências de DNA sustentam o seu alinhamento com os artrópodes em Ecdysozoa. Tardigrada e artrópodes compartilham duas características morfológicas: cerdas do mesmo tipo e músculos que se inserem na cutícula (Figura 18.1). No entanto, os dados da sequência do genoma mitocondrial indicam que os onicóforos e os tardígrados são táxons-irmãos e esse par é táxon-irmão dos Arthropoda.

A reconstrução da história de vida evolutiva é uma busca fascinante, porém os biólogos não têm informação do desenvolvimento e da morfologia para muitos táxons, como fica claro a partir dos comentários apresentados aqui. Muitos dos táxons menos conhecidos são animais muito pequenos que vivem em *habitats* obscuros, por exemplo, os espaços entre grãos de areia; mas até que todos os estados de caracteres possam ser descritos para esses animais, nosso conhecimento sobre a filogenia tanto de Ecdysozoa como de Metazoa continuará incompleto.

Diversificação adaptativa

Exceção feita aos artrópodes, certamente a diversificação adaptativa mais impressionante nesse grupo de filos é apresentada pelos nematódeos. Eles são, de longe, os mais numerosos em termos tanto de indivíduos quanto de espécies, e foram capazes de se adaptar a praticamente todos os *habitats* disponíveis para a vida animal. Seu plano corporal básico pseudocelomado, com a cutícula, esqueleto hidrostático e músculos longitudinais, provou ser suficientemente generalizado e plástico para se adaptar a uma enorme variedade de condições físicas. Linhagens de vida livre deram origem a formas parasitas em várias ocasiões, e, virtualmente, todos os potenciais hospedeiros foram explorados. Uma filogenia indica que as formas que parasitam plantas surgiram de ancestrais que se alimentavam de fungos em três eventos evolutivos independentes. Todos os tipos de ciclo de vida ocorrem: de simples e direto até o complexo, com hospedeiros intermediários; da reprodução normal dioica até partenogênese, hermafroditismo e alternância de gerações parasíticas e de vida livre. Um fator principal que contribuiu para o oportunismo evolutivo dos nematódeos foi sua extraordinária capacidade de sobreviver em condições subótimas, por exemplo, desenvolvimento suspenso em muitas espécies e habilidade de entrar em criptobiose (sobrevivência em condições difíceis ao assumir uma taxa metabólica muito baixa) em muitas espécies de vida livre e parasitas de plantas.

Resumo

Os filos cobertos neste capítulo apresentam diversidade de planos corporais. A análise de similaridades dos nucleotídios no gene da pequena subunidade 18S do DNA ribossômico fornece uma evidência de que eles pertencem ao superfilo Ecdysozoa. Todos os membros desse clado fazem a muda de suas cutículas.

Exceção feita aos artrópodes, Nematoda é o maior e mais importante desses filos, e, apesar de haver apenas 25.000 espécies descritas atualmente, estima-se que podem existir até cerca de 500.000 espécies atuais. São aproximadamente cilíndricos, afilando-se nas extremidades, e revestidos por uma dura cutícula secretada. Seus músculos da parede corporal são exclusivamente longitudinais, e, para funcionarem bem na locomoção, tal organização deve conter um volume de fluido pseudocelômico sob alta pressão hidrostática. Esse fato na vida de um nematódeo tem um efeito profundo na maioria das outras funções fisiológicas, como, por exemplo, na ingestão de alimento, ejeção de fezes, excreção, copulação e outras. A maioria dos nematódeos é dioica, e existem quatro estágios juvenis, cada um separado por uma muda de cutícula. Quase todos os animais vertebrados e invertebrados e muitas plantas apresentam nematódeos parasitos, e muitos outros nematódeos vivem livremente no solo e em *habitats* aquáticos. Alguns destes têm parte do seu ciclo de vida livre, alguns passam por uma migração nos tecidos do hospedeiro e alguns têm um hospedeiro intermediário no seu ciclo de vida. Alguns nematódeos parasitos causam doenças graves em seres humanos e outros animais.

Os Nematomorpha assemelham-se superficialmente aos nematódeos e apresentam estágios juvenis como parasitos de artrópodes, seguidos por um estágio adulto aquático de vida livre.

Os loricíferos podem retrair o corpo para dentro da lorica. Os quinorrincos ancoram-se e, então, puxam o corpo por meio dos espinhos na cabeça. Os Kinorhyncha e Loricifera são filos pouco numerosos de pequenos pseudocelomados aquáticos. Os Priapulida são vermes marinhos intersticiais de tamanho médio.

O clado dos Panarthropoda contém onicóforos, tardígrados e artrópodes. Eles apresentam sistemas circulatórios com hemocele.

Os Onychophora são animais semelhantes a lagartas encontrados em *habitats* úmidos, principalmente tropicais. São segmentados e rastejam por meio de uma série de apêndices não articulados providos de garras.

Os Tardigrada são pequeninos animais, majoritariamente terrestres, que vivem no filme de água que recobre musgos e liquens. Têm oito pernas não articuladas e uma cutícula não quitinosa. Conseguem realizar a criptobiose, suportando condições adversas por longos períodos.

Questões de revisão

1. O que é a cutícula?
2. Defina ecdise.
3. O que é um esqueleto hidrostático?
4. Discorra sobre as diferenças entre um solenócito e um protonefrídio do tipo célula-flama.
5. Explique duas características particulares dos músculos da parede do corpo de nematódeos.
6. Que característica dos músculos da parede do corpo de nematódeos requer uma alta pressão hidrostática do fluido pseudocelomático para funcionar de maneira eficiente?
7. Explique a interação da cutícula, dos músculos da parede do corpo e do fluido pseudocelomático na locomoção dos nematódeos.
8. Explique como a pressão pseudocelomática alta afeta a alimentação e a defecação dos nematódeos.
9. Delineie o ciclo de vida de cada um dos seguintes: *Ascaris lumbricoides*, ancilóstomo, *Enterobius vermicularis*, *Trichinella spiralis, Wuchereria bancrofti.*
10. Em que parte do corpo humano você encontraria os adultos de cada uma das espécies da questão 9?
11. Esboce o ciclo de vida de um Nematomorpha gordiídeo.
12. Quais as semelhanças entre os nematódeos e nematomorfos, e quais as diferenças?
13. Onde vivem os quinorrincos?
14. Descreva a introverte de um loricífero e de um priapulídeo.
15. Como a hemocele difere de um verdadeiro celoma?
16. Explique como a hemocele é parte do sistema circulatório.

17. Em que *habitats* podemos encontrar os tardígrados?
18. Como a criptobiose nos tardígrados aumenta seu potencial de sobrevivência?
19. Descreva os dois maiores clados de protostômios e dê uma característica diagnóstica para cada um.
20. Liste o plano corporal predominante (acelomado, pseudocelomado, celomado) para os membros de cada um dos filos de protostômios e discuta quanto o nosso entendimento da evolução de protostômios mudaria se cada plano corporal fosse um caráter homólogo.

Para aprofundar seu raciocínio. Os comentários de N. A. Cobb mencionados na parte inicial do capítulo deixam bem claro como os nematódeos são bem-sucedidos. Que características desses animais podem ser apontadas como responsáveis por sua extraordinária abundância?

Referências selecionadas

Aguinaldo, A. M. A., J. M. Turbeville, L. S. Linford, M. C. Rivera, J. J. F. R. Garey, R. A. Raff, and J. A. Lake. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. Nature **387:**489-493. *Análise de sequência para embasar um superfilo Ecdysozoa.*

Balavoine, G., and A. Adoutte. 1998. One or three Cambrian radiations? Science **280:**397-398. *Discute a radiação nos superfilos Ecdysozoa, Lophotrochozoa e Deuterostomia.*

Bird, A. F., and J. Bird. 1991. The structure of nematodes, ed. 2. New York, Academic Press. *A referência mais confiável disponível sobre a morfologia dos nemátodeos. Altamente recomendado.*

Brusca, R. C., and G. J. Brusca. 2003. Invertebrates, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Um texto abrangente sobre os invertebrados.*

Chan, M.-S. 1997. The global burden of intestinal nematode infections–fifty years on. Parasitol. Today **13:**438-443. *De acordo com esse autor, as estimativas são de 1,273 bilhão de infecções (24% de prevalência) por* Ascaris, *0,902 bilhão (17% de prevalência) por* Trichuris *e 1,277 bilhão (24% de prevalência) por tênias. A prevalência mundial desses nemátodeos permaneceu praticamente inalterada em 50 anos!*

Despommier, D. D. 1990. *Trichinella spiralis:* the worm that would be virus. Parasitol. Today **6:**193-196. *Trichinella em fase juvenil está entre os maiores de todos os parasitas intracelulares.*

Dopazo, H., and J. Dopazo. 2005. Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. Genome Biol. **6:**R41. *Árvores filogenéticas construídas sob a hipótese de que um corpo celomado é homólogo são comparadas com aquelas que assumem a ecdise como um traço homólogo.*

Duke, B. O. L. 1990. Onchocerciasis (river blindness)–can it be eradicated? Parasitol. Today **6:**82-84. *Apesar da introdução de um medicamento muito eficaz, o autor prevê que esse parasita não será erradicado em um futuro próximo.*

Gould, S. J. 1995. Of tongue worms, velvet worms, and water bears. Natural History **104**(1):6-15. *Ensaio intrigante sobre as afinidades dos Pentastomida, Onychophora e Tardigrada e como eles, junto com um filo maior, foram produto da explosão Cambriana.*

Halanych, K. M., and Y. Passamaneck. 2001. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in *Hox*-research. Am. Zool. **41:**629-639. *Uma ótima análise dos argumentos a favor e contra as hipóteses dos lophotrochozoa e ecdysozoa.*

Holterman, M., A. van der Wurff, S. van den Elsen, H. van Megen, T. Bongers, O. Holovachov, J. Bakker, and J. Helder. 2006. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. Mol. Biol. Evol. **23:**1792–1800. *Uma filogenia dos nematódeos mostra que as espécies parasitas de plantas surgem de ancestrais fungívoros em três linhagens.*

Neuhaus, B., and R. P. Higgins. 2002. Ultrastructure, biology, and phylogenetic relationships of Kinorhyncha. Integ. and Comp. Biol. **42:**619-632. *Um resumo detalhado da biologia e morfologia desses animais.*

Nielsen, C. 1995. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. Oxford University Press, New York. *O autor propõe características homólogas para muitos táxons menos conhecidos.*

Ogilvie, B. M., M. E. Selkirk, and R. M. Maizels. 1990. The molecular revolution and nematode parasitology: yesterday, today, and tomorrow. J. Parasitol. **76:**607-618. *A biologia molecular moderna foi responsável por grandes mudanças nas investigações sobre os nematódeos.*

Poinar, G. O., Jr. 1983. The natural history of nematodes. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Contém muitas informações sobre esses vermes incríveis.*

Reinhard, J., and D. M. Rowell. 2005. Social behaviour in an Australian velvet worm, *Euperipatoides rowelli* (Onychophora: Peripatopsidae). J. Zool. **267:**1-7. *Esse verme aveludado caça coletivamente e possui uma estrutura social organizada, na qual uma fêmea é dominante.*

Rota-Stabelli, O., E. Kayal, D. Gleeson, J. Daub, J. L. Boore, M. J. Telford, D. Pisani, M. Blaxter, and D. V. Lavrov. 2010. Ecdysozoan mitogenomics: evidence for a common origin of the legged invertebrates, the Panarthropoda. Genome Biol. Evol. **2:**425-440. *Embasamanto para as relações de taxon-irmão entre onicóforos e tardígrados, e entre esse par e os artrópodes. A hipótese dos mandibulados para as relações dos artrópodes.*

Taylor, M. J., and A. Hoerauf. 1999. *Wolbachia* bacteria of filarial nematodes. Parasitol. Today **15:**437-442. *Todos os parasitas filarianos dos humanos apesentam* Wolbachia *endossimbiótica*, *e a maioria dos nematódeos filarianos de todos os tipos está infectada. Os nematódeos podem ser "curados" por meio de tratamento com o antibiótico tetraciclina. Se curados, não podem se reproduzir. As bactérias, aparentemente, são passadas verticalmente das fêmeas para a prole.*

[1] De N. A. Cobb. 1914. Yearbook of the United States Department of Agriculture, p. 472.

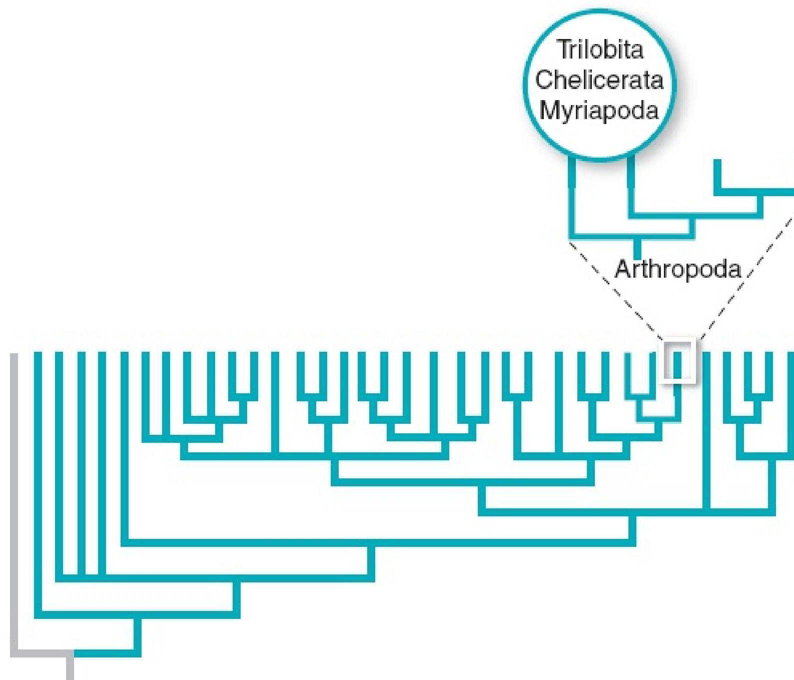
CAPÍTULO 19

Trilobitas, Quelicerados e Miriápodes

- **FILO ARTHROPODA**
  - Subfilo Trilobita
  - Subfilo Chelicerata
  - Subfilo Myriapoda



Um escorpião.



Uma armadura

Em algum momento e em algum lugar durante a era Pré-Cambriana, aconteceu um importante marco da evolução da vida na Terra. A cutícula macia do ancestral segmentado de animais que hoje denominamos artrópodes foi endurecida com a deposição adicional de proteína e de um polissacarídio inerte denominado quitina. O exoesqueleto cuticular ofereceu proteção contra predadores e outros perigos ambientais, e conferiu a seu possuidor uma lista formidável de outras vantagens seletivas. Por exemplo, uma cutícula endurecida proporcionou um local mais seguro para a fixação da musculatura, permitiu que os segmentos adjacentes e as articulações funcionassem como alavancas e melhorou enormemente o potencial para locomoção rápida, incluindo o voo. Com certeza, uma armadura não poderia ser uniformemente rígida; o animal seria tão incapaz de se mover quanto o Homem de lata enferrujado de O *Mágico de Oz*. As seções rígidas de cutícula estavam separadas entre si por seções finas e flexíveis, que formavam suturas e articulações. O exoesqueleto cuticular teve um potencial evolutivo enorme. As extensões articuladas de cada um dos segmentos tornaram-se apêndices.

À medida que as cutículas endurecidas evoluíam, ou talvez concomitantemente com isso, ocorreram muitas outras modificações nos corpos e nos ciclos de vida dos protoartrópodes. O crescimento exigiu uma sequência de mudas cuticulares controladas por hormônios. Os compartimentos celômicos reduziram sua função de esqueleto hidrostático, talvez causando uma regressão do celoma e sua substituição por um sistema aberto de seios (hemocele). Os cílios locomotores desapareceram. Essas modificações e outras são denominadas "artropodização". Elas produziram animais em grande diversidade e abundância, capazes de colonizar praticamente todos os *habitats* na Terra.

FILO ARTHROPODA

O filo Arthropoda (Gr. *arthron,* articulação + *pous*, *podos,* pé) é atualmente o filo com maior diversidade de espécies do Reino Animal, sendo composto por mais de 75% de todas as espécies conhecidas. Aproximadamente, 1.100.000 espécies de artrópodes foram registradas, e provavelmente o mesmo número ainda deve ser identificado e classificado (na realidade, com base no levantamento da fauna de insetos no dossel das florestas pluviais, muitas estimativas de espécies ainda não descritas são muito maiores). Os artrópodes incluem aranhas, escorpiões, carrapatos, ácaros, crustáceos, piolhos-de-cobra, centopeias, insetos, além de outros grupos menos conhecidos. Existe também um rico registro fóssil que se estende à porção mais antiga do período Pré-Cambriano.

Poucos artrópodes ultrapassam 60 cm de comprimento, e a maioria é muito menor. Entretanto, os euriptéridos da era Paleozoica chegavam até 3 m, e alguns insetos precursores das libélulas (Protodonata) tinham envergadura de asas de cerca de 1 m. Atualmente, o maior artrópode, um caranguejo japonês do gênero *Macrocheira* (Gr. *makros,* grande + *cheir,* mão), atinge aproximadamente 4 m; e o menor é o ácaro parasito* do gênero *Demodex* (Gr. *dēmos,* pessoa + *dex,* verme de madeira), que mede menos de 0,1 mm de comprimento.

Os artrópodes são animais em geral ativos, com muita energia. Eles usam todas as formas de alimentação – carnívoros, herbívoros e onívoros –, embora a maioria seja herbívora. Muitos artrópodes aquáticos são onívoros ou dependem de algas para sua nutrição, e a maioria das formas terrestres alimenta-se principalmente de vegetais. Quanto à diversidade da distribuição ecológica, os artrópodes não têm rivais.

Embora muitos artrópodes terrestres exerçam competição por alimento com os humanos e transmitam doenças sérias, são essenciais na polinização de muitos dos vegetais utilizados na alimentação humana, e também servem de alimento no ecossistema, produzem drogas e produtos como a seda, o mel, a cera de abelha e tinturas.

Os artrópodes estão distribuídos mais amplamente e mais densamente por todas as regiões da biosfera terrestre do que os membros de qualquer outro filo eucariota. Eles são encontrados em todos os tipos de ambiente, desde as profundezas oceânicas até altitudes bastante elevadas, e desde os trópicos até bem dentro das regiões polares do sul e do norte. Espécies diferentes estão adaptadas para a vida no ar; sobre a terra; em água doce, salobra e marinha; e sobre os corpos de plantas e outros animais ou dentro deles. Algumas espécies vivem em locais nos quais nenhum outro animal consegue sobreviver.

Relações entre os subgrupos de artrópodes

Os artrópodes são protostômios ecdisozoários, pertencentes ao clado Panarthropoda (ver Figura 18.1). Eles têm corpos segmentados, uma cutícula quitinosa, frequentemente contendo cálcio, e apêndices articulados. O endurecimento crítico da cutícula formando um exoesqueleto articulado é chamado, algumas vezes, de "artropodização".

Os artrópodes diversificaram-se muito, porém é relativamente fácil identificar planos corporais específicos que

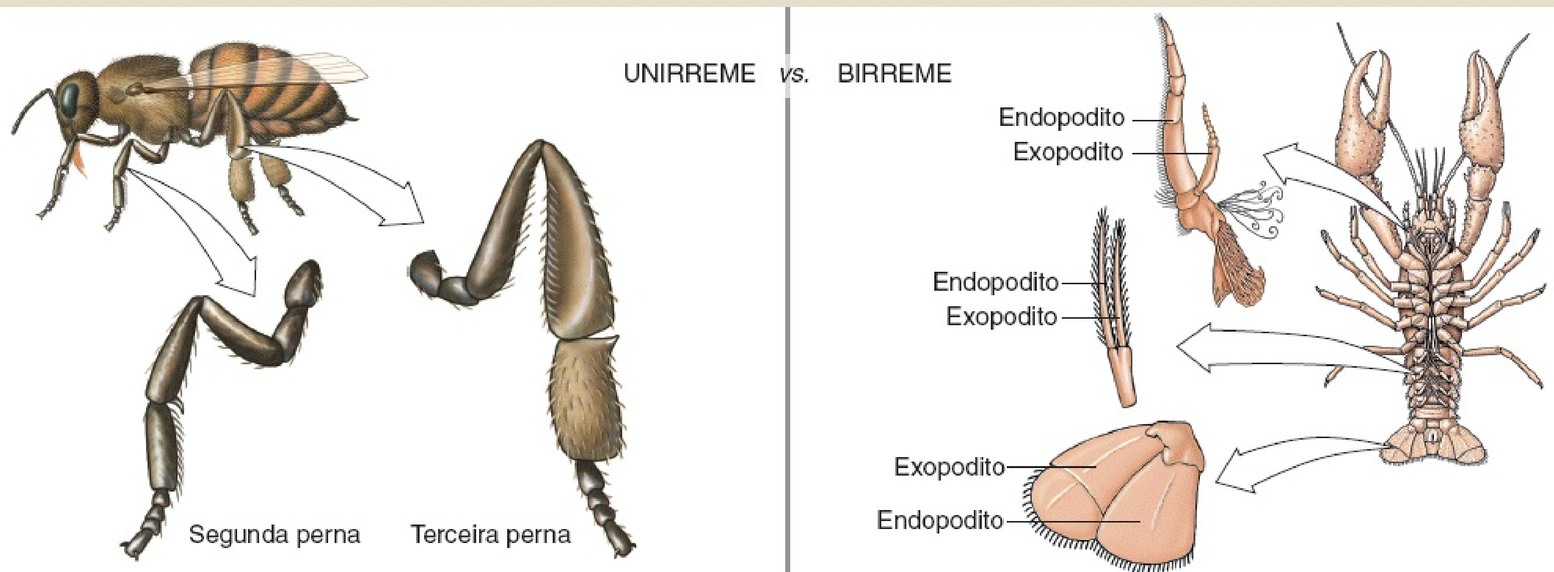
caracterizam os subgrupos dos artrópodes. Por exemplo, as centopeias e os milípedes têm troncos compostos de segmentos semelhantes repetidos, enquanto as aranhas têm duas regiões do corpo distintas sem segmentos repetidos. O filo Arthropoda está dividido em diversos **subfilos**, com base em nosso conhecimento atual das relações entre os subgrupos.

Tradicionalmente, centopeias e milípedes e formas aparentadas, chamadas de paurópodes e sínfilos, estavam agrupados com os insetos no subfilo Uniramia. Todos os membros de Uniramia têm apêndices **unirremes** – aqueles com um único ramo – em oposição aos apêndices **birremes**, os quais apresentam dois ramos (Figura 19.1). As filogenias construídas utilizando dados moleculares não sustentam Uniramia como um grupo monofilético. Além disso, conforme as bases genéticas de apêndices unirremes *versus* birremes foram sendo mais bem compreendidas (ver a seguir), tornou-se cada vez mais improvável que todos os apêndices unirremes tenham sido herdados de um único ancestral comum com tais apêndices.

Atualmente, são definidos cinco subfilos de artrópodes. Centopeias, milípedes, paurópodes e sínfilos são colocados no subfilo **Myriapoda**. Os insetos são colocados no subfilo **Hexapoda**. As aranhas, os carrapatos, os límulos e seus parentes formam o subfilo **Chelicetara**. As lagostas, os caranguejos, as cracas e muitos outros formam o subfilo **Crustacea**. Nós incluímos os "vermes-língua" do antigo filo Pentastomida em Crustacea. Os trilobitas, já extintos, foram agrupados no subfilo **Trilobita**.

As relações filogenéticas entre os subfilos são controversas. Uma hipótese sustenta que todos os artrópodes que apresentam uma peça bucal em particular, chamada de **mandíbula** (Figura 19.1), formam um clado chamado Mandibulata. Esse clado inclui membros de Myriapoda, Hexapoda e Crustacea. Os artrópodes que não têm mandíbulas possuem **quelíceras** (Figura 19.1), como exemplificado pelas aranhas. Assim, de acordo com a "hipótese mandibulada", os miriápodes, os hexápodes e os crustáceos são mais proximamente aparentados entre si do que qualquer um deles com os quelicerados. Os críticos da hipótese mandibulada argumentam que as mandíbulas em cada grupo são tão diferentes entre si que poderiam não ser homólogas. As mandíbulas dos crustáceos são multiarticuladas com superfícies para mastigar e morder na base da mandíbula (mandíbula do tipo gnatobase), enquanto a dos miriápodes e hexápodes tem uma única articulação, sendo a superfície mordedora localizada na margem distal (mandíbula integral). Também existem algumas diferenças nos músculos que controlam os dois tipos. Os proponentes da hipótese mandibulada respondem que os 550 milhões de anos de história dos mandibulados permitiram a evolução de mandíbulas diversas a partir de um tipo ancestral. Uma filogenia recente usando os caracteres do genoma mitocondrial embasam a "hipótese da mandíbula".

Nós assumimos que o subfilo Trilobita é o táxon-irmão para todos os outros artrópodes e que a primeira divisão no último grupo separa os quelicerados de um ancestral comum de miriápodes, hexápodes e crustáceos. Assinalamos o subfilo Crustacea como o táxon-irmão do subfilo Hexapoda (Figura 19.2). As evidências de uma relação próxima entre hexápodes e crustáceos emergiram a partir de vários estudos filogenéticos que utilizam caracteres moleculares; esses estudos indicaram a necessidade de uma reavaliação dos caracteres morfológicos nos membros de ambos os táxons. Unimos o subfilo Crustacea com o subfilo Hexapoda no clado Pancrustacea. A natureza exata da relação de parentesco entre esses dois subfilos está sendo debatida e encontra-se discutida nos Capítulos 20 e 21.



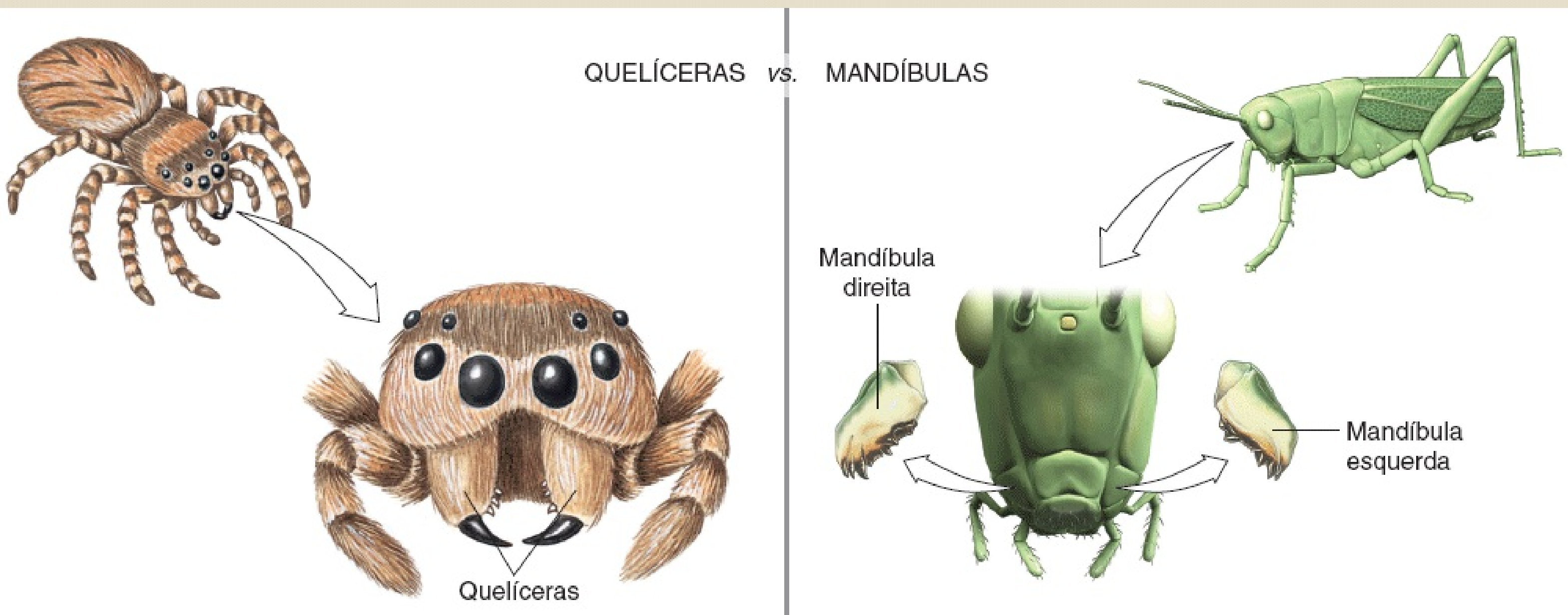


Figura 19.1 Dois caracteres importantes dos artrópodes: os apêndices podem ser unirremes (perna de uma abelha) ou birremes (membros de uma lagosta); as peças bucais podem incluir quelíceras (aranha) ou mandíbulas (gafanhoto). Note que a presença/ausência de brânquias não está relacionada com a forma do apêndice.

Após esta introdução geral aos artrópodes, abordamos três subfilos neste capítulo: Trilobita, Chelicerata e Myriapoda. O Capítulo 20 é dedicado ao subfilo Crustacea e o Capítulo 21, ao subfilo Hexapoda.

Por que os artrópodes conseguiram atingir tamanha diversidade e abundância?

Os artrópodes têm uma grande diversidade (número de espécies), ampla distribuição e variedade de *habitats* e hábitos alimentares, e uma fantástica predisposição genética para adaptação a condições variantes. Na discussão que se segue, são resumidos os padrões estruturais e fisiológicos que auxiliaram os artrópodes a se tornarem dominantes.

- **Um exoesqueleto versátil**. Os artrópodes possuem um exoesqueleto que tem alta capacidade de proteção sem sacrificar a flexibilidade ou a mobilidade. Esse esqueleto é a **cutícula**, um revestimento externo secretado pela epiderme subjacente. A cutícula é constituída de uma camada mais interna e mais grossa, a **procutícula**, e uma camada mais externa, relativamente fina, a **epicutícula** (Figura 19.3). Tanto a procutícula quanto a epicutícula consistem em várias camadas (lâminas). A epicutícula externa é composta de proteína, frequentemente com lipídios. A proteína é estabilizada e endurecida através de um processo de ligações químicas, denominado **esclerotização**, que aumenta sua capacidade de proteção. Em muitos insetos, a camada mais externa da epicutícula é composta de ceras que reduzem a perda de água.

A procutícula está dividida em uma **exocutícula**, que é secretada antes de uma muda, e uma **endocutícula**, que é secretada após uma muda. Ambas as camadas da procutícula contêm **quitina** consolidada com proteína. A quitina é um polissacarídio nitrogenado, rígido e resistente, e insolúvel em água, substâncias alcalinas e ácidos fracos. A cutícula não é apenas leve e flexível, mas também provê proteção contra a desidratação e outros estresses biológicos e físicos. Nos insetos, a quitina forma até cerca de 50% da procutícula, sendo o restante, proteína. Em alguns crustáceos, a quitina pode formar de 60 a 80% da procutícula; além disso, a maioria dos crustáceos apresenta algumas áreas da procutícula impregnada com **sais de cálcio**. A adição de sais de cálcio reduz a flexibilidade, mas aumenta a resistência. Na carapaça rígida de lagostas e caranguejos, por exemplo, essa calcificação é extrema.

Arthropoda
Mandibulata
Pancrustacea
Chelicerata
Myriapoda
Crustacea
Hexapoda
Perda de antenas
1º par de apêndices = quelíceras
Tagmose = cefalotórax + abdome
Tagmose = cabeça + tronco
Perda de olho composto
Segunda antena birreme
2 pares de maxilas
Larva náuplio
Segundo par de antenas
Sistema traqueal único
6 pernas
Tagmose = cabeça, tórax e abdome
Todos os apêndices cefálicos, exceto as primeiras antenas, utilizados para alimentação em algum momento da vida
Cérebro tripartido
Sequências de DNA derivadas compartilhadas
Mandíbulas
Olho composto
1 par de antenas
Exoesqueleto quitinoso com apêndices articulados

Figura 19.2 Cladograma dos artrópodes existentes mostrando as prováveis relações entre os quatro subfilos. Apenas algumas sinapomorfias estão incluídas aqui. Os crustáceos e os hexápodes são mostrados como táxons-irmãos, no clado Pancrustacea. Uma relação de táxon-irmão entre Pancrustacea e Chelicerata está baseada na posse compartilhada de mandíbulas e dados de filogenias moleculares.

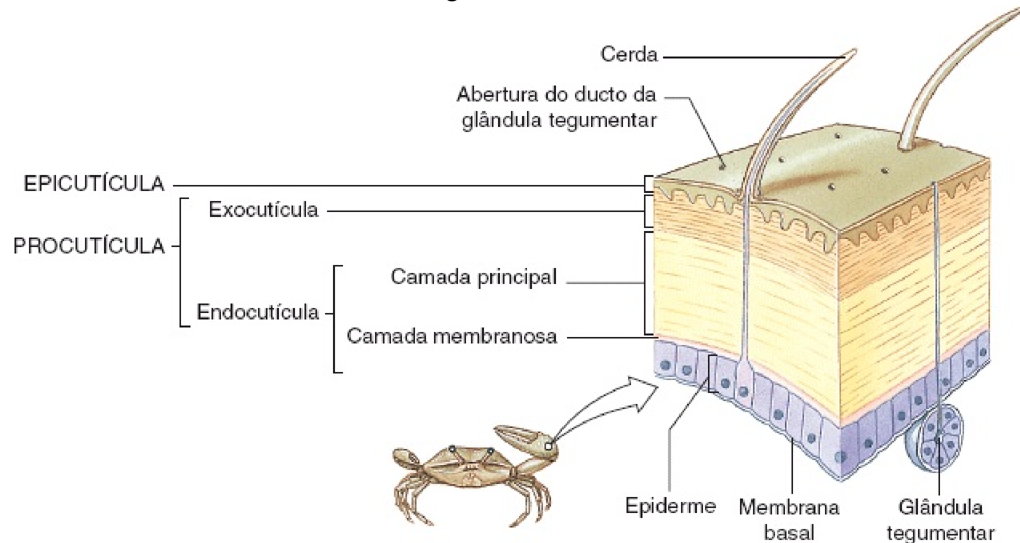


Figura 19.3 Estrutura da cutícula de crustáceos.

A cutícula pode ser macia e permeável ou pode formar uma verdadeira armadura. Entre os segmentos do corpo e entre

os segmentos dos apêndices, ela é fina e flexível, criando articulações móveis e permitindo liberdade de movimentos. Nos crustáceos e insetos, a cutícula forma invaginações (**apódemas**) que servem para a inserção da musculatura. A cutícula também pode revestir a parte anterior e a posterior do trato digestivo, revestir e dar suporte à traqueia, e estar adaptada para servir como peças bucais mastigatórias, órgãos sensoriais, órgãos copuladores, e como propósito de ornamentação. Ela é, com certeza, um material versátil.

O exoesqueleto cuticular não expansível, entretanto, realmente impõe restrições importantes ao crescimento. Para crescer, um artrópode deve trocar seu revestimento externo em certos intervalos de tempo, e produzir um maior – em um processo denominado **muda**. O processo de muda termina com a efetiva eliminação da pele, ou **ecdise.** Os artrópodes podem mudar muitas vezes antes de atingir o estágio adulto, e alguns continuam mudando após isso ter ocorrido. Mais detalhes do processo de muda são apresentados para os crustáceos (Capítulo 20) e os insetos (Capítulo 21).

- **A segmentação e os apêndices proporcionam uma locomoção mais eficiente**. O plano corporal ancestral dos artrópodes era provavelmente uma série linear de segmentos semelhantes, cada um com um par de apêndices articulados. Entretanto, os grupos atuais exibem uma ampla variedade de segmentos e apêndices. Tem havido uma tendência para os segmentos combinarem-se ou fundirem-se em grupos funcionais, chamados **tagmas,** que têm propósitos especializados. O corpo das aranhas, por exemplo, tem dois tagmas. Os apêndices são frequentemente diferenciados e especializados para uma divisão marcante de trabalho. Os artículos dos apêndices são essencialmente constituídos por alavancas ocas movidas por músculos internos, em sua maioria estriados, permitindo uma ação rápida. Os apêndices têm pelos sensoriais (bem como cerdas e espinhos) e podem estar modificados e adaptados para exercer funções sensoriais, manipulação de alimento, locomoção eficiente e muito rápida, e natação
- **Ar conduzido diretamente às células**. A maioria dos artrópodes terrestres tem um sistema traqueal altamente eficiente, constituído por tubos de ar que levam o oxigênio diretamente aos tecidos e células e permitem a existência de uma alta taxa metabólica durante períodos de atividade intensa. Esse sistema também tende a limitar o tamanho do corpo. Os artrópodes aquáticos respiram principalmente através de alguma forma de sistema de brânquias internas ou externas.
- **Órgãos sensoriais altamente desenvolvidos**. É encontrada uma grande variedade de órgãos sensoriais, desde olhos compostos (em mosaico) até aqueles relacionados com o tato, o olfato, a audição, o equilíbrio e a recepção química. Os artrópodes têm uma percepção muito afiada do que acontece em seu ambiente.
- **Padrões comportamentais complexos**. Os artrópodes ultrapassam a maior parte dos demais invertebrados quanto à complexidade e à organização de suas atividades. O comportamento inato (não aprendido) controla inquestionavelmente muito do que eles fazem, mas o aprendizado também tem um papel importante na vida de muitas espécies.
- **Uso de diferentes recursos através da metamorfose**. Muitos artrópodes passam por modificações metamórficas, incluindo uma forma larval que é muito diferente, estruturalmente, daquela do adulto. As formas larvais são muitas vezes adaptadas para utilizar alimento diferente daquele usado pelos adultos, e ocupam um espaço diferente. O uso de diferentes recursos parece mais significativo porque a competição intraespecífica ocorrerá quando forem grandes os números da população; independentemente dos recursos usados, um tornar-se-á limitador.

SUBFILO TRILOBITA

Os trilobitas provavelmente surgiram antes do período Cambriano, durante o qual floresceram. Estão extintos há 245 milhões de anos, mas foram abundantes durante os períodos Cambriano e Ordoviciano. Seu nome refere-se ao formato trilobado do corpo em uma secção transversal, causado por um par de sulcos longitudinais. Eram habitantes de fundo, achatados dorsoventralmente, e provavelmente se alimentavam de detritos (Figura 19.4A). A maioria deles podia enrolar-se como tatuzinhos-de-jardim (isópodes), e mediam de 2 a 67 cm de comprimento. Apesar de serem muito antigos, eram artrópodes altamente especializados.

Seu exoesqueleto continha quitina, reforçada em algumas áreas com a impregnação de carbonato de cálcio. O corpo era dividido em três tagmas: cabeça, tórax e pigídio. A cabeça tinha apenas uma peça, mas mostrava sinais de uma segmentação ancestral; o tórax tinha um número variável de segmentos; e os segmentos do pigídio, na extremidade posterior, eram fundidos em uma placa. A cabeça apresentava um par de antenas, olhos compostos, boca e quatro pares de apêndices locomotores. Não existiam peças bucais verdadeiras, mas um hipostômio (ver adiante) que atuava provavelmente na alimentação. Com exceção

do último, cada um dos segmentos do corpo tinha um par de apêndices birremes (ramificado em dois). Um dos ramos tinha uma franja de filamentos que podem ter servido como brânquias.

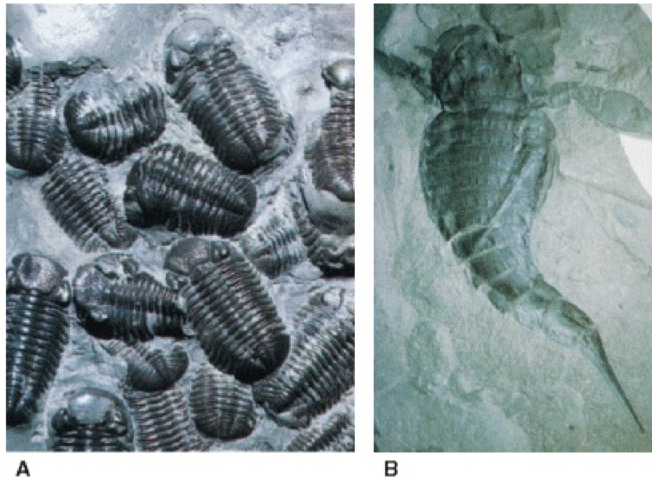


Figura 19.4 Fósseis de artrópodes antigos. **A.** Fósseis de trilobitas, em vista dorsal. Esses animais eram abundantes no período Cambriano Médio. **B.** Fóssil de Eurypterida. Os euriptéridos floresceram na Europa e América do Norte desde o período Ordoviciano até o Permiano.

Características do filo Arthropoda

- **Apêndices articulados**; ancestralmente, um par em cada segmento, mas com número frequentemente reduzido; apêndices frequentemente modificados para assumir funções especializadas
- Vivem em *habitats* marinhos, de água doce e terrestres; muitos capazes de voar
- Táxons de vida livre e parasitos
- Simetria bilateral; **corpo segmentado** dividido em grupos funcionais denominados **tagmas**: cabeça e tronco; cabeça, tórax e abdome; ou cefalotórax e abdome; cabeça definida
- Corpo triblástico
- **Celoma reduzido** nos adultos; a maior parte da cavidade corporal é constituída pela hemocele (seios, ou lacunas, entre os tecidos) preenchida por hemolinfa
- **Exoesqueleto cuticular** contendo proteínas, lipídios, **quitina** e, frequentemente, carbonato de cálcio. Esse exoesqueleto é secretado pela epiderme subjacente e é descartado (na muda) em intervalos; a quitina é menos prevalente em alguns outros grupos além dos artrópodes
- **Sistema digestivo completo**; peças bucais modificadas a partir de apêndices ancestrais e adaptadas para os diferentes métodos de alimentação; o canal alimentar apresenta grande especialização por ter, em vários artrópodes, dentes quitinosos, compartimentos e ossículos gástricos
- **Sistema muscular complexo**, com exoesqueleto para sua inserção, **músculos estriados** para ações rápidas e músculos lisos para órgãos viscerais; sem cílios
- **Sistema nervoso** semelhante àquele dos anelídeos, com um gânglio cerebral dorsal conectado por um anel que circunda o tubo digestivo a uma cadeia nervosa dupla de gânglios ventrais; fusão dos gânglios em algumas espécies
- Órgãos sensoriais bem desenvolvidos; padrões comportamentais bem mais complexos do que o da maioria dos invertebrados, com maior ocorrência de **organização social**
- Partenogênese em alguns táxons
- **Sexos em geral separados**, com órgãos reprodutores pareados e ductos; em geral com fertilização interna; ovíparos, ovovivíparos ou vivíparos; frequentemente com **metamorfose**
- Glândulas excretoras pareadas denominadas **glândulas coxais**, **antenais** ou **maxilares** presentes em alguns; outros com órgãos excretores chamados **túbulos de Malpighi**
- Respiração através da superfície corporal, brânquias, traqueias (tubos aéreos) ou pulmões foliáceos

- **Sistema circulatório aberto**, com um **coração contrátil** dorsal, artérias e hemocele (seios sanguíneos)

Os fósseis de trilobitas são identificados no nível de espécie por sua morfologia. Os trilobitas Calmoniidae são um grupo extremamente diversificado. Os membros do gênero *Metacryphaeus* eram abundantes no período Devoniano e tão bem preservados no estrato boliviano que a evolução e a extinção dos táxons podem ser acompanhadas. Um excelente registro fóssil e boa informação sobre a biogeografia e níveis relativos do mar permitem o estudo da diversificação evolutiva em relação aos fatores abióticos. Parece que a especiação dos Calmoniidae ocorreu depois que populações ficaram isoladas pelo abaixamento do nível do mar. Posteriormente, a elevação do nível do mar permitiu a dispersão de novas espécies. As taxas de extinção eram baixas na maior parte do tempo, mas o gênero inteiro desapareceu quando a extinção ultrapassou a especiação. A especiação reduziu-se quando o nível do mar estava alto, presumivelmente porque não ocorreu o isolamento geográfico das populações.

SUBFILO CHELICERATA

Os artrópodes quelicerados são conhecidos desde o período Ordoviciano há mais de 445 milhões de anos, e incluem euriptéridos (extintos), límulos, aranhas, carrapatos e ácaros, escorpiões, aranhas-do-mar e outros grupos menos conhecidos, como os solífugos e escorpiões-vinagre. Seus corpos são compostos por dois tagmas: um cefalotórax, ou prossoma, e um abdome, ou opistossoma. São caracterizados por apresentarem seis pares de apêndices no cefalotórax, que incluem um par de quelíceras (peças bucais), um par de pedipalpos e quatro pares de apêndices locomotores. Não têm antenas. A maioria dos quelicerados suga alimento líquido de suas presas. Existem três classes de quelicerados (Figura 19.5).

Classe Merostomata

A classe Merostomata é representada por euriptéridos, totalmente extintos, e xifosuros ou límulos, que são, algumas vezes, denominados de "fósseis vivos" devido a formas existentes remanescentes dos fósseis ordovicianos.

Subclasse Eurypterida

Os euriptéridos (Figura 19.4B) foram os maiores de todos os fósseis de artrópodes conhecidos, podendo atingir o comprimento de 3 m. Esses fósseis ocorrem em rochas datadas desde o período Ordoviciano até o Permiano. Eles têm uma grande semelhança com os límulos (Figura 19.6) e também com os escorpiões. A cabeça tinha seis segmentos fundidos com olhos simples e compostos, bem como quelíceras e pedipalpos. Também tinham quatro pares de pernas locomotoras e seu abdome, 12 segmentos e um télson pontiagudo.

Os euriptéridos eram os predadores dominantes de seu tempo, e alguns tinham apêndices anteriores modificados em grandes garras esmagadoras. É possível que o desenvolvimento da armadura dérmica nos primeiros peixes (Capítulo 23) tenha resultado da pressão de seleção da predação pelos euriptéridos.

Subclasse Xiphosurida | Límulos

Os xifosuros são um grupo marinho antigo, que tem sua origem no período Ordoviciano. *Limulus* (L. *limus*, torto) (Figura 19.6) mantém praticamente a mesma forma desde o período Triássico. Somente três gêneros (quatro espécies) sobrevivem atualmente: *Limulus*, que vive em águas rasas ao longo da costa atlântica da América do Norte (incluindo a costa do Golfo até o Texas e o México); *Carcinoscorpius* (Gr. *karkinos*, caranguejo, + *skorpiōn*, escorpião), ao longo da costa sul do Japão; e *Tachypleus* (Gr. *tachys*, rápido, + *pleutēs*, marinheiro), nas Índias Orientais e ao longo da costa sul da Ásia. Geralmente vivem em águas rasas.

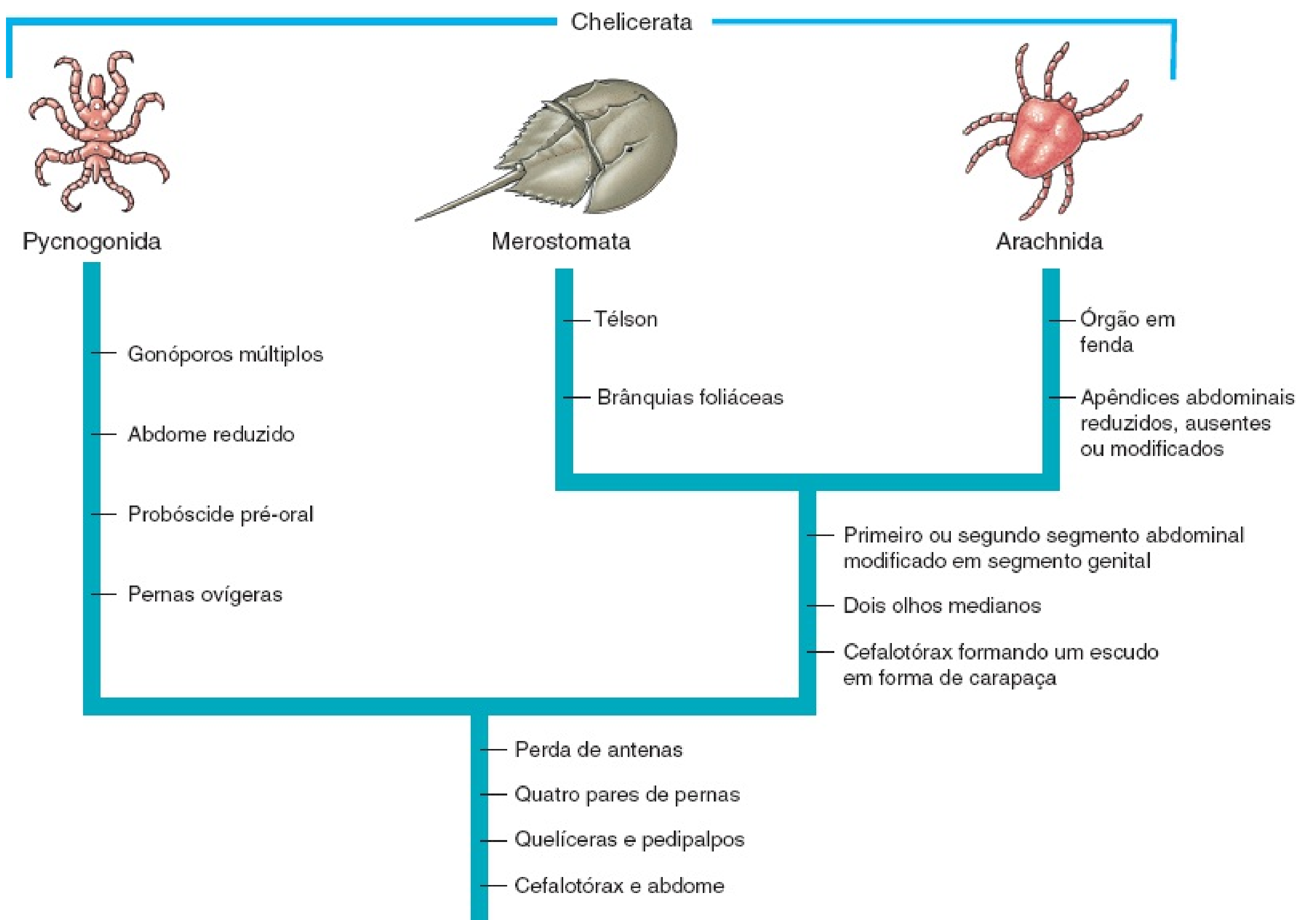


Figura 19.5 Cladograma dos quelicerados, mostrando uma das relações propostas dentro do clado dos quelicerados.
Fonte: Modificada de R.C. Brusca and G.J. Brusca, Invertebrates, *Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990*.

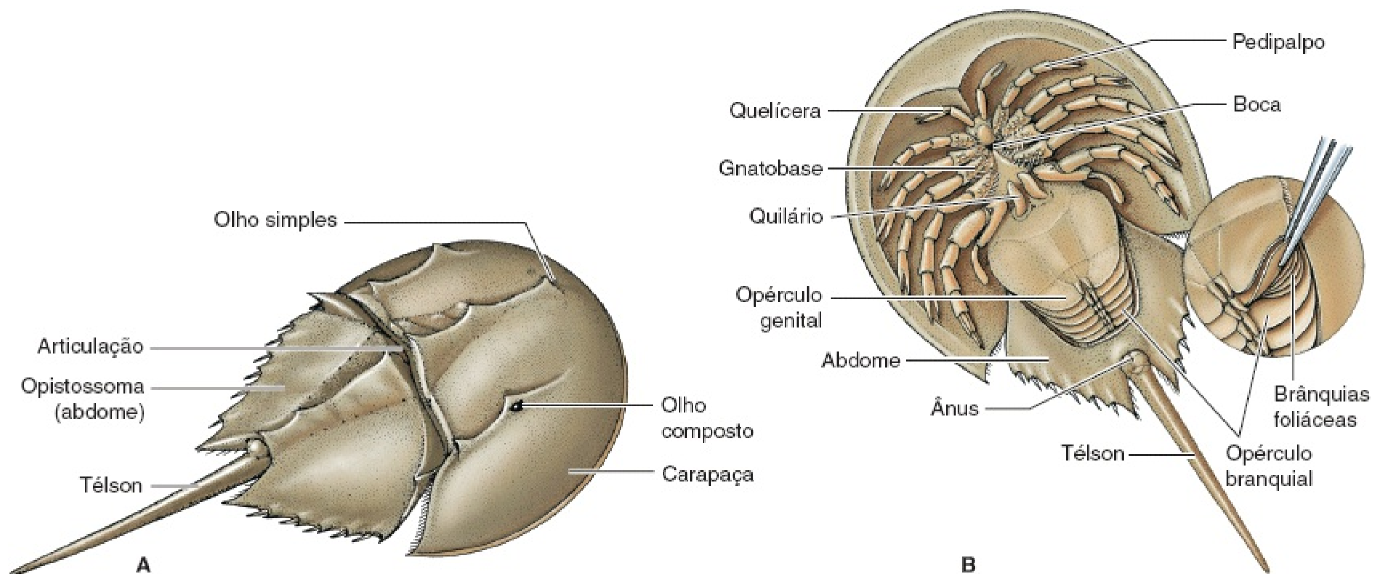


Figura 19.6 A. Vista dorsal de um *Limulus* (classe Merostomata). Esses animais podem atingir 0,5 m de comprimento. **B.** Vista ventral de uma fêmea.

Os xifosuros têm uma **carapaça** não segmentada em forma de ferradura (escudo dorsal rígido) e um abdome largo, que termina em um longo **télson**, ou cauda. O cefalotórax tem um par de quelíceras, um par de pedipalpos e quatro pares de pernas locomotoras, enquanto o abdome tem seis pares de apêndices largos e delgados fundidos na linha média do corpo (Figura 19.6). Em cinco apêndices abdominais aparecem **brânquias foliáceas** (brânquias achatadas, e em forma de folha) sob o opérculo branquial. Há dois olhos laterais rudimentares e dois olhos simples na carapaça. Um límulo nada usando as placas abdominais e pode caminhar utilizando as pernas locomotoras. Alimenta-se à noite de vermes e pequenos moluscos, que captura com as quelíceras e pernas locomotoras.

Durante a época reprodutiva, os límulos encaminham-se à costa aos milhares durante a maré alta para acasalar. A fêmea escava na areia, onde deposita seus ovos, enquanto um ou mais machos, de tamanho menor, acompanham de perto para liberar seus espermatozoides no ninho antes que a fêmea o cubra com areia. Os límulos americanos acasalam e depositam ovos durante as marés altas de lua cheia e nova na primavera e no verão. Os ovos são aquecidos pelo Sol e protegidos das ondas até as larvas emergirem e retornarem ao mar, carregadas por outra maré alta. As larvas são segmentadas e frequentemente denominadas "larvas trilobitas" devido à sua semelhança com os trilobitas.

Classe Pycnogonida | Aranhas-do-mar

Cerca de 1.000 espécies de aranhas-do-mar ocupam *habitats* marinhos desde as águas rasas costeiras até as bacias do fundo oceânico. Algumas aranhas-do-mar têm apenas alguns milímetros de comprimento, mas outras são muito maiores, atingindo quase 0,75 m com as pernas esticadas. Elas têm um corpo pequeno e delgado e, em geral, quatro pares de pernas locomotoras estreitas e longas. Além disso, apresentam uma característica única dentre os artrópodes: os segmentos estão duplicados em alguns grupos, observando-se assim cinco ou seis pares de pernas, em vez dos quatro pares normalmente característicos dos aracnídeos. Os machos de muitas espécies têm um par de pernas auxiliares (**ovígeras**) (Figura 19.7) com as quais carregam os ovos em desenvolvimento. As pernas ovígeras em geral estão ausentes nas fêmeas. Muitas espécies também estão equipadas com quelíceras e palpos. As quelíceras algumas vezes são chamadas de quelíforos nesse grupo.

A pequena cabeça exibe uma elevação com dois pares de olhos simples. A boca está localizada no ápice de uma longa **probóscide**, que suga o fluido de cnidários e animais de corpo mole. O sistema circulatório é limitado a um coração dorsal simples, e os sistemas excretor e respiratório estão ausentes. O corpo e as pernas estreitos e longos promovem o surgimento de uma superfície grande, em relação ao volume, que é evidentemente suficiente para a difusão de gases e excretas. Por causa do tamanho reduzido do corpo, o sistema digestivo e as gônadas apresentam prolongamentos para dentro das pernas.

As aranhas-do-mar ocorrem em todos os oceanos, mas são mais abundantes em águas polares. *Pycnogonum* (Figura 19.7B) é um gênero comum da região entremarés encontrado nas costas atlântica e pacífica dos EUA; e tem pernas relativamente curtas e fortes. *Nymphon* (Figura 19.7A) é o maior gênero de picnogônidos, com mais de 200 espécies. Ocorre desde águas rasas até profundidades de 6.800 m, em todos os mares, com exceção dos mares Báltico e Negro.

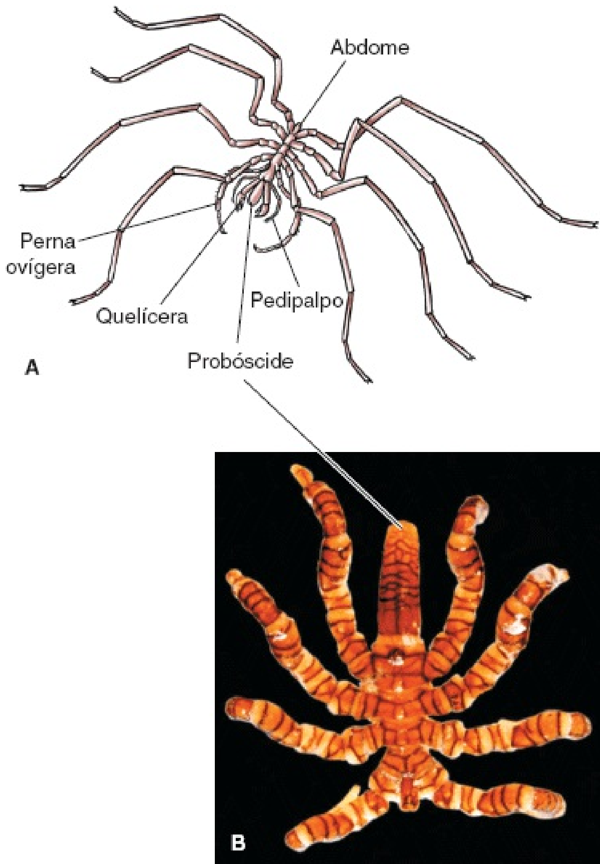


Figura 19.7 A. Um picnogônido, *Nymphon* sp. Nas espécies desse gênero, todos os apêndices anteriores (quelíceras, pedipalpos e pernas ovígeras) estão presentes em ambos os sexos, embora as pernas ovígeras estejam frequentemente ausentes em fêmeas de outros gêneros. **B.** *Pycnogonum hancockii*, uma aranha-do-mar

com pernas relativamente curtas. As fêmeas desse gênero não têm nem quelíceras nem pernas ovígeras, e os machos têm as pernas ovígeras.

Algumas pesquisas sugerem que os picnogônidos pertenceram a uma linhagem que divergiu cedo nos artrópodes fora de qualquer subfilo, mas evidências morfológicas e moleculares sustentam fortemente a localização de Pycnogonida em Chelicerata (ver a seção de Filogenia).

Classe Arachnida

Os aracnídeos (Gr. *arachnē*, aranha) apresentam uma variação anatômica enorme. Além das aranhas, o grupo inclui escorpiões, pseudoscorpiões, escorpiões-vinagre, carrapatos, ácaros, opiliões, entre outros. Existem muitas diferenças entre esses táxons com relação à forma e aos apêndices. São, principalmente, animais de vida livre, predominando em regiões quentes e secas.

Os aracnídeos tornaram-se extremamente diversos: mais de 80.000 espécies foram descritas até o momento. Foram uns dos primeiros artrópodes a colonizar o ambiente terrestre. Por exemplo, fósseis de escorpiões estão registrados no período Siluriano, e aranhas e ácaros apareceram no final da era Paleozoica.

Todos os aracnídeos têm dois tagmas: um cefalotórax (cabeça e tórax) e um abdome, que pode ou não ser segmentado. O abdome aloja os órgãos reprodutivos e respiratórios, como as traqueias e pulmões foliáceos. O cefalotórax geralmente exibe um par de quelíceras, um par de pedipalpos e quatro pares de pernas locomotoras (Figura 19.8). A maioria dos aracnídeos é predadora e tem ferrões, pinças, glândulas de veneno ou aguilhões; os ferrões são quelíceras modificadas, enquanto as pinças são pedipalpos modificados. Geralmente têm uma faringe sugadora potente com a qual ingerem os fluidos e tecidos moles dos corpos de suas presas. Dentre as adaptações interessantes que apresentam, estão as glândulas de seda das aranhas.

A maioria dos aracnídeos é inofensiva para os humanos e, na verdade, faz o bem ao destruir insetos daninhos. Os aracnídeos alimentam-se, tipicamente, liberando enzimas digestivas sobre suas presas ou dentro delas e, depois, sugando o líquido pré-digerido. Alguns, como a viúva-negra e a aranha-marrom, podem administrar picadas perigosas. A picada do escorpião pode ser bastante dolorosa, e a de algumas poucas espécies pode ser fatal. Alguns carrapatos e ácaros são transmissores de doenças, além de causadores de irritações dolorosas. Alguns ácaros causam danos a um grande número de produtos alimentares e plantas ornamentais importantes por sugarem seus fluidos.

Várias ordens menores não estão incluídas na discussão a seguir.

Ordem Araneae | Aranhas

As aranhas são um grande grupo de aracnídeos, compreendendo cerca de 40.000 espécies, distribuídas por toda a Terra e conhecidas desde o período Siluriano, há aproximadamente 420 milhões de anos. O corpo da aranha é compacto: um **cefalotórax (prossoma)** e um **abdome (opistossoma)**, ambos não segmentados e unidos por um fino pedicelo. Algumas aranhas apresentam um abdome segmentado, o que é considerado um caráter ancestral.

Os apêndices anteriores são um par de **quelíceras** (Figura 19.8), com **garras** terminais, através das quais passam os ductos provenientes das glândulas de veneno, e um par de **pedipalpos**, semelhantes a pernas, com função sensorial e também utilizados pelos machos para transferir espermatozoides. As partes basais dos pedipalpos podem ser utilizadas para manipular alimento (Figura 19.8). Quatro pares de **pernas locomotoras** terminam em garras.

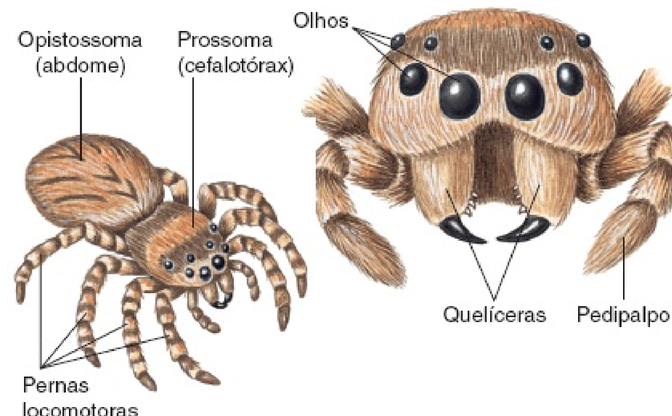


Figura 19.8 Anatomia externa de uma aranha papa-moscas, incluindo uma vista anterior da cabeça (*à direita*).

Todas as aranhas são predadoras, alimentando-se principalmente de insetos, os quais elas imobilizam imediatamente com

o veneno administrado pelas quelíceras. Algumas aranhas perseguem suas presas, outras caçam de tocaia, e muitas aprisionam suas presas em teias de seda. Depois que a aranha segura sua presa com as quelíceras e injeta o veneno, ela liquefaz os tecidos com um fluido digestivo e suga o caldo resultante para seu estômago. As aranhas que têm dentes na base das quelíceras quebram e trituram suas presas, auxiliando a digestão efetuada pelas enzimas eliminadas pela boca.

As aranhas respiram através de pulmões foliáceos, traqueias ou ambos. Os pulmões foliáceos consistem em muitas bolsas de ar paralelas que se estendem dentro de uma cavidade preenchida de sangue (Figura 19.9). O ar entra na câmara através de uma fenda na parede do corpo. As traqueias constituem um sistema de tubos de ar que carregam o ar diretamente aos tecidos a partir de aberturas denominadas espiráculos. As traqueias são similares àquelas dos insetos (Capítulo 21), mas são muito menos extensas e evoluíram independentemente nas duas linhagens de artrópodes. Assim, os sistemas traqueais dos artrópodes representam um forte caso de convergência evolutiva.

As aranhas e os insetos também desenvolveram independentemente um **sistema excretor** único, composto por **túbulos de Malpighi** (Figura 19.9), que trabalha em conjunto com células de reabsorção especializadas localizadas no epitélio intestinal. Potássio e outros solutos e excretas são secretados em túbulos, que drenam o fluido, ou "urina", para dentro do intestino. As células de reabsorção recapturam a maior parte do potássio e da água, deixando passar apenas excretas na forma de ácido úrico. Através dessa ciclagem de água e potássio, as espécies que vivem em ambientes secos podem conservar seus fluidos corporais, produzindo uma mistura quase seca de urina e fezes. Muitas aranhas também têm **glândulas coxais**, que são nefrídios modificados que se abrem nas coxas do primeiro e terceiro pares de pernas locomotoras.

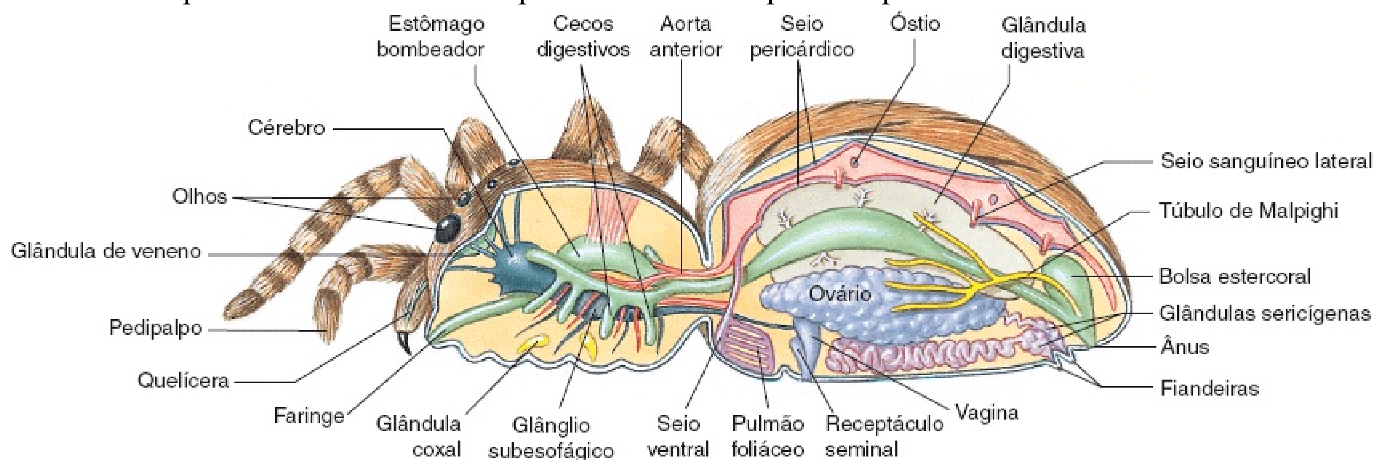


Figura 19.9 Anatomia interna de uma aranha.

As aranhas em geral têm oito **olhos simples**, cada um com uma lente, bastonetes ópticos e uma retina (Figura 19.8). Eles são usados principalmente para a percepção de objetos em movimento, mas alguns, como aqueles das aranhas-de-jardim e papa-moscas, podem formar imagem. Uma vez que a visão de uma aranha é em geral pobre, sua detecção do ambiente depende amplamente de mecanorreceptores cuticulares, como **cerdas sensoriais**. Finas cerdas que recobrem as pernas podem detectar vibrações na teia, uma presa se debatendo ou mesmo correntes de ar.

Hábitos tecelões. A habilidade de produzir seda é importantíssima para a vida das aranhas, assim como ocorre em alguns outros aracnídeos, como ácaros tetraniquídeos. Dois ou três pares de fiandeiras, com centenas de tubos microscópicos, estão ligados a glândulas especiais localizadas no abdome, as **glândulas sericígenas** (Figura 19.9). Uma secreção escleroproteica, que é produzida em forma líquida pelas fiandeiras, endurece formando um fio de seda. Os fios de seda das aranhas são mais fortes que fios de aço do mesmo diâmetro, e são considerados os segundos fios mais fortes, só perdendo para fibras de quartzo fundido.

Muitas espécies de aranhas tecem teias. O tipo de teia varia entre as espécies. Algumas teias são simples, e consistem meramente em alguns fios de seda irradiando de uma toca escavada no solo ou outro esconderijo. Algumas aranhas tecem teias orbiculares, que são geométricas e muito bonitas. Entretanto, as aranhas usam os fios de seda para muitas outras finalidades: para revestir seus abrigos; para produzir as teias espermáticas ou as ootecas; como fio-guia; para produzir pontes, fios de advertência, fios de muda, discos adesivos para prender a teia, ou teias comunitárias para desenvolvimento das crias; ou para enrolar suas presas com segurança (Figura 19.10). Nem todas as aranhas tecem teias de captura. Algumas aranhas jogam uma bola de seda viscosa para capturar suas presas. Outras, como as aranhas-lobo, as papa-moscas (Figura 19.8) e as aranhas-

pescadoras (Figura 19.11), simplesmente perseguem e capturam suas presas. Essas aranhas provavelmente perderam a capacidade de produzir seda para captura de presas.

Reprodução. Um ritual de corte precede o acasalamento. Antes de acasalar, o macho tece uma pequena teia, deposita uma gota de esperma sobre ela e, então, pega o esperma e armazena-o em cavidades especiais em seus pedipalpos. Quando acasala, ele insere os pedipalpos na abertura genital da fêmea para armazenar o esperma nos receptáculos seminais da parceira. A fêmea deposita seus ovos em uma bolsa de seda, que ela pode carregar ou prender em uma teia ou em uma planta. Uma ooteca (ou ovissaco) pode conter centenas de ovos, que irão eclodir em aproximadamente 2 semanas. Os jovens em geral ficam no ovissaco por algumas semanas e mudam uma vez antes de começarem a dispersar. O número de mudas pode variar, mas tipicamente ocorrem de 4 a 12 mudas antes de a aranha atingir a vida adulta.



Figura 19.10 Um gafanhoto, indefeso e aprisionado em uma teia da aranha-dourada-de-jardim, *Argiope aurantia*, está sendo enrolado em fios de seda, mas continua vivo. Se a aranha não estiver com fome, o prêmio será armazenado para uma refeição posterior.



Figura 19.11 A aranha-pescadora-escura, *Dolomedes tenebrosus*, alimentando-se de um peixe. Essa bela aranha alimenta-se principalmente de insetos aquáticos e terrestres, mas pode capturar ocasionalmente pequenos peixes e girinos. Ela puxa da água sua vítima paralisada, injeta sobre estas enzimas digestivas e, então, suga o conteúdo pré-digerido.

As aranhas são realmente perigosas? É realmente inacreditável que criaturas tão pequenas e indefesas como as aranhas pudessem gerar tamanho medo sem razão na mente humana. As aranhas são criaturas tímidas que, ao contrário de serem inimigos perigosos dos seres humanos, são na realidade aliados na batalha contínua contra os insetos e outros artrópodes pragas. O veneno produzido para matar suas presas é geralmente inofensivo aos seres humanos. As aranhas mais venenosas picam apenas quando ameaçadas ou quando estão defendendo seus ovos ou jovens. Mesmo as tarântulas-americanas (Figura 19.12), apesar de seu tamanho ameaçador, *não* são perigosas. Elas raramente picam, e sua picada tem uma gravidade semelhante à da picada de uma abelha.

Entretanto, existem dois gêneros nos EUA que podem administrar picadas bem graves ou até mesmo letais:* *Latrodectus* (L. *latro*, ladrão + *dectes*, picador; **viúva-negra**, cinco espécies) e *Loxosceles* (Gr. *loxos*, não retilíneo + *skelos*, perna; **aranha-marrom**, 13 espécies). As viúvas-negras têm um tamanho de moderado a pequeno e coloração negra brilhante, normalmente com um ponto laranja ou vermelho vivo, frequentemente na forma de ampulheta, na região ventral do abdome (Figura 19.13A). Seu veneno é neurotóxico, agindo sobre o sistema nervoso. De cada 1.000 casos registrados, aproximadamente quatro ou cinco são fatais.



Figura 19.12 Uma tarântula da família Theraphosidae.

As aranhas-marrons norte-americanas são marrons e apresentam uma marca dorsal em forma de violino (Figura 19.13B). Seu veneno é hemolítico, em vez de neurotóxico, e produz a morte dos tecidos e pele em volta da picada. Sua picada pode ser de leve a grave e há alguns relatórios não confirmados de óbitos entre crianças e pessoas idosas.

Algumas aranhas de outras partes do mundo também são perigosas, como, por exemplo, as aranhas *Atrax* spp. da Austrália. As mais venenosas de todas são as aranhas do gênero *Phoneutria* das Américas do Sul e Central. Elas são grandes (10 a 12 cm de envergadura das pernas) e bastante agressivas. Seu veneno está entre os venenos de aranha mais tóxicos farmacologicamente, e sua picada causa dor intensa, efeitos neurotóxicos, sudorese, reações alérgicas agudas e um aumento do pênis não relacionado com o sexo.

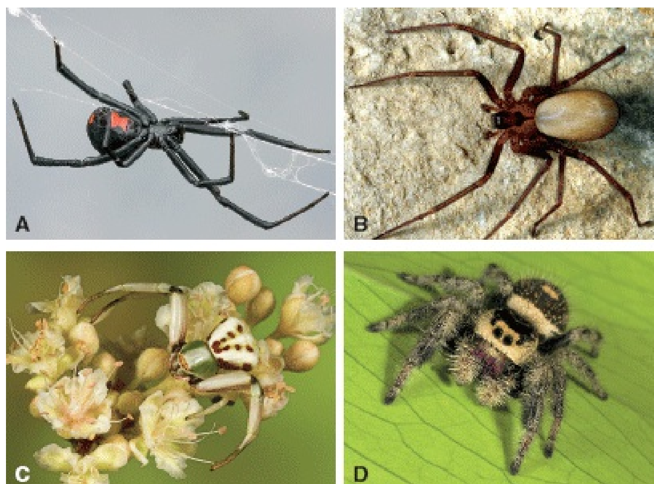


Figura 19.13 A. Uma viúva-negra, *Latrodectus mactans*. Note a “ampulheta” vermelha na face ventral do abdome. **B.** Uma aranha-marrom, *Loxosceles reclusa*, que é uma aranha venenosa de pequeno porte. Há uma pequena marca em forma de violino no cefalotórax. Seu veneno é hemolítico e perigoso. **C.** Uma aranha-caranguejo camuflada, *Misumenoides formosipes*, espera sua presa, um inseto. Sua coloração permite a ela se misturar às flores enquanto espera por um inseto em busca de pólen ou néctar. **D.** Uma aranha saltadora fêmea, *Phidippus regius*. Essa espécie possui uma excelente visão e persegue um inseto até que este esteja próximo o suficiente para ela saltar com uma precisão infalível e cravar sua quelícera na presa.

W. S. Bristowe (*The World of Spiders*. 1971 Rev. ed. London, Collins) estimou que em certas estações do ano, em um campo em Sussex, na Inglaterra, que havia permanecido sem nenhuma perturbação por vários anos, haveria uma população de cinco milhões de aranhas por hectare. Ele concluiu que tantas aranhas não poderiam competir a não ser pelo grande número de especializações que desenvolveram. Essas incluíam adaptações para condições de frio e de calor, de seca e de umidade, e de iluminação e de escuro.

Algumas aranhas capturam insetos grandes, e outras, apenas insetos pequenos; aranhas construtoras de teias capturam principalmente insetos voadores, enquanto as caçadoras perseguem aqueles que vivem sobre o solo. Algumas botam seus ovos na primavera, e outras, no final do verão. Algumas se alimentam durante o dia, outras à noite, e algumas desenvolveram um gosto desagradável para aves e certos insetos predadores. Assim como aconteceu com as aranhas, também aconteceu com outros artrópodes; suas adaptações são tantas e tão diversas que contribuem de maneira nada sutil ao seu longo sucesso.

Ordem Scorpionida | Escorpiões

Os escorpiões compreendem cerca de 1.400 espécies distribuídas por todo o mundo e, como as aranhas, são conhecidos desde o período Siluriano. Embora os escorpiões sejam mais comuns nas regiões tropicais e subtropicais, alguns ocorrem nas zonas temperadas. Os escorpiões em geral são recatados, escondendo-se em tocas ou sob objetos durante o dia e alimentando-se durante a noite. Alimentam-se amplamente de insetos e aranhas, que capturam com seus pedipalpos e dilaceram com as quelíceras.

Escorpiões que vivem em terrenos arenosos localizam suas presas sentindo as ondas da superfície que são geradas pelos movimentos dos insetos sobre ou dentro da areia. Essas ondas são detectadas por sensilas em fenda compostas localizadas no último segmento das pernas. Um escorpião pode localizar uma barata enterrando-se a 50 cm de distância e alcançá-la em três ou quatro movimentos rápidos.

Os tagmas dos escorpiões incluem um **cefalotórax** bem curto com quelíceras, pedipalpos, pernas, um par de olhos medianos grandes, e de dois a cinco pares de olhos laterais pequenos; um **pré-abdome** (mesossomo) de sete segmentos; e um **pós-abdome** (metassomo) longo e delgado, de cinco segmentos, que termina em um aguilhão (Figura 19.14A). As quelíceras são pequenas; os pedipalpos são grandes, quelados (terminando em forma de pinça); e os quatro pares de pernas locomotoras são longos e com oito artículos.

Na face ventral do abdome estão os pentes, ou **pécten**, que serve como órgão tátil utilizado para explorar o chão e para o reconhecimento sexual. O aguilhão do último segmento consiste em uma base bulbosa e uma ponta curva que injeta o veneno. O veneno da maioria das espécies é inofensivo aos seres humanos, mas pode provocar um inchaço doloroso. No entanto, a picada de certas espécies de *Androctonus* na África e *Centruroides* (Gr. *kenteō*, picar + *oura*, cauda + *oides*, forma) no México pode ser fatal caso um antiveneno não seja administrado. Em geral, as espécies maiores tendem a ser menos venenosas do que as menores e contam com sua maior força para dominar a presa.

Os escorpiões executam uma dança de acasalamento complexa, durante a qual o macho segura os pedipalpos da fêmea enquanto caminha para frente e para trás. Ele massageia as quelíceras da fêmea com as suas e, em algumas espécies, dá picadas na fêmea, no pedipalpo ou na margem do cefalotórax. A ação de picar é lenta e deliberada, e o aguilhão permanece no corpo da fêmea por vários minutos. Ambos os indivíduos permanecem imóveis durante esse período. Finalmente, o macho deposita um espermatóforo e puxa a fêmea para cima dele, enquanto a massa de espermatozoides é capturada pelo orifício genital feminino. Os escorpiões são verdadeiramente vivíparos; os embriões desenvolvem-se dentro do trato reprodutor das fêmeas. Após vários meses ou 1 ano de desenvolvimento, algo entre 1 e 100 jovens são produzidos, dependendo da espécie. Os jovens, que medem apenas alguns milímetros de comprimento, escalam a fêmea até atingir seu dorso, onde permanecem até um pouco depois da primeira muda (Figura 19.14A). Eles ficam maduros em 1 até 8 anos e podem viver até 15 anos.

Ordem Solpugida | Solífugos

Os solífugos são aracnídeos não venenosos que rasgam as presas com suas grandes quelíceras (Figura 19.14B). Eles variam em tamanho desde 1 cm até quase 15 cm. São comuns nos desertos tropicais e subtropicais nas Américas, no Oriente Médio, na Ásia e na África.

Ordem Opiliones | Opiliões

Os opiliões (Figura 19.14C) são comuns em todo o mundo e compreendem cerca de 5.000 espécies. São facilmente distintos das aranhas: o abdome e o cefalotórax são arredondados e amplamente fundidos, sem a constrição formada pelo pedicelo; o abdome apresenta segmentação externa; e eles têm apenas dois olhos, posicionados em um tubérculo do seu cefalotórax. São dotados de quatro pares de pernas, geralmente muito longas e finas, que terminam em minúsculas garras. Eles podem eliminar uma ou mais dessas pernas sem um efeito negativo aparente quando são seguras por um predador (ou pela mão humana).* As quelíceras terminam em uma pinça, e, embora carnívoros, eles frequentemente também são detritívoros.

Os opiliões não são venenosos e são inofensivos para os humanos. As glândulas odoríferas que se abrem no cefalotórax podem dissuadir alguns predadores com suas secreções nocivas. Além de alguns ácaros, os opiliões são os únicos entre os aracnídeos que são dotados de um pênis para transferência direta de espermatozoides; todos são ovíparos.

Tradicionalmente unidos aos Acari, alguns estudos indicam que Opiliones formam um clado com os escorpiões e duas ordens menores. Eles são o grupo-irmão dos escorpiões.

Ordem Acari | Ácaros e carrapatos

Os membros da ordem Acari são, sem dúvida, o grupo mais importante de aracnídeos do ponto de vista médico e econômico. Eles ultrapassam de longe as outras ordens em número de indivíduos e de espécies. Embora tenham sido descritas por volta de 40.000 espécies, alguns autores estimam que existam entre 500.000 e 1 milhão de espécies. Centenas de indivíduos de várias espécies de ácaros podem ser encontrados em uma pequena porção de folhiço em florestas. Os ácaros ocorrem por todo o mundo, nos ambientes terrestres e aquáticos, até mesmo estendendo-se por regiões muito inóspitas como desertos, regiões polares e fontes termais. Muitos ácaros são parasitos durante um ou mais estágios de seu ciclo de vida.

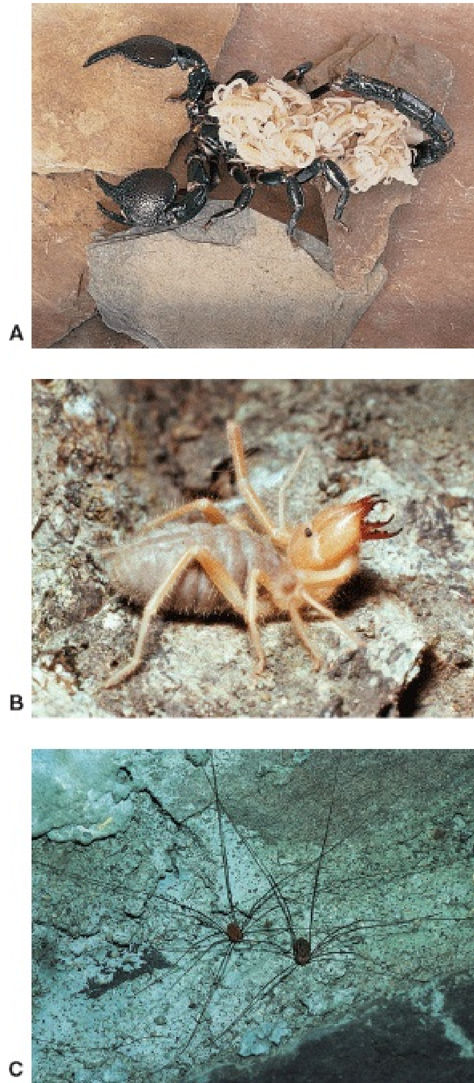


Figura 19.14 A. Um escorpião *Paninus imperator* (ordem Scorpionida), com os jovens que permanecem com sua mãe até que façam a primeira muda. **B.** Uma aranha camelo. **C.** Um opilião *Mitopus* sp. (ordem Opiliones). Os opiliões correm rapidamente utilizando suas pernas longas e delgadas. Como são sobretudo notáveis durante as épocas de colheita [no Hemisfério Norte], seu nome em inglês (*harvestmen*) deriva desse fato.

A maioria dos ácaros mede 1 mm de comprimento ou menos. Os carrapatos, que são apenas uma das subordens de Acari, têm tamanho que varia de alguns milímetros até, ocasionalmente, 3 cm. Um carrapato pode ficar enormemente distendido, cheio de sangue, depois de se alimentar em seu hospedeiro.

Os ácaros diferem de todos os outros aracnídeos por apresentar uma fusão completa entre cefalotórax e abdome, sem nenhum sinal de divisão externa ou segmentação (Figura 19.15). Suas peças bucais estão localizadas em uma pequena projeção anterior, o **capítulo**. O capítulo consiste principalmente em apêndices usados para a alimentação posicionados em volta da boca. Em cada lado da boca, existe uma quelícera, que funciona para perfurar, dilacerar ou agarrar o alimento. A forma das quelíceras varia bastante entre as diferentes famílias. Ao lado das quelíceras existe um par de pedipalpos segmentados, que também variam bastante em forma e função com relação à alimentação. Ventralmente, as bases dos pedipalpos fundem-se, dando origem ao **hipóstoma**, enquanto um **rostro**, ou **teto**, estende-se dorsalmente por cima da boca. Ácaros adultos têm, em geral, quatro pares de pernas, embora seja possível existir apenas de um a três pares em formas especializadas.





Figura 19.15 A. O carrapato *Ixodes pacificus* (ordem Acari) é o vetor para a bactéria *Borrelia burgdorferi* que causa a doença de Lyme. **B.** Ácaro aveludado, *Dinothrombium* sp. da África do Sul. Assim como ocorre com os micuins (*Trombicula*), somente as larvas de *Trombidium* são ectoparasitos. As ninfas e os adultos são animais de vida livre e alimentam-se de ovos de insetos e pequenos invertebrados.

A maioria dos ácaros transfere seus espermatozoides diretamente, mas muitas espécies utilizam espermatóforos. Do ovo eclode uma larva, de seis pernas, que é seguida de um ou mais estágios ninfais, com oito pernas, antes de atingir a fase adulta.

Muitas espécies de ácaros são totalmente de vida livre. *Dermatophagoides farinae* (Gr. *dermatos*, pele + *phagō*, comer + *eidos,* forma parecida) (Figura 19.16) e espécies aparentadas são habitantes de poeira domiciliar em todas as partes do mundo, e às vezes causam alergias e dermatites. Existem alguns ácaros marinhos, mas a maioria das espécies aquáticas habita água doce. Os ácaros aquáticos têm cerdas longas, em forma de pelo em suas pernas para natação, e suas larvas podem ser parasitos de invertebrados aquáticos. É esperado que organismos tão abundantes assim devam ser importantes ecologicamente, mas muitos ácaros têm efeitos mais diretos no nosso suprimento alimentar e saúde. Ácaros da família Tetranychidae são pragas agrícolas sérias em árvores frutíferas, algodão, trevo e em muitas outras plantas. Esses ácaros sugam os conteúdos das células vegetais, causando uma aparência variegada nas folhas (Figura 19.17), e constroem uma teia de proteção utilizando seda produzida por glândulas que se abrem na base das quelíceras. As larvas do gênero *Trombicula* são chamadas **micuins**. Alimentam-se dos tecidos dérmicos de vertebrados terrestres, incluindo os seres humanos, e podem causar uma dermatite irritante, mas eles não escavam nem permanecem grudados no hospedeiro. Algumas espécies de micuins transmitem um tipo de tifo. Os ácaros dos folículos pilosos, *Demodex* (Figura 19.18), aparentemente não transmitem doenças aos seres humanos; eles infestam a maioria de nós, embora não tenhamos consciência disso. Em alguns casos eles podem produzir uma leve dermatite. Outras espécies de *Demodex* e de outros gêneros podem causar sarna em animais domésticos. Os ácaros da sarna humana, *Sarcoptes scabiei* (Figura 19.19), causam uma coceira intensa enquanto escavam sob a pele. As infestações desses ácaros foram muito comuns durante a Segunda Guerra Mundial por causa das condições de superpopulação em que as pessoas foram forçadas a viver.



Figura 19.16 Microfotografia feita em um microscópio eletrônico de varredura de um ácaro de poeira domiciliar, *Dermatophagoides farinae*.



Figura 19.17 Dano causado às palmeiras *Chamaedorea* sp. por ácaros da família Tetranychidae (ordem Acari). Mais de 130 espécies dessa família ocorrem na América do Norte, e algumas são pragas sérias na agricultura. Os ácaros perfuram as células vegetais e sugam seu conteúdo, deixando as folhas com a aparência variegada observada na foto.

O cinturão inflamado e a coceira intensa que segue a picada de um micuim não é o resultado do ácaro penetrando na pele, como popularmente aceito. Na verdade, um micuim perfura a pele com suas quelíceras e injeta uma secreção salivar contendo enzimas potentes que liquefazem as células da pele. A pele humana responde defensivamente, formando um tubo endurecido que a larva usa como um canudo de refresco para se encher de fluido e células do hospedeiro. O ato de coçar geralmente remove o ácaro, mas deixa o tubo, que permanece uma fonte de irritação por vários dias.

Além das doenças que eles mesmos provocam, os ácaros estão entre os principais transmissores de doenças em todo o mundo, só perdendo para os mosquitos. Eles ultrapassam os outros artrópodes por transportar uma série de agentes infecciosos, incluindo riquétsias, vírus, bactérias, fungos e protistas do grupo dos Apicomplexa. Espécies do gênero *Ixodes* são vetores da mais comum das infecções transmitidas por artrópodes, nos EUA, a doença de Lyme (ver nota). Espécies de *Dermacentor* e outros carrapatos transmitem uma espécie de febre (a febre das Montanhas Rochosas). *Dermacentor* também transmite tularemia e agentes causadores de outras tantas doenças. A febre do gado é causada por um parasito Apicomplexa transmitido pelo carrapato-do-boi, *Rhipicephalus annulatus* (Figura 19.20). Muitos outros exemplos poderiam ser citados.

Aconteceu uma epidemia de artrite nos anos 1970 na cidade de Lyme, Connecticut. Conhecida posteriormente como doença de Lyme, essa doença é causada por uma bactéria e transmitida por carrapatos do gênero Ixodes. Agora existem milhares de casos registrados por ano na Europa e na América do Norte, e novos casos vêm sendo registrados no Japão, na Austrália e na África do Sul. Muitas pessoas picadas pelos carrapatos infectados recuperam-se rapidamente ou não contraem a doença. Outras, se não forem tratadas nos estágios iniciais, desenvolvem uma doença crônica e incapacitante.

SUBFILO MYRIAPODA

O termo "miriápode", que significa "com muitos pés", descreve os membros de quatro classes do subfilo Myriapoda que evoluíram um padrão de dois tagmas – cabeça e tronco – com apêndices pareados na maioria ou em todos os segmentos do tronco. Os miriápodes incluem Chilopoda (lacraias, centopeias), Diplopoda (milípedes), Pauropoda e Symphyla (Figura

19.21).

Os miriápodes utilizam traqueias para transportar os gases respiratórios diretamente para todas as células do corpo de maneira semelhante aos onicóforos (Capítulo 18) e alguns aracnídeos, porém os sistemas traqueais provavelmente evoluíram independentemente em cada grupo.

A excreção normalmente ocorre através de túbulos de Malpighi, mas estes evoluíram independentemente dos túbulos de Malpighi encontrados em Chelicerata.

Classe Chilopoda

Chilopoda (Gr. *cheilos*, margem, lábio + *pous, podos*, pé), lacraias ou centopeias, são formas terrestres com corpos relativamente achatados. As centopeias preferem locais úmidos, como debaixo de troncos, casca de árvore e pedras. São animais carnívoros muito ágeis, vivendo à base de baratas e outros insetos, e de minhocas. Matam suas presas utilizando suas forcípulas com veneno e, então, maceram suas presas com as mandíbulas. A maior centopeia do mundo, *Scolopendra gigantea*, tem quase 30 cm de comprimento. As centopeias do gênero *Scutigera* (L. *scutum*, escudo + *gera*, possuir), que têm 15 pares de pernas, são muito menores e frequentemente observadas correndo em banheiros e lugares úmidos, onde capturam insetos. A maioria das espécies de centopeias é inofensiva aos seres humanos, embora muitas tropicais sejam perigosas. Existem cerca de 3.000 espécies espalhadas pelo mundo.

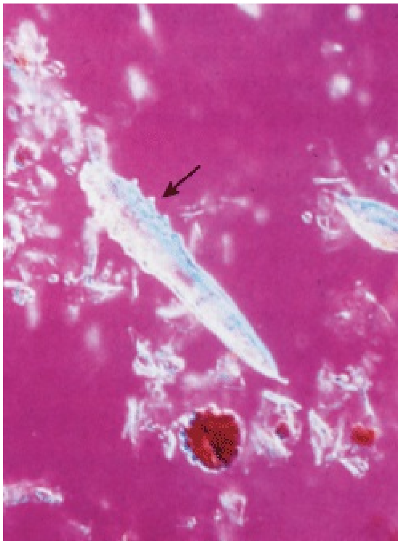


Figura 19.18 *Demodex folliculorum*, o ácaro que vive nos folículos pilosos dos seres humanos.

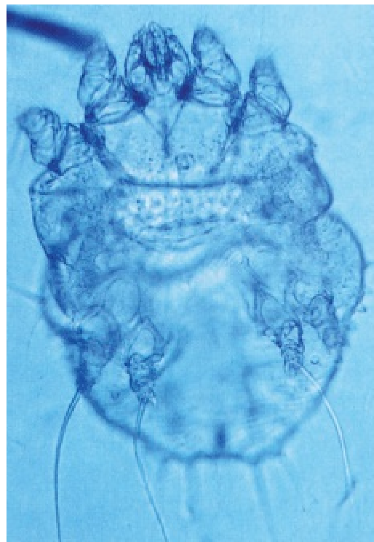


Figura 19.19 *Sarcoptes scabiei*, o ácaro da sarna humana.

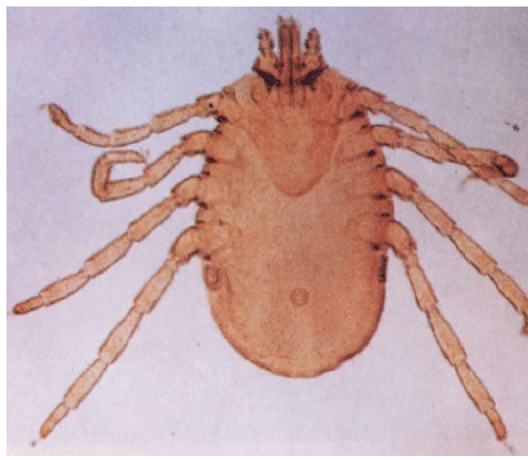


Figura 19.20 *Rhipicephalus annulatus*, um carrapato que transmite a febre do gado do Texas.

Myriapoda

Diplopoda
Pauropoda
Chilopoda
Symphyla

Dois pares de pernas por segmento
Perda dos olhos
Perda do sistema circulatório
Antenas ramificadas
Primeiro par de pernas modificado como forcípula
Fiandeiras no 13º segmento do tronco
Perda dos olhos
Segundas maxilas formam o labro
Membros do tronco anterior suprimido
Segunda maxila perdida
Gnatoquilário
Coalescência mediana das maxilas
Presas de veneno
Perda dos olhos compostos
Glândulas repugnatórias
Órgãos do Tömösvary

Figura 19.21 Cladograma mostrando as relações hipotéticas dos miriápodes. Os órgãos de Tömösvary são órgãos sensoriais únicos que se abrem nas bases das antenas, e as glândulas repugnatórias, localizadas em certos segmentos ou nas pernas, secretam uma substância repugnante para defesa. Nos diplópodes e paurópodes, o gnatoquilário é formado pela fusão das primeiras maxilas, e o colo é um tergito em forma de colar do primeiro segmento do tronco.

Fonte: Modificada de R. C. Brusca and G. J. Brusca, Invertebrates, *Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, 1990*.

Os corpos das centopeias podem conter de alguns poucos até 177 segmentos (Figura 19.22). Cada segmento, com exceção daquele logo após a cabeça e dos dois últimos do corpo, tem um par de pernas articuladas. Os apêndices do primeiro segmento estão modificados e formam garras com veneno.* O último par de pernas é mais longo do que os outros com função sensorial.

Os apêndices da cabeça são semelhantes aos de um inseto (Figura 19.22B). Existe um par de antenas, um par de mandíbulas e um ou dois pares de maxilas. O par de olhos no lado dorsal da cabeça consiste em grupos de ocelos.


A

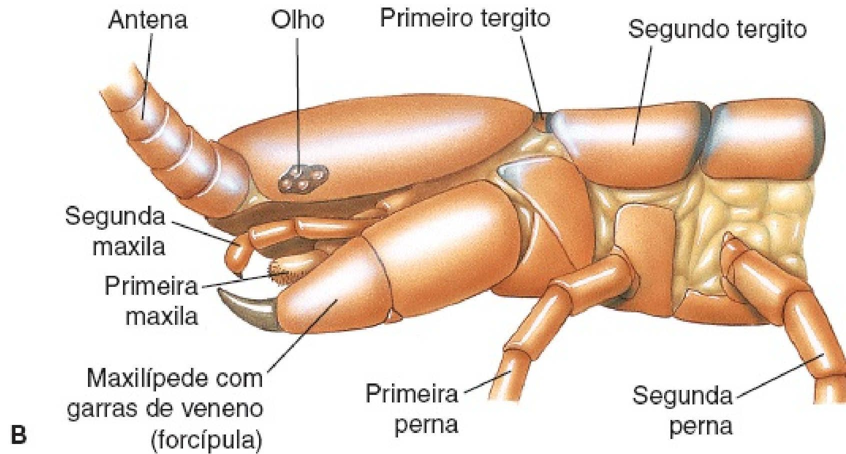


Figura 19.22 A. Uma centopeia, *Scolopendra heros*, em cima de uma pedra coberta por liquens. Ela ocorre na região central dos EUA, desde o Texas até o Colorado, e pode ter mais de 15 cm de comprimento. Como todas as centopeias, ela é carnívora e utiliza o par de forcípulas com veneno do primeiro segmento para matar a presa. **B.** Cabeça de uma centopeia.

O sistema digestivo é um tubo reto, em cujo trecho anterior abrem-se as glândulas salivares. Dois pares de túbulos de Malpighi abrem-se na porção final do intestino. Existe um coração alongado com um par de artérias para cada segmento. O coração tem uma série de óstios que permitem o retorno do sangue para o coração a partir da hemocele. A respiração dá-se através de um sistema traqueal de tubos aéreos ramificados que se originam de um par de espiráculos em cada segmento. O sistema nervoso segue o modelo típico dos artrópodes, também existindo um sistema nervoso visceral.

Os sexos são separados, com gônadas ímpares e ductos pares. Algumas centopeias são ovíparas e outras são vivíparas. Os jovens são semelhantes aos adultos quanto à forma do corpo e não sofrem metamorfose.

Classe Diplopoda

Os Diplopoda (Gr. *diploo*, duplo, dois + *pous, podos*, pé) são geralmente denominados milípedes, que significa literalmente "mil pés" (Figura 19.23A). Os milípedes não são tão ativos como as centopeias. Eles caminham com um movimento lento e gracioso, não serpenteando como as centopeias. Preferem locais escuros e úmidos debaixo de troncos ou pedras. A maioria é herbívora, alimentando-se de matéria vegetal em decomposição, embora algumas vezes alimentem-se de vegetais vivos. Os milípedes são animais de movimentos lentos e podem se enrolar quando perturbados. Muitos milípedes também se protegem de predadores produzindo fluidos tóxicos ou repelentes em glândulas especiais (**glândulas repugnatórias**), localizadas ao longo da lateral do corpo. Exemplos comuns dessa classe são *Spirobolus* e *Julus*, ambos com distribuição ampla. Existem mais de 10.000 espécies de milípedes por todo o mundo.

O corpo cilíndrico de um milípede é formado por 25 a mais de 100 segmentos. Seu tórax curto consiste em quatro segmentos, cada um com um par de pernas. Cada segmento abdominal tem dois pares de pernas, dando a impressão de mil pés. O exoesqueleto dos milípedes é reforçado com carbonato de cálcio.

A cabeça tem dois grupos de olhos simples e um par de antenas, um par de mandíbulas e um de maxilas (Figura 19.23B). A estrutura geral do corpo é semelhante à das centopeias. Dois pares de espiráculos, em cada segmento abdominal, abrem-se em câmaras de ar que se conectam aos tubos aéreos traqueais. Há duas aberturas genitais próximas da extremidade anterior.

Na maioria dos milípedes, os apêndices do sétimo segmento são especializados como órgãos copulatórios. Depois que os milípedes copulam, as fêmeas depositam seus ovos em um ninho e os guardam com cuidado. Curiosamente, as formas larvais têm apenas um par de pernas em cada segmento.

Classe Pauropoda

Pauropoda (Gr. *pauros*, pequeno + *pous, podos*, pés) é um grupo de miriápodes diminutos (2 mm ou menos), de corpo mole, que somam quase 500 espécies. Embora amplamente distribuídos, os paurópodes são os miriápodes menos conhecidos. Vivem em solo úmido, serapilheira, ou matéria vegetal em decomposição e sob casca de árvore e detritos.



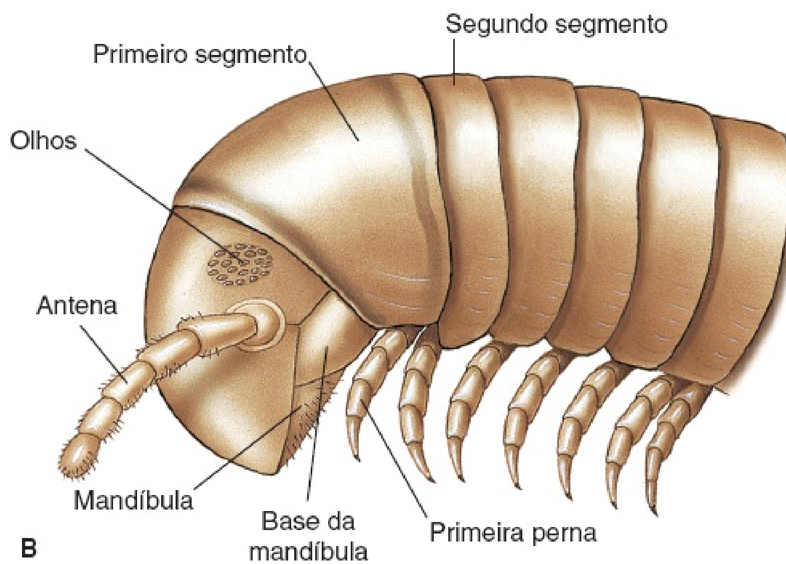


Figura 19.23 A. Um par de milípedes da África do Sul em acasalamento. **B.** Cabeça de um milípede.

O comportamento reprodutivo de *Scutigerella* (Figura 19.24B) é incomum. O macho coloca um espermatóforo no ápice de uma haste. Quando a fêmea acha o espermatóforo, ela o recolhe em sua boca, e armazena o esperma em bolsas especiais na boca. Então, ela remove os ovos de seu gonóporo com a boca e adere-os a musgo ou líquen, ou a paredes de frestas, cobrindo-os com um pouco de sêmen, enquanto os manipula, fazendo com que sejam fertilizados. Os jovens apresentam, inicialmente, apenas seis ou sete pares de pernas e o desenvolvimento é direto.

Os paurópodes têm uma pequena cabeça com antenas ramificadas sem olhos verdadeiros (Figura 19.24A). Seus 12 segmentos do tronco geralmente têm nove pares de pernas (não existem pernas no primeiro nem nos dois últimos segmentos do corpo). Eles têm apenas uma placa tergal (dorsal) cobrindo cada dois segmentos.

Não existem traqueias, espiráculos e sistema circulatório. Os paurópodes são provavelmente parentes mais próximos dos diplópodes.

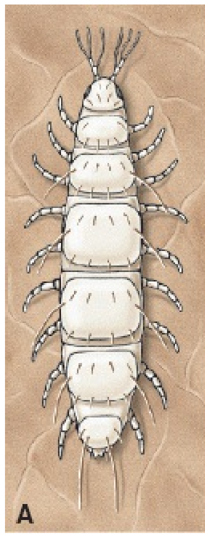




Figura 19.24 A. Pauropoda. Os paurópodes são miriápodes diminutos e esbranquiçados com antenas com três ramificações e nove pares de pernas. Vivem em serapilheira e sob pedras. Não possuem olhos, mas têm órgãos sensores que se assemelham a olhos. **B.** *Scutigerella*, um sínfilo, é um miriápode diminuto e esbranquiçado que pode ser uma praga em estufas de plantas.

Classe Symphyla

Symphyla (Gr. *sym*, junto + *phylon*, tribo) constituem animais pequenos (2 a 10 mm) com corpos semelhantes ao das centopeias (Figura 19.24B). Vivem em húmus, folhas decompostas e detrito. *Scutigerella* (L. diminutivo de *Scutigera*) são pragas frequentes de vegetais e flores, particularmente em estufas de plantas. Eles têm um corpo mole, com 14 segmentos, 12 deles com pernas, e um par de fiandeiras. As antenas são longas e não ramificadas.

Os sínfilos não têm olhos, mas sim poros sensoriais na base das antenas. O sistema traqueal é limitado a um par de espiráculos na cabeça e tubos traqueais apenas nos segmentos anteriores. Somente 160 espécies foram descritas.

FILOGENIA E IRRADIAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

Os artrópodes atuais estão divididos entre quatro subfilos. As relações entre os subfilos são controversas, porém o táxon Pancrustacea, que contém os hexápodes e crustáceos, é bem sustentado. Qual subfilo é o grupo-irmão de Pancrustacea? De acordo com a hipótese dos mandibulados, Myriapoda está agrupado com Pancrustacea.

Os biólogos assumem que o artrópode ancestral tinha um corpo segmentado com um par de apêndices por segmento. Ao longo da evolução, os segmentos adjacentes se fundiram, formando as regiões do corpo (tagmas). Quantos segmentos contribuíram para a cabeça em cada grupo de artrópodes? Os estudos de genes *Hox* indicam que pelo menos os cinco primeiros segmentos fundiram-se para formar o tagma da cabeça em todos os quatro subfilos atuais. É surpreendente encontrar o mesmo padrão de fusão nos quelicerados assim como em outros subfilos, considerando-se que uma cabeça não é algo imediatamente óbvio em um quelicerado. O corpo das aranhas tem dois tagmas: prossoma, ou cefalotórax, e opistossoma, ou abdome. A cabeça é parte do prossoma? Comparações de genes *Hox* indicam que o prossoma inteiro corresponde à cabeça dos outros artrópodes.

Os estudos das cabeças dos picnogônidos foram utilizados para detectar a posição filogenética desses animais estranhos. As aranhas-do-mar têm um corpo delgado e quelíceras incomuns. Houve especulações de que os picnogônidos não seriam quelicerados, mas, em vez disso, o grupo-irmão de todos os outros artrópodes. Nos primeiros fósseis de artrópodes, os apêndices emergiam a partir do primeiro segmento da cabeça, mas nas aranhas e límulos, as quelíceras e os nervos que as controlam originam-se a partir do segundo segmento durante o desenvolvimento inicial. Os estudos iniciais dos padrões dos nervos em larvas de aranhas-do-mar indicam que suas quelíceras surgem, e são controladas, a partir do primeiro segmento. Se esse resultado for confirmado, os picnogônidos seriam considerados o grupo-irmão para todos os outros artrópodes. Entretanto, estudos subsequentes que utilizaram a expressão do gene *Hox* para definir os limites dos segmentos não corroboraram esse resultado. As aranhas-do-mar permanecem dentro do subfilo Chelicerata. Elas e todos os artrópodes atuais apresentam apêndices cefálicos que surgem a partir da região da cabeça que corresponde ao segundo segmento.

Outra área controversa da biologia dos artrópodes na qual os estudos genéticos demonstraram ser úteis enfoca a evolução e a antiguidade dos apêndices unirremes e birremes. Os hexápodes e os miriápodes apresentam apêndices unirremes, mas os trilobitas e alguns crustáceos, apêndices birremes. Se o apêndice ancestral era birreme, então a mudança para apêndices unirremes deve ter ocorrido em uma linhagem cujos descendentes agora têm essa característica. Tal raciocínio levou os biólogos a agrupar os hexápodes com os miriápodes, mas as filogenias utilizando caracteres moleculares repetidamente colocam os hexápodes com os crustáceos. Seria possível que o membro unirreme tenha evoluído mais de uma vez? Essa questão seria respondida mais facilmente se a base genética da estrutura do membro fosse compreendida. Estudos da determinação genética da ramificação dos membros mostram que a modulação da expressão de um gene (*Distal-less*, ou *Dll*) determina o número de ramos dos membros (ver Capítulo 19). A expressão gênica pode ser modificada dentro de uma linhagem, de forma que o número atual de ramificações de membros provavelmente não é homólogo.

O número de apêndices por segmento é outro caráter variável em Arthropoda. Considera-se que o artrópode ancestral tivesse um par por segmento. Os milípedes, da classe Diplopoda, apresentam dois pares de apêndices na maioria dos segmentos do tronco. Teria o padrão dos milípedes se originado pela repetida fusão de dois segmentos do ancestral? Talvez sim, mas a expressão do gene *Distal-less* também poderia ter um papel aqui. As larvas de milípedes apresentam apenas um par de apêndices por segmento.

Diversificação adaptativa

Os artrópodes demonstram múltiplas tendências evolutivas no sentido de apresentarem uma tagmose pronunciada resultante da diferenciação ou fusão dos segmentos, dando origem a combinações resultantes em diferentes tagmas, como cabeça e tronco; cabeça, tórax e abdome; ou cefalotórax (fusão entre cabeça e tórax) e abdome. A condição ancestral dos artrópodes é ter apêndices semelhantes em cada segmento. As formas mais derivadas têm apêndices especializados para funções específicas, ou alguns segmentos sem apêndices por completo.

Classificação do filo Arthropoda

Subfilo Trilobita (Gr. *tri*, três + *lobos*, lobo): **trilobitas.** Todas as formas extintas; do Cambriano ao Carbonífero; corpo dividido por duas depressões longitudinais em três lobos; cabeça, tórax e abdome distintos; apêndices birremes (com dois ramos).

Subfilo Chelicerata (Gr. *chēlē*, garra + *keras*, chifre + *ata*, sufixo de grupo): **euriptéridos, límulos, aranhas, carrapatos.** Primeiro par de apêndices modificados, formando as quelíceras; um par de pedipalpos e quatro pares de pernas; sem antenas, sem mandíbulas; cefalotórax e abdome geralmente não segmentados.

Subfilo Myriapoda (Gr. *myrias*, miríade + *pous, podos,* pé): **miriápodes.** Todos apêndices unirremes; apêndices da cabeça constituídos por um par de antenas, um par de mandíbulas e um ou dois pares de maxilas.

Subfilo Crustacea (L. *crusta*, concha + *acea*, sufixo de grupo): **crustáceos.** A maioria aquática, com brânquias; cefalotórax geralmente com uma carapaça dorsal; apêndices birremes, modificados para várias funções. Apêndices cefálicos constituídos por dois pares de antenas, um par de mandíbulas e dois pares de maxilas. O desenvolvimento apresenta primitivamente um estágio de náuplio (ver classificação dos crustáceos no Capítulo 20).

Subfilo Hexapoda (Gr. *hex*, seis + *pous, podos*, pé): **hexápodes.** Corpo com cabeça, tórax e abdome distintos; um par de antenas; peças bucais modificadas para diferentes hábitos alimentares; cabeça com seis segmentos fundidos; tórax com três segmentos; abdome com número variável de segmentos, normalmente 11; tórax com dois pares de asas (algumas vezes, um par ou nenhum) e três pares de pernas articuladas; sexos separados; normalmente ovíparos; metamorfose gradual ou abrupta.

Classificação do subfilo Chelicerata

Classe Merostomata (Gr. *mēros*, coxa + *stoma*, boca + *ata*, sufixo de grupo): **quelicerados aquáticos.** Cefalotórax e abdome; olhos compostos laterais; apêndices com brânquias; télson pontiagudo; subclasses Eurypterida (todos extintos) e Xiphosurida, os límulos. Exemplo: *Limulus*.

Classe Pycnogonida (Gr. *pyknos*, compacto + *gony*, joelho, ângulo): **aranhas-do-mar.** Pequenos (3 a 4 mm), mas alguns alcançam 500 mm; corpo

reduzido basicamente ao cefalotórax; abdome minúsculo; geralmente com quatro pares de longas pernas locomotoras (alguns com cinco ou seis pares); boca localizada em uma longa probóscide; quatro olhos simples; sem sistema respiratório nem excretor. Exemplo: *Pycnogonum*.

Classe Arachnida (Gr. *arachnē*, aranha): **escorpiões, aranhas, ácaros, carrapatos, opiliões.** Quatro pares de pernas; abdome segmentado ou não, com ou sem apêndices, e geralmente distinto do cefalotórax; respiração através de brânquias, traqueias ou pulmões foliáceos; excreção através de túbulos de Malpighi e/ou glândulas coxais; cérebro bilobado dorsal conectado a massa ganglionar ventral com nervos, olhos simples; principalmente ovíparos; sem metamorfose verdadeira. Exemplos: *Argiope*, *Centruroides*.

Classificação do subfilo Myriapoda

Classe Diplopoda (Gr. *diploos*, duplo + *pous*, *podos*, pé): **piolhos-de-cobra.** Corpo quase cilíndrico; cabeça com antenas curtas e olhos simples; corpo com um número variável de segmento; pernas curtas, geralmente dois pares de pernas por segmento; ovíparos. Exemplos: *Julus*, *Spirobolus*.

Classe Chilopoda (Gr. *cheilos*, lábio + *pous*, *podos*, pé): **centopeias**. Corpo achatado dorsoventralmente; número variável de segmentos, cada um com um par de pernas; um par de antenas longas; ovíparos. Exemplos: *Cermatia*, *Lithobius*, *Geophilus*.

Classe Pauropoda (Gr. *pauros*, pequeno + *pous*, *podos*, pé): **paurópodes**. Minúsculos (1 a 1,5 mm); corpo cilíndrico constituído por segmentos duplos e apresentando 9 ou 10 pares de pernas; sem olhos. Exemplos: *Pauropus, Allopauropus*.

Classe Symphyla (Gr. *syn*, junto + *phylē*, tribo): **centopeia de jardim.** Delgados (1 a 8 mm), com uma antena longa e filiforme; corpo constituído por 15 a 22 segmentos com 10 a 12 pares de pernas; sem olhos. Exemplo: *Scutigerella*.

Boa parte da incrível diversidade dos artrópodes parece ter evoluído por causa da especialização e modificação de seu exoesqueleto cuticular e de seus apêndices articulados, produzindo uma grande variedade de adaptações locomotoras e alimentares.

Embora as adaptações e especializações tornadas possíveis pelo exoesqueleto cuticular nos artrópodes e outras características morfológicas e comportamentais possam ter favorecido uma alta diversidade, um outro fator importante que assegurou o incrível sucesso evolutivo dos artrópodes foi, sem dúvida, seu tamanho reduzido de corpo, o qual permitiu o acesso a um número muito maior de tipos de nichos especializados do que estaria disponível para organismos maiores.

Resumo

Arthropoda é o maior, mais abundante e mais diverso filo dos animais. Os artrópodes são protostômios, ecdisozoários, celomados, segmentados com sistemas de órgãos bem desenvolvidos. A maioria apresenta uma tagmose marcante. Eles ocorrem em, virtualmente, todos os ambientes que sejam capazes de dar suporte à vida. Talvez mais que qualquer outro fator independente, a prevalência dos artrópodes pode ser explicada pelas adaptações que foram possibilitadas pela presença do exoesqueleto cuticular e pelo tamanho reduzido. Outros elementos importantes são apêndices articulados, respiração traqueal, órgãos sensoriais eficientes, comportamento complexo e metamorfose.

Os trilobitas foram um subfilo dominante durante a era Paleozoica, mas agora estão extintos. Os membros do subfilo Chelicerata não têm antenas, e os principais apêndices relacionados com a alimentação são as quelíceras. Além disso, têm um par de pedipalpos (que podem ser semelhantes às pernas locomotoras) e quatro pares de pernas locomotoras. A classe Merostomata inclui os euriptéridos, extintos, e os límulos, um grupo bastante antigo, mas ainda com representantes atuais. A classe Pycnogonida inclui as aranhas-do-mar, que são animais pequenos e estranhos, dotados de uma probóscide sugadora e um abdome vestigial. A grande maioria dos quelicerados atuais pertence à classe Arachnida: aranhas (ordem Araneae), escorpiões (ordem Scorpiones), opiliões (ordem Opiliones), ácaros e carrapatos (ordem Acari), entre outros.

Os tagmas da maioria das aranhas (cefalotórax e abdome) não têm segmentação externa e são unidos por um pedicelo, que parece uma cintura. As aranhas são predadoras, e suas quelíceras estão providas de glândulas de veneno usadas para paralisar ou matar as presas. Elas respiram através de pulmões foliáceos, traqueias ou ambos. As aranhas podem tecer seda, que utilizam para diversos fins, incluindo teias para captura de presas, em alguns casos.

As características distintivas dos escorpiões são seus pedipalpos grandes e quelados e seu abdome claramente

segmentado, com um aguilhão terminal. Os opiliões têm corpo pequeno e oval,* com pernas bem longas e delgadas. O abdome é segmentado e amplamente ligado ao cefalotórax.

O cefalotórax e o abdome de ácaros e carrapatos estão completamente fundidos, e as peças bucais estão posicionadas em um *capitulum* anterior. Assim como as aranhas, alguns ácaros podem tecer seda. Os ácaros são os mais numerosos dentre todos os aracnídeos; alguns são importantes vetores de doenças, e outros são sérias pragas de plantas.

Os membros do subfilo Myriapoda têm uma cabeça seguida por uma série de segmentos do tronco. Os miriápodes mais familiares são as centopeias predadoras, e os milípedes herbívoros.

Questões de revisão

1. Quais são as características mais importantes que distinguem os artrópodes?
2. Dê o nome dos subfilos dos artrópodes, e apresente alguns exemplos de cada um.
3. Discuta sucintamente sobre a contribuição da cutícula no sucesso dos artrópodes, e dê o nome de outros fatores que contribuíram para esse sucesso.
4. Como os tagmas são formados?
5. O que é um trilobita?
6. Quais são os apêndices característicos de quelicerados?
7. Descreva sucintamente as características morfológicas distintivas de cada um dos seguintes grupos: euriptéridos, límulos e picnogônidos.
8. Por que os límulos estão no mesmo subfilo das aranhas?
9. Quais são os tagmas dos aracnídeos, e quais desses tagmas apresentam apêndices?
10. Descreva o mecanismo de cada uma das seguintes características das aranhas: alimentação, excreção, percepção sensorial, tecedura de teias e reprodução.
11. É verdade que a teia das aranhas é mais forte que o aço?
12. Quais são as aranhas mais importantes dos EUA por serem perigosas para os seres humanos? Como atua seu veneno?
13. Como as aranhas podem ser benéficas para os seres humanos?
14. Apresente como se pode distinguir cada uma das seguintes ordens entre si: Araneae, Scorpiones, Opiliones e Acari.
15. Discuta qual é a importância econômica e médica dos membros da ordem Acari para a saúde dos seres humanos.
16. Que tipo de artrópodes são os micuins?
17. Como as centopeias capturam e dominam suas presas?
18. Quais os miriápodes que ocorrem em solo úmido ou na serapilheira?

Para aprofundar seu raciocínio. A alimentação por filtração é um meio muito comum para coletar alimento da água, porém esse método é raramente utilizado no meio terrestre. Por que as aranhas que tecem teias poderiam ser consideradas animais filtradores?

Referências selecionadas

Abe, F. R., and B. S. Lieberman. 2009. The nature of evolutionary radiations: A case study involving Devonian trilobites. Evol. Biol. **36:**225-234. *Um estudo interessante sobre especiação que envolve vicariância e nível do mar variável.*

Averof, M. 1998. Evolutionary biology: origin of the spider's head. Nature **395:**436-437. *Resumo da pesquisa sobre homologia da cabeça no subfilo dos artrópodes.*

Bowman, A. S., J. W. Dillwith, and J. R. Sauer. 1996. Tick salivary prostaglandins: presence, origin and significance. Parasitol. Today **12:**388-396. *As prostaglandinas do carrapato agem como imunossupressores, anticoagulantes e analgésicos. Eles permitem que o carrapato alimente-se por um longo período de tempo sem que ocorra coagulação do sangue, reação inflamatória ou sem que o hospedeiro o desaloje.*

Eldridge, B. F., and J. D. Edman (eds). 2004, rev. ed. Medical entomology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. *A melhor referência atualmente disponível.*

Foelix, R. F. 1996 2011, ed. 3. Biology of spiders. New York, Oxford University Press. *Um livro abrangente com referências interessantes; tanto para iniciantes como para profissionais.*

Hubbell, S. 1997. Trouble with honeybees. Nat. Hist. **106:**32-43. *Os ácaros parasitários* (Varroa jacobsoni *na larva da abelha e* Acarapis woodi *na traqueia dos adultos) causam graves perdas entre as abelhas.*

Jager, M., J. Murienne, C. Clabaut, J. Deutsch, H. Le Guyader, and M. Manuel. 2006. Homology of arthropod anterior appendages revealed by *Hox* gene expression in a sea spider. Nature **441:**506-508. *Limites de segmento nas cabeças de aranhas do mar mostram que os quelíforos (quelíceras) originam-se do segundo segmento da cabeça.*

Luoma, J. R. 2001. The removable feast. Audubon **103**(3):48-54. *Durante maio e junho, grandes números de caranguejos-ferradura ascendem às margens dos estados do Atlântico dos EUA para reproduzir-se e colocar ovos. Desde 1980, eles têm sido capturados como alimento e usados como isca. Essa prática levou a sérios declínios nas populações de* Limulus*, com o declínio associado nas populações de aves migratórias da costa que se alimentam dos ovos de* Limulus.

Mallatt, J., J. R. Garey, and J. W. Shultz. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28 s and 18 s rRNA gene sequences to classify arthropods and their kin. Mol. Phylogen. Evol. **31:**178-191. *Os resultados indicam que os Crustacea são parafiléticos sem hexápodes, mas que os Pancrustacea são um grupo monofilético, que os quelicerados e miriápodes são um táxon-irmão e que os Panarthropoda são um grupo monofilético. Não houve embasamento para um clado mandibulado.*

McDaniel, B. 1979. How to know the ticks and mites. Dubuque, Iowa, William C. Brown Publishers. *Referências úteis e bem-ilustradas aos gêneros e às categorias superiores de carrapatos e ácaros nos Estados Unidos.*

Ostfeld, R. S. 1997. The ecology of Lyme-disease risk. Am. Sci. **85:**338-346. *A doença de Lyme, causada por uma bactéria transmitida por carrapatos, foi relatada em 48 dos 50 Estados Unidos e parece estar aumentando em frequência e distribuição geográfica.*

Polis, G. A. (ed). 1990. The biology of scorpions. Stanford, California, Stanford University Press. *O editor reúne um resumo legível do que é conhecido sobre escorpiões.*

Rota-Stabelli, O., L. Campbell, H. Brinkmann, G. D. Edgecombe, S. J. Longhorn, K. J. Peterson, D. Pisani, H. Philippe, and M. J. Telford. 2011. A congruent solution to arthropod phylogeny: phylogenomics, microRNAs and morphology support monophyletic Mandibulata. *Proc. R. Soc. B* **278:**298-306. *Várias linhas de evidência sugerem que os miriápodes são o táxon-irmão dos Pancrustacea, resultando em um clado de artrópodes que compartilham mandíbulas.*

Rota-Stabelli, O., E. Kayal, D. Gleeson, J. Daub, J. L. Boore, M. J. Telford, D. Pisani, M. Blaxter, and D. V. Lavrov. 2010. Ecdysozoan mitogenomics: evidence for a common origin of the legged invertebrates, the Panarthropoda. Genome Biol. Evol. **2**:425-440. *É fornecido embasamento à hipótese da mandíbula para as relações de artrópodes.*

Suter, R. B. 1999. Walking on water. Am. Sci. **87:**154-159. *As aranhas pescadoras* (Dolomedes) *dependem da tensão da superfície para caminhar sobre a água.*

Weaver, D. C. 1999. Mysterious fevers. Discover **20:**37-40. *A ehrlichiose é causada por um parasita bacteriano dos leucócitos transmitido por carrapatos.*

* N.T.: *Demodex* alimenta-se da secreção dos folículos pilosos, não sendo, portanto, um parasito.

* N.T.: Os dois gêneros estão representados no Brasil, porém com espécies diferentes, com caracterização distinta.

* N.T.: Essa caracterização e capacidade de eliminação das pernas só ocorre em uma das subordens, que é mais comum no Hemisfério Norte. Os opiliões mais frequentes na região Neotropical não têm essa capacidade.

* N.T.: Forcípulas.

* N.T.: Esse tipo de corpo é característico dos opiliões do Hemisfério Norte. Embora existam opiliões assim na América do Sul, os mais comuns têm um corpo mais robusto e trapezoidal ou retangular.

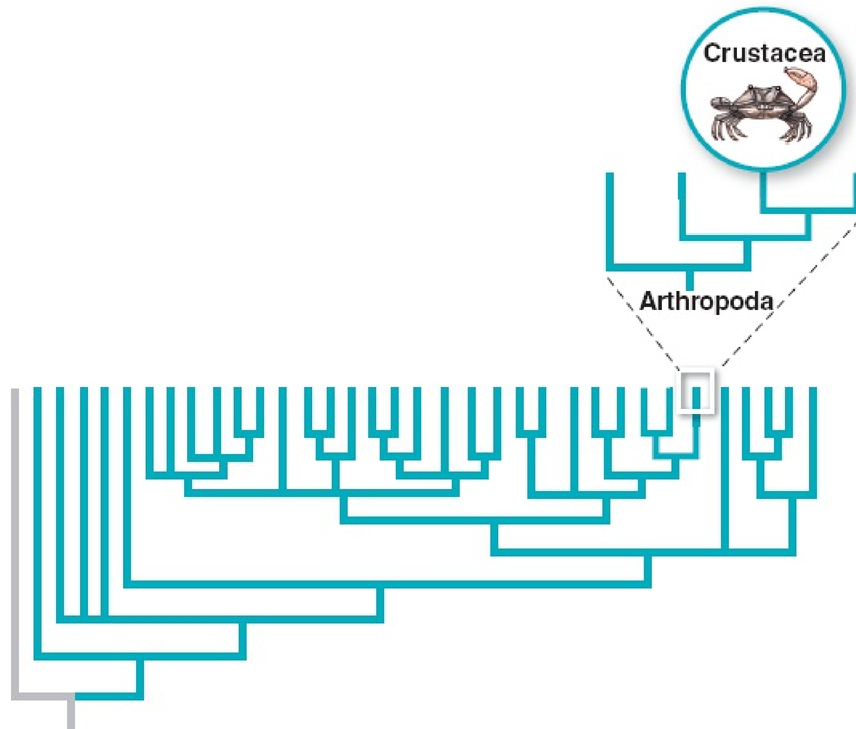
CAPÍTULO 20

Crustáceos

- **FILO ARTHROPODA**
  - Subfilo Crustacea



Um caranguejo aratu-vermelho, *Grapsus grapsus*, das Ilhas Galápagos.



"Insetos do Mar"

Os crustáceos (L. *crusta*, concha) são assim denominados porque a maioria porta um revestimento endurecido. Mais de 67.000 espécies foram descritas e, provavelmente, as existentes correspondam a várias vezes esse número. As espécies comestíveis são as mais familiares às pessoas, como, por exemplo, lagostas, lagostins, camarões e caranguejos. Além desses

crustáceos com exoesqueleto bastante calcificado, há uma fantástica quantidade de formas pouco familiares, como copépodes, ostrácodes, pulgas-d'água, anfípodes ectoparasitos de baleias, notóstracos e o *krill*. Eles preenchem uma ampla variedade de papéis ecológicos e mostram enorme variação em suas características morfológicas, tornando singularmente difícil uma descrição satisfatória desse grupo como um todo.

Vivemos na Idade dos Artrópodes, a despeito de nosso apego antropocêntrico ao termo Idade dos Mamíferos, uma denominação tradicional da era atual. Insetos e crustáceos somados compõem mais de 80% de todas as espécies animais descritas. Tais como os insetos se espalham pelos *habitats* terrestres (mais de um milhão de espécies descritas e incontáveis bilhões de indivíduos), os crustáceos abundam nos oceanos, lagos e rios. Alguns caminham, arrastam-se ou enterram-se no fundo, outros (como as cracas) são sésseis. Alguns nadam próximo à superfície, outros em camadas inferiores e muitos são formas microscópicas, delicadas, que flutuam como parte do plâncton nos oceanos ou lagos. De fato, é provável que os animais mais abundantes do mundo sejam os copépodes do gênero *Calanus*. Em reconhecimento à sua dominância nos *habitats* marinhos, é compreensível que os crustáceos tenham sido chamados "insetos do mar".

Os artrópodes atuais são divididos em quatro subfilos (ver Figura 19.2). Crustacea e Hexapoda compartilham cinco características derivadas e estão unidos no clado Pancrustacea (Figura 20.1). Descrevemos os crustáceos e hexápodes como táxons-irmãos, mas algumas filogenias baseadas em caracteres moleculares suportam a hipótese de que os hexápodes surgiram *internamente* ao ramo dos crustáceos. Se o mesmo padrão emergir dos estudos com outros genes, será filogeneticamente correto referir-se aos insetos como "crustáceos terrestres". Nossa descrição dos crustáceos como "insetos do mar" no prólogo deste capítulo descreve apenas o papel ecológico desses animais.

Os crustáceos estão divididos em três subgrupos (Figura 20.1). Um desses, o Oligostraca, inclui membros do antigo filo Pentastomida. Os pentastomídeos são parasitos dos vertebrados e vivem em pulmões ou fossas nasais. Eles são proximamente aparentados com os piolhos de peixes da subclasse Branchiura.

Pancrustacea
Crustacea
Oligostraca
Xenocarida
Vericrustacea
Hexapoda
Ostracoda
Mystacocarida
Branchiura
Pentastomida
Remipedia
Cephalocarida
Branchiopoda
Copepoda
Thecostraca (Cirripedia)
Malacostraca
Sistema traqueal único
Túbulos de Malpighi
Mandíbulas em "peça única"
Perda da 2ª antena
6 patas
Peças bucais para capturar presas
Maxilípede
Apêndices articulados lateralmente ao tronco
Abdome reduzido a 11 segmentos
Sem patas abdominais
Apêndices genitais no 1º segmento abdominal
2ª maxila reduzida ou ausente
Sem patas abdominais
Apêndices genitais no 1º segmento abdominal
Olho naupliar maxilópode
Abdome ≤ 4 segmentos
Tórax ≤ 6 segmentos
Sem patas abdominais
Tórax com 8 segmentos, abdome com 6 ou 7 segmentos mais télsor
Maxilípedes
Carapaça reduzida
Abdome < 8 segmentos
Tórax < 11 segmentos
Carapaça
Abdome < 9 segmentos
Redução no número de segmentos
Tagmas de tórax e abdome
2ª antena birreme
Olhos compostos pedunculados?
Mandíbulas "gnatobásicas"
Larva náuplio
Todos os apêndices cefálicos, exceto o 1º par de antenas, usados em algum momento da vida para alimentação
Omatídios com estrutura dos mandibulados
Cérebro tripartido
Apêndices no 3º segmento após o ácron são mandíbulas
Dois pares de maxilas no 4º e 5º segmentos após o ácron

Figura 20.1 Cladograma mostrando as relações hipotéticas entre os hexápodes e as classes dos crustáceos. Estes formam um clado diagnosticado pelo compartilhamento de numerosas características derivadas. Os caracteres seguidos de ponto de interrogação podem ser características ancestrais, e não características compartilhadas derivadas. O ácron é a região anterior da cabeça e não é contada como segmento.

As características das classes e subclasses dos crustáceos são discutidas após uma introdução geral à sua biologia.

SUBFILO CRUSTACEA

Natureza geral de um crustáceo

Os crustáceos são principalmente marinhos; entretanto, há muitos de água doce e uns poucos terrestres. Os crustáceos diferem de outros artrópodes de várias formas, mas a característica distintiva consiste em que são os únicos artrópodes com **dois**

pares de antenas. Eles têm na cabeça, além dos dois pares de antenas, um par de **mandíbulas** e dois pares de **maxilas**, seguindo-se um par de apêndices em cada segmento do corpo. Em alguns crustáceos, nem todos os segmentos apresentam apêndices. Todos os apêndices, exceto talvez a primeira antena, são ancestralmente **birremes** (dois ramos) e apresentam essa condição em pelo menos alguns dos adultos atuais. Se presentes, órgãos respiratórios especializados funcionam como brânquias nas espécies aquáticas.

A maioria dos crustáceos tem entre 16 e 20 segmentos, mas algumas formas têm 60 ou mais segmentos. Um número grande de segmentos é uma característica ancestral. A condição mais derivada é ter menos segmentos e uma elevada tagmatização (ver Capítulo 19). Os principais tagmas são cabeça, tórax e abdome. Na maioria dos Crustacea, um ou mais segmentos torácicos estão fundidos à cabeça para formar um **cefalotórax**. Os tagmas não são homólogos no subfilo (ou mesmo entre algumas classes) porque, em diferentes grupos, segmentos diferentes fundiram-se para formar o que atualmente chamamos cabeça ou cefalotórax.

O maior grupo de crustáceos é, de longe, a classe Malacostraca, que reúne lagostas, caranguejos, camarões, saltões-de-praia, tatuzinhos-de-jardim e muitos outros. Essas espécies mostram uma constância surpreendente na organização dos segmentos do corpo e tagmas, considerada como o plano ancestral dessa classe (Figura 20.2). Esse plano corporal típico tem uma cabeça com cinco (seis no embrião) segmentos fundidos, um tórax com oito segmentos e um abdome com seis (sete em poucas espécies). Na extremidade anterior, há um **rostro** não segmentado e, na posterior, um **télson** não segmentado, o qual, com o último segmento abdominal e suas formas **urópodes**, constitui um leque caudal em várias formas.

Em muitos crustáceos, a cutícula dorsal da cabeça pode se estender posteriormente e ao redor das laterais do animal para cobrir os segmentos torácicos e abdominais ou fundir-se com alguns ou todos eles. Essa cobertura é denominada **carapaça** (Figura 20.2). Em alguns grupos, a carapaça forma valvas similares às dos moluscos bivalves, recobrindo a maior parte do corpo ou inteiramente ele. Nos decápodes (que congregam lagostas, camarões, caranguejos e outros), a carapaça cobre totalmente o cefalotórax, mas não o abdome.

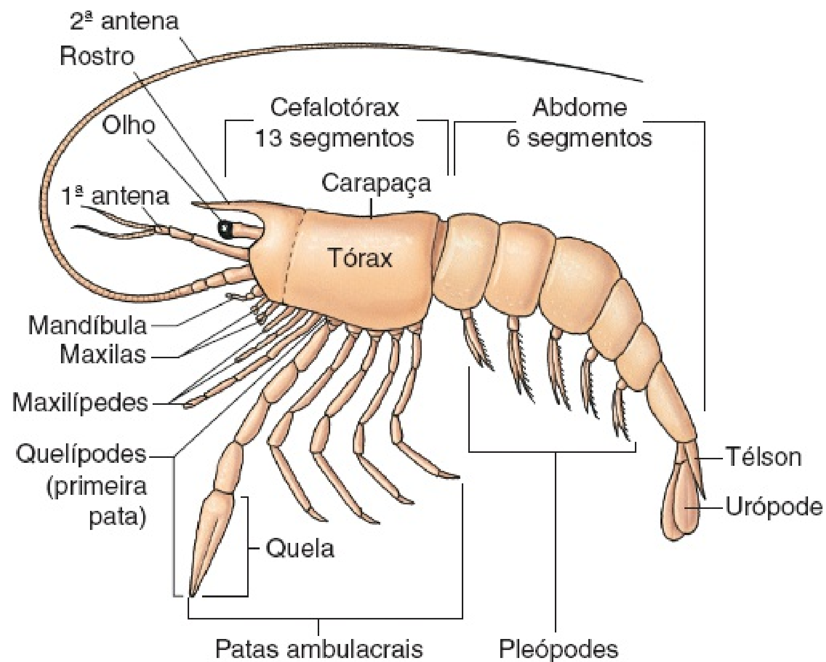


Figura 20.2 Plano arquetípico dos Malacostraca. As duas maxilas e os três maxilípedes foram separados no diagrama para ilustrar o plano geral.

Forma e função

Crustáceos grandes como os lagostins, em virtude do tamanho grande e da coleta fácil, têm sido bem mais estudados do que outros grupos, e sua inclusão nos programas de cursos laboratoriais introdutórios é comum. Por essa razão, muitos comentários a seguir aplicam-se especificamente aos lagostins e seus parentes próximos.

Morfologia externa

Os corpos dos crustáceos são cobertos por uma cutícula secretada, composta de quitina, proteína e material calcário. As placas pesadas e mais duras dos crustáceos de grande porte são particularmente ricas em depósitos calcários. A dura cobertura calcária torna-se mole e fina nas articulações entre os segmentos, proporcionando flexibilidade aos movimentos. A

carapaça, se presente, cobre a maior parte do cefalotórax ou todo ele; nos decápodes, como os lagostins, todos os segmentos cefálicos e torácicos estão encobertos dorsalmente pela carapaça. Cada segmento não coberto pela carapaça apresenta uma placa dorsal cuticular, ou **tergito** (Figura 20.3A), e duas placas de cobertura laterais chamadas **pleuritos** que formam o pleuron. Uma placa ventral transversal, o **esternito**, situa-se entre os apêndices de cada segmento (Figura 20.3B). O abdome termina em um télson, no qual se localiza o ânus.

A posição dos **gonóporos** varia de acordo com o sexo e o grupo de crustáceos. Eles podem estar sobre ou no basipodito de um par de apêndices, na extremidade terminal do corpo ou em segmentos ápodes. Nos lagostins, por exemplo, as aberturas dos vasos deferentes estão na porção mediana dos basipoditos do quinto par de apêndices ambulacrais, e as dos oviductos, nos basipoditos do terceiro par de pereópodes. Uma abertura para o receptáculo seminal nas fêmeas está, em geral, localizada na linha mediana ventral, entre o quarto e o quinto par de patas ambulacrais.

Apêndices. Os membros das classes Malacostraca (p. ex., os lagostins) e Remipedia apresentam, tipicamente, um par de apêndices articulados em cada segmento (Figura 20.3B), embora os segmentos abdominais nas outras classes não apresentem apêndices. A especialização considerável ocorre com uma condição derivada em alguns crustáceos, como os lagostins. O plano birreme básico é ilustrado pelo apêndice de um lagostim, como o maxilípede, uma pata torácica modificada em apêndice alimentar (Figura 20.4). A porção basal, ou **protópode**, tem um **exópode** lateral e um **endópode** medial. O protópode é constituído de duas partes (**basípode** e **coxópode**), enquanto o exópode e o endópode ostentam de um a vários artículos cada um. Ocorrem variações do plano básico (Figura 20.5). Alguns apêndices, como as patas ambulacrais dos lagostins, tornaram-se unirremes secundariamente. Os processos laterais ou mediais, **enditos** e **exitos**, respectivamente, ocorrem algumas vezes nos apêndices dos crustáceos. Um exito sobre o protópode é denominado **epípode**, frequentemente modificado como brânquia. O Quadro 20.1 mostra como vários apêndices sofreram modificações do plano birreme ancestral presumido e desempenham, atualmente, função diferente.

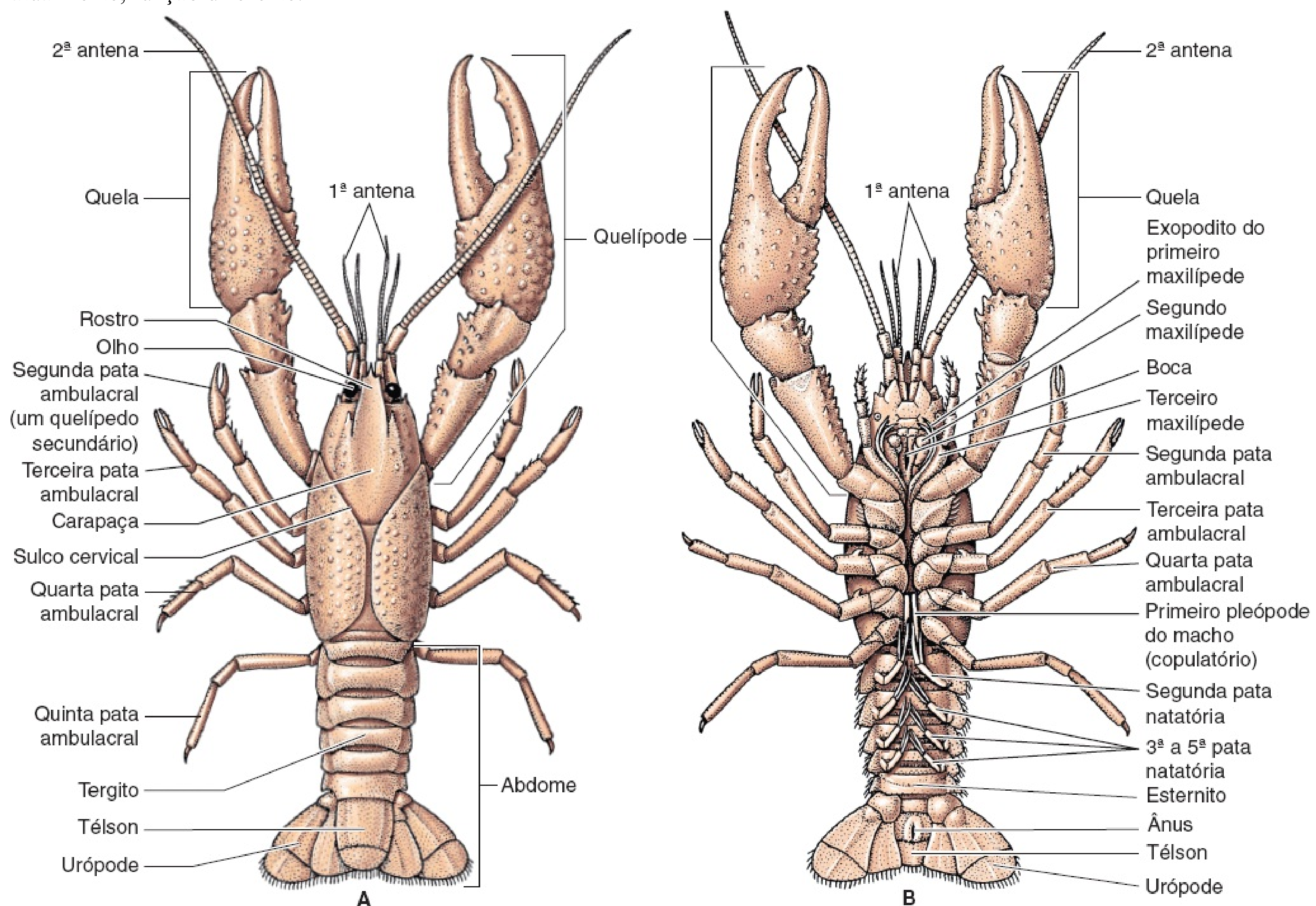


Figura 20.3 Morfologia externa dos lagostins. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral.

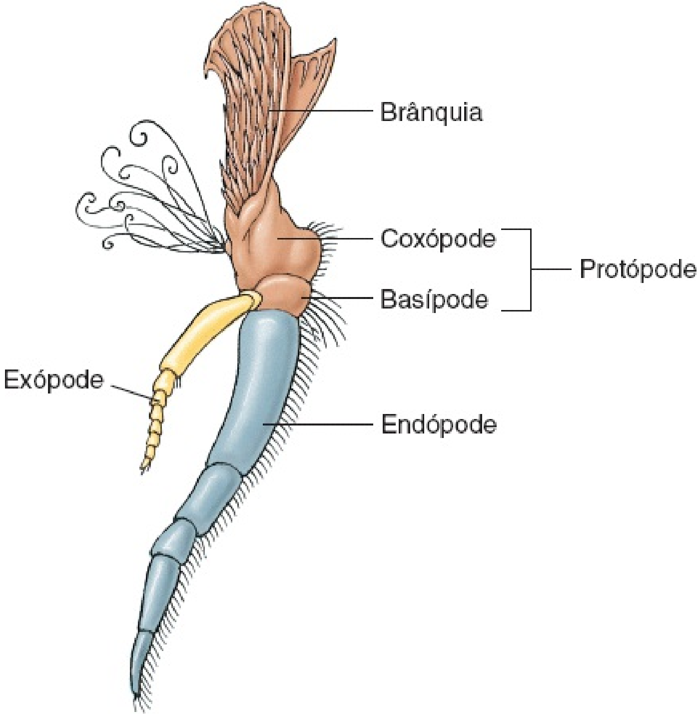


Figura 20.4 Partes de um apêndice birreme de um crustáceo (terceiro maxilípede de um lagostim). Os dois ramos do apêndice são o exopodito e o endopodito; ambos articulam-se ao protópode.

A terminologia aplicada por vários pesquisadores aos apêndices dos crustáceos não é uniforme. Pelo menos dois sistemas são de uso amplo. Os termos alternativos àqueles que temos usado, por exemplo, são protopodito, endopodito, exopodito, basipodito, coxipodito e epipodito. O primeiro e o segundo pares de antenas podem ser denominados antênulas e antena, e o primeiro e segundo pares de maxilas são frequentemente chamados maxílulas e maxilas. Uma rosa por qualquer outro nome…

Estruturas com um plano básico similar e descendentes de uma forma ancestral comum são ditas homólogas, tenham ou não a mesma função. Desde que os apêndices ambulacrais especializados, peças bucais, quelípodes e pleópodes desenvolveram-se de um tipo birreme comum, mas modificaram-se para realizar funções diferentes, são considerados homólogos entre si – condição conhecida como **homologia seriada**. Primitivamente, todos os apêndices eram muito similares, mas, durante a evolução, por modificações estruturais, alguns ramos foram sendo reduzidos, outros perdidos, alguns muito alterados e novas partes foram adicionadas. Os lagostins e seus parentes apresentam a homologia seriada mais elaborada no Reino Animal, possuindo 17 tipos distintos de apêndices em homologia seriada (Quadro 20.1). Compare, por exemplo, o tamanho da quela do quelípode à pequenina garra (quela) da segunda pata ambulacral na Figura 20.5.

Características internas

O sistema muscular e o nervoso no tórax e no abdome mostram, claramente, segmentação, mas há modificações notáveis em outros sistemas. A maioria das mudanças envolve concentração de partes em uma região particular, ou ainda redução, ou completa perda de partes.

Hemocele. O principal espaço corporal nos artrópodes não é um celoma, mas uma blastocele persistente que se torna uma **hemocele** preenchida por sangue (ver Capítulos 18 e 31). Os únicos compartimentos celomáticos remanescentes nos crustáceos são as bolsas terminais dos órgãos excretores e o espaço ao redor das gônadas.

Quadro 20.1 Apêndices dos lagostins.

Apêndice	Protópode	Endópode	Exópode	Função(ões)
Primeira antena (antênula)	3 segmentos, estatócito na	Filamento multiarticulado	Filamento multiarticulado	Tato, paladar, equilíbrio

	base			
Segunda antena (antena)	2 segmentos, poro excretor na base	Filamento longo multiarticulado	Lâmina delgada afilada	Tato, paladar
Mandíbula	2 segmentos, mandíbula forte e base do palpo	2 segmentos distais do palpo	Ausente	Triturar alimento
Primeira maxila (maxílula)	2 segmentos com dois enditos delgados	Lamela pequena não articulada	Ausente	Manipular alimento
Segunda maxila (maxila)	2 segmentos com dois enditos e um escafognatito (epípode)	1 segmento pequeno afilado	Parte do escafognatito (leque)	Dirigir correntes de água para as brânquias
Primeiro maxilípede	2 placas mediais e epípode	2 segmentos pequenos	1 segmento basal mais filamento multiarticulado	Tato, paladar, manipular alimento
Segundo maxilípede	2 segmentos mais brânquia (epípode)	5 segmentos pequenos	2 segmentos delgados	Tato, paladar, manipular alimento
Terceiro maxilípede	2 segmentos mais brânquia (epípode)	5 segmentos maiores	2 segmentos delgados	Tato, paladar, manipular alimento
Primeira pata ambulacral (quelípode)	2 segmentos mais brânquia (epípode)	5 segmentos com uma quela forte	Ausente	Defesa e ataque
Segunda pata ambulacral	2 segmentos mais brânquia (epípode)	5 segmentos com uma quela pequena	Ausente	Ambulacral e preênsil
Terceira pata ambulacral	2 segmentos mais brânquia (epípode); poro genital na fêmea	5 segmentos com uma quela pequena	Ausente	Ambulacral e preênsil
Quarta pata ambulacral	2 segmentos mais brânquia (epípode)	5 segmentos, sem quela	Ausente	Ambulacral
Quinta pata ambulacral	2 segmentos; poro genital no macho; sem brânquia	5 segmentos, sem quela	Ausente	Ambulacral

Primeira pleópode	Reduzida na fêmea ou ausente; no macho fundida com o endópode para formar um tubo			No macho, transferir esperma para a fêmea
Segunda pleópode Machos	Estrutura modificada para transferência do esperma para a fêmea	Estrutura modificada para transferência de esperma para a fêmea		
Fêmeas	2 segmentos	Filamento articulado	Filamento articulado	Criar correntes de água; transportar ovos e jovens
Terceiro, quarto e quinto pleópodes	2 segmentos pequenos	Filamento articulado	Filamento articulado	Criar correntes de água; nas fêmeas carregar ovos e jovens
Urópode	1 segmento pequeno e largo	Placa oval achatada	Placa oval achatada; dividida em 2 partes com carena	Natatória; proteção dos ovos nas fêmeas

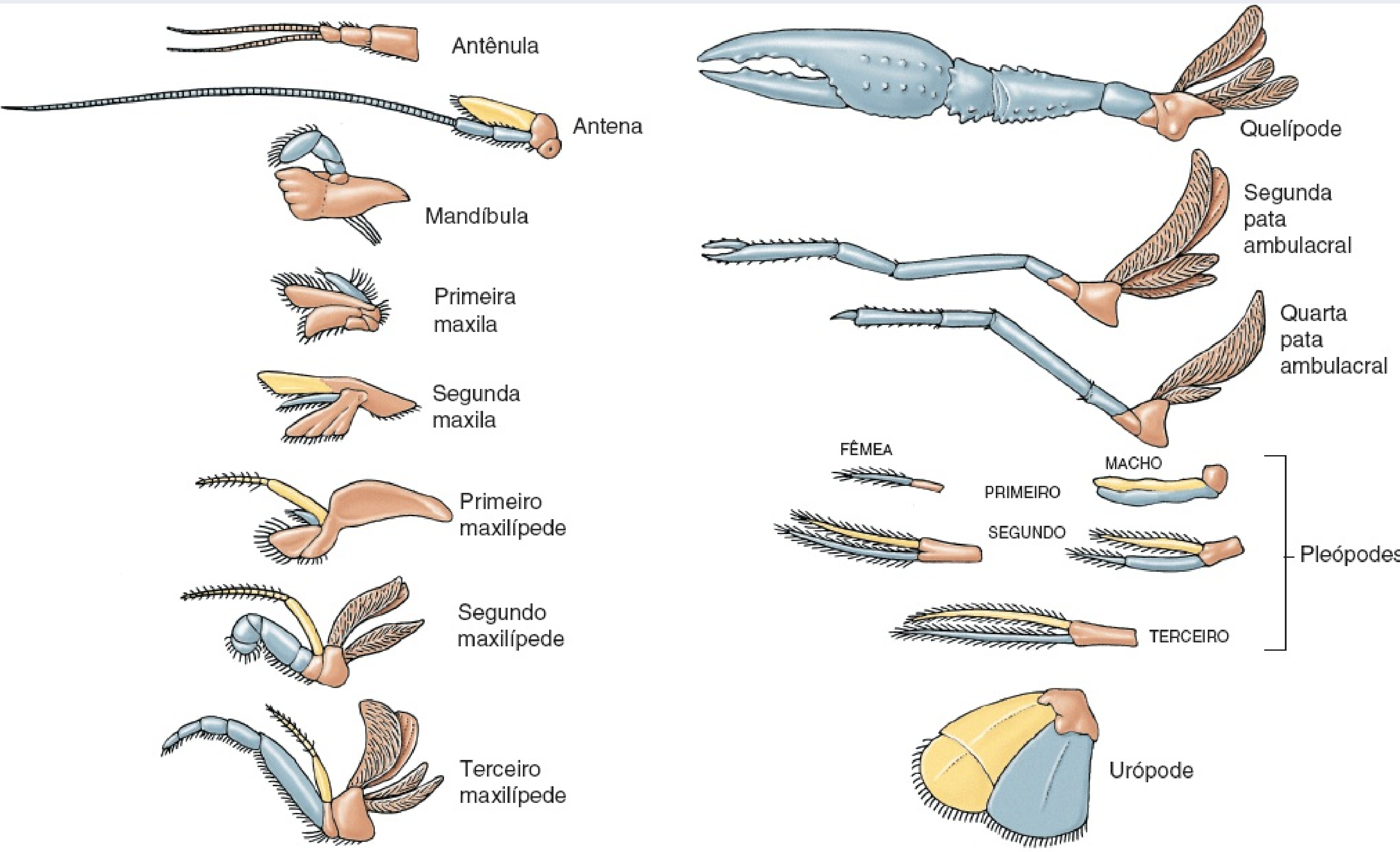


Figura 20.5 Apêndices de um lagostim mostrando suas variações a partir do plano birreme básico, como encontradas em um pleópode. Protópode: marrom; endópode: azul; exópode: amarelo.

Sistema muscular. Os músculos estriados perfazem uma parte considerável do corpo da maioria dos Crustacea. Os músculos são arranjados, em geral, em grupos antagônicos: os **flexores**, que trazem uma porção em direção ao corpo, e os **extensores**, os quais a movem para a direção oposta. O abdome de um lagostim tem flexores poderosos (Figura 20.6), usados quando o animal nada para trás, em uma explosão de velocidade, para escapar de predadores.

Sistema respiratório. A troca de gases respiratórios nos crustáceos pequenos ocorre nas áreas mais finas da cutícula (p. ex., nos apêndices) ou em toda a superfície do corpo, e as estruturas especializadas para trocas gasosas podem estar ausentes. Os crustáceos maiores têm brânquias, que são delicadas, similares a plumas, com cutícula muito fina (ver Capítulo 31). As laterais da carapaça dos decápodes envolvem a cavidade branquial, que é aberta anterior e ventralmente (Figura 20.7). As brânquias podem se projetar da parede pleural, da articulação dos apêndices torácicos com o corpo ou das coxas torácicas para a cavidade branquial. As duas últimas posições são típicas dos lagostins. A "lâmina", uma parte da segunda maxila, bombeia água sobre os filamentos branquiais, para dentro da cavidade branquial na base das patas, e para fora, na porção anterior da cavidade branquial.

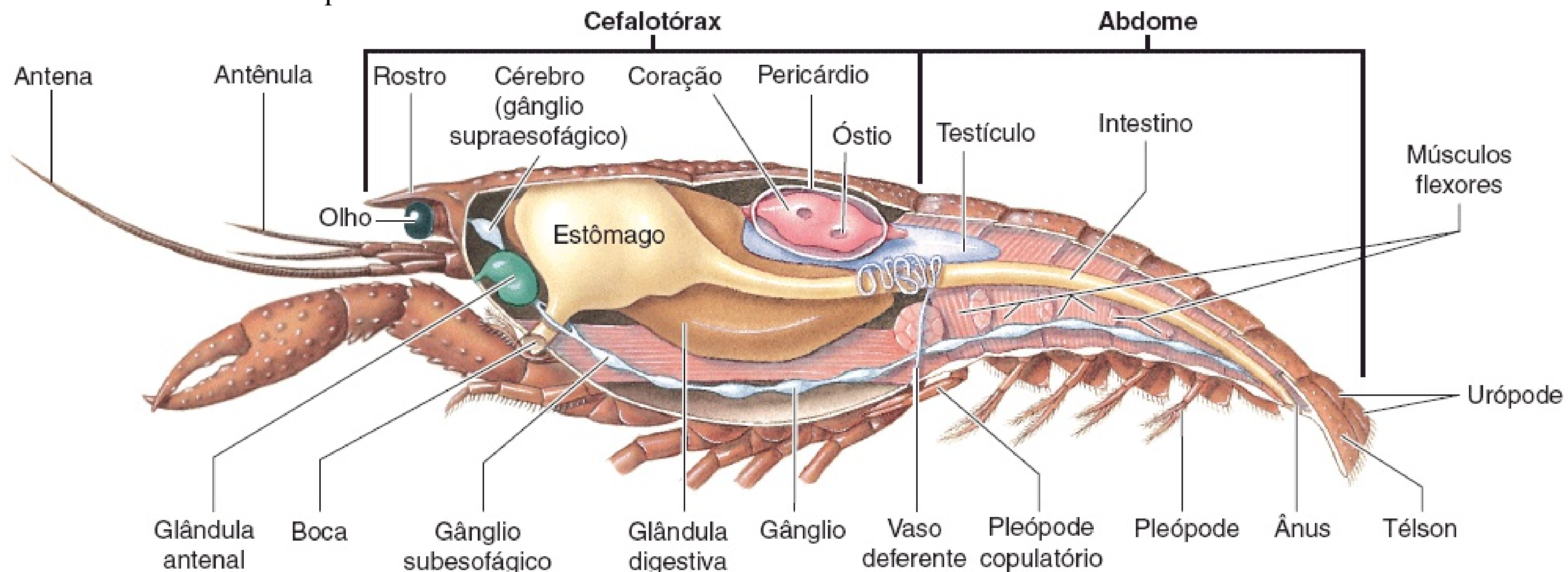


Figura 20.6 Estrutura interna de um lagostim macho.

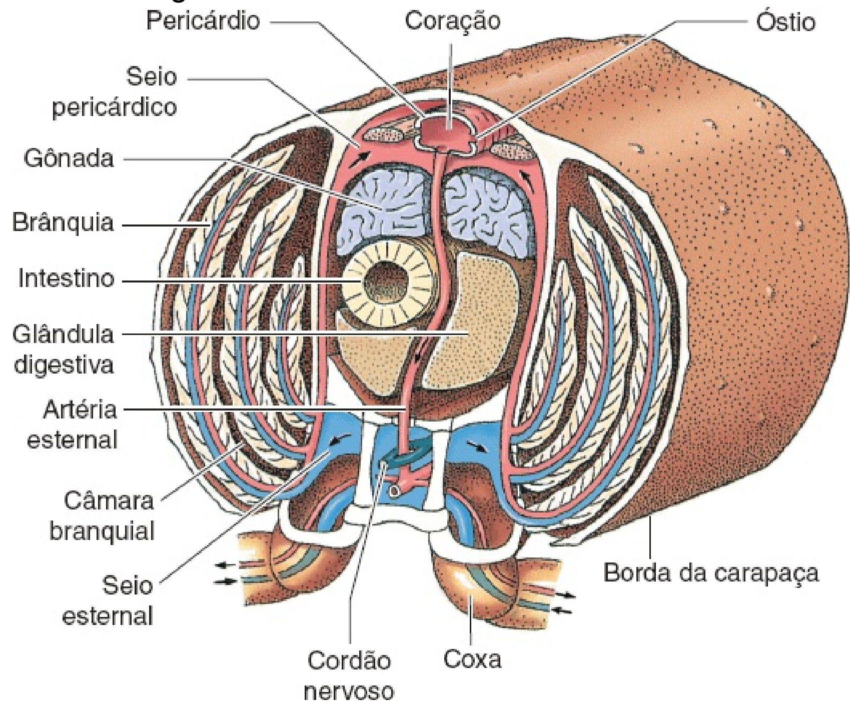


Figura 20.7 Diagrama de uma seção transversal da região do coração de um lagostim que mostra a direção do fluxo sanguíneo nesse sistema circulatório "aberto". O coração bombeia o sangue para os tecidos através de artérias, conduzindo-o aos seios. O sangue retorna até o seio esternal, vai para as brânquias, efetua trocas

gasosas e, finalmente, volta ao seio pericárdico por canais eferentes. Note a ausência de veias.

Sistema circulatório. Os crustáceos e outros artrópodes têm um sistema circulatório "aberto" ou lacunar (ver Capítulo 31). Isto significa que não há veias, nem separação entre o sangue e o fluido intersticial, como nos animais com sistemas circulatórios fechados. A hemolinfa (sangue) deixa o coração através das artérias, circula através da hemocele e retorna aos **seios venosos**, em vez de veias, antes de entrar novamente no coração.

Um coração dorsal é o órgão propulsor principal. É um saco de músculo estriado com uma câmara única. A hemolinfa entra no coração, oriunda do **seio pericárdico**, através de óstios pareados, com válvulas que previnem o refluxo para o seio (Figura 20.7). A hemolinfa sai do coração por uma ou mais artérias. Válvulas nas artérias impedem o seu retorno para o coração. Pequenas artérias desembocam nos seios teciduais, os quais frequentemente descarregam a hemolinfa em um grande **seio esternal** (Figura 20.7).

Dali, canais aferentes dos seios conduzem a hemolinfa até as brânquias, se presentes, para trocas de oxigênio e dióxido de carbono. A hemolinfa retorna então ao seio pericárdico por canais eferentes (Figura 20.7).

A hemolinfa nos artrópodes pode ser desprovida de cor, avermelhada ou azulada, como em muitos Crustacea. Pigmentos respiratórios contendo cobre, como a hemocianina, e ferro, como a hemoglobina, podem estar em solução. A hemolinfa tem propriedade de coagulação, o que previne perdas em ferimentos pouco importantes. Algumas células ameboides liberam um coagulante semelhante à trombina, substância precipitadora da coagulação.

Sistema excretor. Os órgãos excretores dos crustáceos adultos são um par de estruturas tubulares localizadas na porção ventral da cabeça anterior ao esôfago (Figura 20.6). São denominadas **glândulas antenais** ou **glândulas maxilares**, conforme a abertura se localize na base da antena ou da segunda maxila, respectivamente (ver Capítulo 30). Poucos crustáceos adultos têm as duas. Os órgãos excretores dos decápodes são glândulas antenais, nesse grupo também chamadas glândulas verdes. Os crustáceos não têm túbulos de Malpighi, os órgãos excretores das aranhas e insetos.

O **saco terminal** da glândula antenal consiste em uma pequena vesícula (**sáculo**) e massa esponjosa denominada **labirinto**. O labirinto conecta-se, através de um **túbulo excretor**, a uma **bexiga** dorsal, que se abre ao exterior por um poro na superfície ventral do segmento antenal basal (Figura 20.8). A força para a filtração do fluido para dentro do saco terminal é fornecida por pressão hidrostática da hemocele. O filtrado é excretado como urina após reabsorção de sais, aminoácidos, glicose e alguma quantidade de água.

A excreção de resíduos nitrogenados (principalmente amônia) ocorre por difusão através de áreas finas da cutícula, especialmente as brânquias. Os chamados "órgãos excretores" funcionam, principalmente, na regulação da composição iônica e osmótica dos fluidos corporais. Os crustáceos de água doce, como os lagostins, são constantemente ameaçados pela diluição excessiva do seu sangue por ação da água difundida através das brânquias e outras superfícies permeáveis. As glândulas antenais, pela formação de uma urina com baixo teor de sal, atuam como um aparelho controlador efetivo da entrada de água. Uma certa quantidade de Na^+ e Cl^- é perdida com a urina, mas essa perda é compensada pela absorção ativa de sais dissolvidos pelas brânquias. Em crustáceos marinhos, como as lagostas e caranguejos, as glândulas antenais funcionam no ajuste da composição de sais da hemolinfa, por modificação seletiva do conteúdo salino da urina. Nessas formas, a urina permanece isosmótica com o sangue.

Sistemas nervoso e sensorial. Os sistemas nervosos dos crustáceos e anelídeos têm muito em comum, embora o dos crustáceos apresente um grau mais alto de fusão ganglionar (ver Figura 20.6). O cérebro é um par de **gânglios supraesofágicos** que enviam nervos aos olhos e aos dois pares de antenas. Une-se por conectivos ao **gânglio subesofágico**, uma fusão de pelo menos cinco pares de gânglios de onde partem nervos para a boca, apêndices, esôfago e glândulas antenais. O cordão nervoso ventral duplo tem um par de gânglios em cada segmento, de onde partem nervos para os apêndices, músculos e outras partes. Além desse sistema nervoso central, pode haver um sistema nervoso simpático associado ao sistema digestivo.

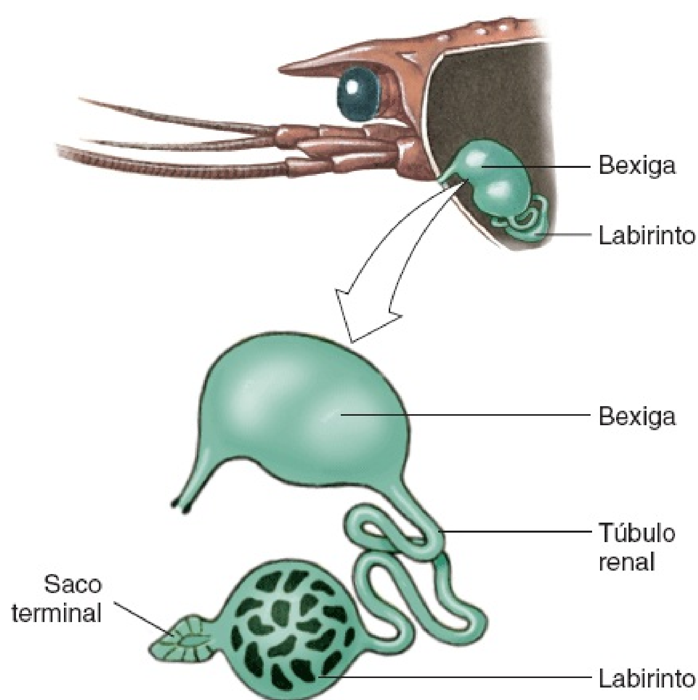


Figura 20.8 Esquema da glândula antenal (glândula verde) dos lagostins (na posição natural, o órgão é muito dobrado). O labirinto está ausente em alguns crustáceos, e o túbulo renal (canal nefridial) é um tubo bastante enovelado.

Os crustáceos têm órgãos sensoriais bem desenvolvidos. Os maiores órgãos sensoriais nos lagostins são os olhos e os estatocistos. **Cerdas táteis**, projeções delicadas da cutícula, especialmente abundantes nas quelas, peças bucais e télson, são amplamente distribuídas pela superfície do corpo. Sensores químicos para olfato e paladar são encontrados em receptores das antênulas, antenas, peças bucais e outras estruturas.

Um **estatocisto** em formato similar a uma bolsa, abrindo-se para a superfície por um poro dorsal, é encontrado no segmento basal de cada primeira antena dos lagostins (ver Figura 33.28). O estatocisto contém uma quilha com cerdas sensoriais formadas a partir do revestimento quitinoso e grãos de areia que servem como **estatólitos**. Sempre que o animal modifica sua posição, mudanças correspondentes na posição dos grãos sobre as cerdas sensoriais são transformadas em estímulos ao cérebro, permitindo ao animal ajustar a posição do corpo. Cada muda (ecdise) do exoesqueleto resulta na perda do revestimento cuticular do estatocisto e dos grãos de areia. Novos grãos são obtidos através do poro dorsal após a ecdise.

Muitos crustáceos têm olhos compostos, constituídos por muitas unidades fotorreceptoras denominadas **omatídios** (Figura 20.9). Cobrindo a superfície arredondada de cada olho, encontra-se a **córnea**, uma área transparente da cutícula, dividida em inúmeros pequenos hexágonos ou quadrados conhecidos como facetas. Ela é o revestimento externo dos omatídios. Cada omatídio comporta-se como um pequeno olho e contém vários tipos de células dispostas em coluna (Figura 20.9). As células com pigmento negro são encontradas entre omatídios adjacentes, e o movimento dos pigmentos permite o ajuste a quantidades diferentes de luz nos olhos compostos dos artrópodes. Há três conjuntos de células pigmentares em cada omatídio: distais, proximais e refletoras; elas estão arranjadas de tal maneira que podem formar um envoltório mais ou menos completo, ao redor de cada omatídio. Para a luz forte (adaptação à luz diurna), os pigmentos das células pigmentares distais movem-se em direção ao interior do omatídio, sobrepondo-se aos pigmentos das células pigmentares proximais, os quais se moveram na direção oposta, ocupando totalmente o envoltório das células retinulares (Figura 20.9). Nessa condição, somente os raios que atingem a córnea diretamente chegam às células fotorreceptoras (retinulares), pois cada omatídio está isolado dos outros. Dessa maneira, cada omatídio verá apenas uma área limitada do campo de visão (imagem em mosaico ou por **aposição**). Sob luz fraca, os pigmentos das células pigmentares distais migram para a porção distal da célula, e os das células proximais, para a posição oposta, de maneira que os raios de luz, com o auxílio das células pigmentares refletoras, têm a chance de atingir omatídios adjacentes e formar uma imagem contínua ou de **sobreposição**. A acuidade desse segundo tipo de visão é baixa, mas tira a máxima vantagem da quantidade limitada de luz recebida.

Reprodução, ciclos de vida e função endócrina

A maioria dos crustáceos tem sexos separados, e há várias especializações para cópula entre os diferentes grupos. As cracas

são monoicas, mas praticam fertilização cruzada como regra geral. Os machos são raros em alguns ostrácodes e copépodes harpacticoides, e a reprodução é em geral partenogenética. Os crustáceos, na sua maioria, incubam os seus ovos de alguma maneira: os branquiópodes e cracas são dotados de câmaras incubadoras especiais, os copépodes têm sacos ovígeros anexados às laterais do seu abdome (ver Figura 20.18) e muitos malacóstracos carregam ovos e jovens aderidos aos seus apêndices abdominais.

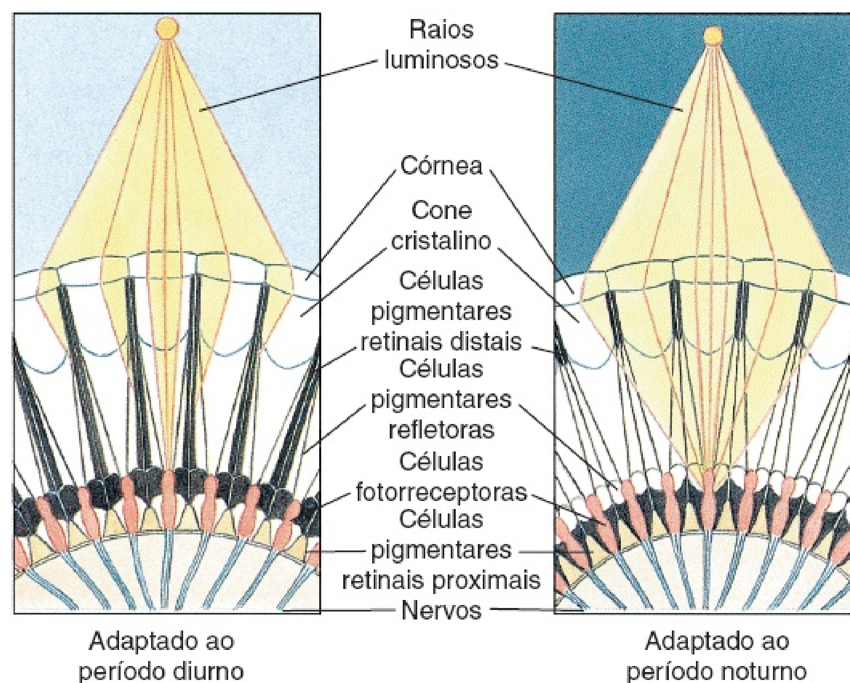


Figura 20.9 Porção do olho composto de um artrópode mostrando a migração de pigmentos nos omatídios para visão noturna e diurna. Cada diagrama mostra cinco omatídios. Durante o período diurno, um envoltório de pigmento escuro circunda cada omatídio de maneira que apenas os raios luminosos que entram em sua própria córnea estimulem o omatídio (visão em mosaico); durante o período noturno, os pigmentos formam envoltórios incompletos, e os raios luminosos podem atingir omatídios adjacentes (imagem contínua ou de superposição).

O desenvolvimento dos lagostins é direto: não há formas larvais. Um pequenino jovem com a mesma forma do adulto e um conjunto completo de apêndices e segmentos eclode do ovo. Entretanto, o desenvolvimento é indireto na maioria dos crustáceos, e a larva que eclode do ovo é muito diferente do adulto em estrutura e aparência. A **metamorfose** é o fenômeno das mudanças da larva até a forma adulta. A larva ancestral e de ocorrência mais ampla em Crustacea é a larva **náuplio** (Figuras 20.10 e 20.20). Os náuplios têm apenas três pares de apêndices: primeira antena unirreme, antenas birremes e mandíbulas birremes. Todos funcionam como apêndices natatórios nesse estágio. O desenvolvimento subsequente pode envolver uma mudança gradual para a forma adulta do corpo, e os apêndices e os segmentos são adicionados por meio de séries de mudas. Não obstante, a aquisição da forma adulta pode envolver mudanças mais abruptas. Por exemplo, a metamorfose de uma craca ocorre a partir de um náuplio livre-nadante para uma larva com uma carapaça bivalve, chamada cipris e, finalmente, para um adulto séssil com placas calcárias.

Muda e ecdise. A muda, processo fisiológico de elaborar uma cutícula maior do que a anterior, e a ecdise (Gr. *ekdyein*, despir-se), descarte da cutícula, são necessárias para o crescimento do corpo, pois o exoesqueleto não é vivo e não acompanha o crescimento do animal. Muito do funcionamento dos crustáceos, incluindo sua reprodução, comportamento e vários processos metabólicos, é diretamente afetado pela fisiologia do ciclo de muda.

A **cutícula**, secretada pela epiderme subjacente, tem várias camadas (Figura 20.11; ver também Figura 19.3). A mais externa é a **epicutícula**, uma camada proteica muito fina impregnada de lipídios. A maior parte é constituída pelas múltiplas camadas da **procutícula**: (1) **exocutícula**, logo abaixo da epicutícula, contém proteína, sais de cálcio e quitina; (2) **endocutícula**, composta por (3) uma **camada principal**, que contém mais quitina, menos proteína e é bastante calcificada, e (4) uma **camada membranosa**, relativamente delgada de quitina e proteína, não calcificada.

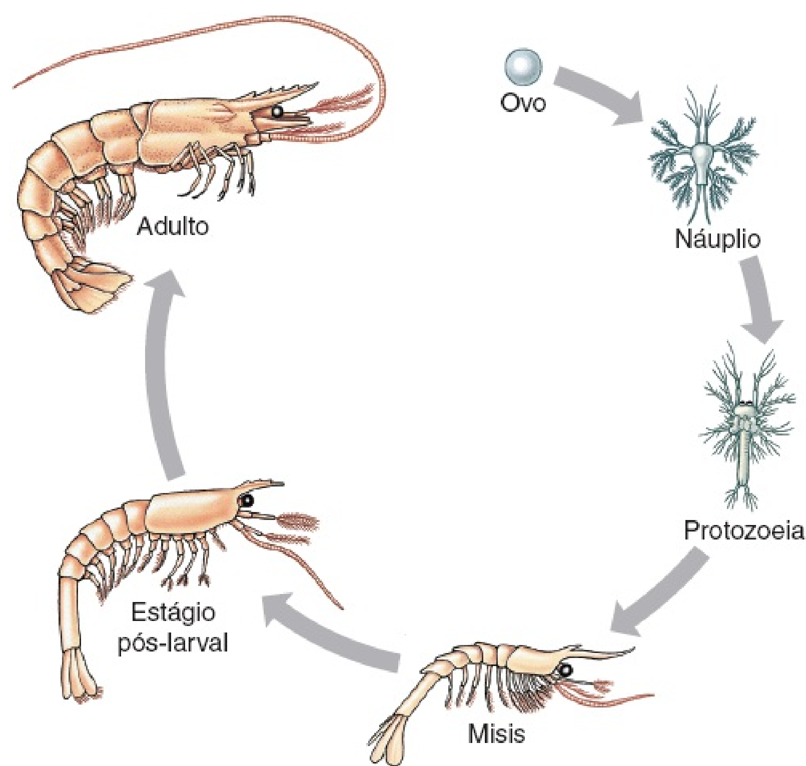


Figura 20.10 Ciclo vital do camarão-do-golfo, *Farfantepenaeus*. Os peneídeos desovam em águas de profundidade entre 40 e 90 m. As formas larvais são planctônicas e movem-se em direção à costa para alcançar águas com salinidades mais baixas do que as do mar para se desenvolverem como jovens e adultos bentônicos. Os adultos retornam para águas mais profundas afastadas da costa.

Animais que sofreram muda crescem durante o período **intermuda** ou *instars*, com os tecidos moles aumentando em tamanho até não haver mais espaços no interior da cutícula. Quando o corpo preenche a cutícula, o animal entra na fase **pré-muda**. O crescimento ocorre em um período de tempo bem mais longo do que mostra o exame do tamanho externo do animal.

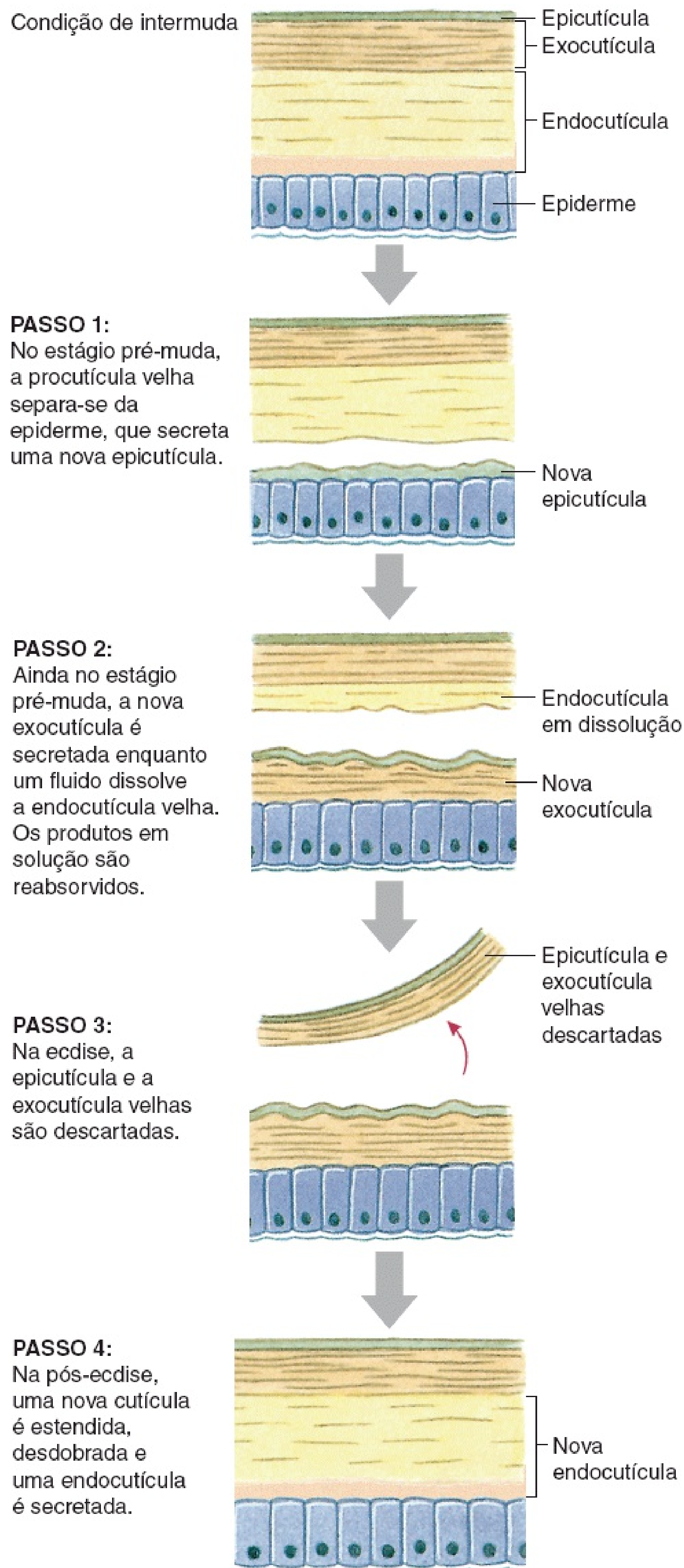


Figura 20.11 Secreção e reabsorção da cutícula na ecdise.

Durante o processo de muda e algum tempo antes da ecdise efetiva, as células epidérmicas aumentam consideravelmente. Elas se separam da camada membranosa, secretam uma nova epicutícula e começam a secretar uma nova exocutícula (Figura 20.11). Há liberação de enzimas na área acima da nova epicutícula. Essas enzimas começam a dissolver a velha endocutícula, e os produtos solúveis são reabsorvidos e armazenados no interior do corpo do crustáceo. Alguns sais de cálcio são estocados

como **gastrólitos** (acreções minerais) nas paredes do estômago. Finalmente, apenas a exocutícula e a epicutícula da velha cutícula permanecem e, subjacente a elas, as novas epicutícula e exocutícula. O animal absorve água através do intestino anterior e há um aumento considerável no seu volume sanguíneo. A pressão interna faz a cutícula romper-se ao longo de linhas ecdisiais, e o animal sai do seu velho exoesqueleto (Figura 20.12). Segue-se a isso o estiramento da nova cutícula ainda mole, deposição da nova endocutícula, reposição dos sais inorgânicos armazenados e outros constituintes e o seu endurecimento. Durante o período da muda, o animal fica sem defesa e permanece escondido e quiescente.

Quando um crustáceo é jovem, a ecdise precisa acontecer com frequência alta para permitir o crescimento, e o ciclo de muda é relativamente curto. Conforme o animal aproxima-se da maturidade, o período intermuda torna-se progressivamente mais longo, e, em algumas espécies, a muda cessa completamente. Durante os períodos intermuda, a massa tecidual aumenta conforme a água é substituída por tecido vivo.

Controle hormonal do ciclo de muda. O ciclo é iniciado com frequência por estímulo ambiental percebido pelo sistema nervoso central, embora a ecdise seja controlada por hormônios. Os estímulos podem incluir temperatura, comprimento do dia e umidade (no caso de caranguejos terrestres) ou uma combinação de sinais ambientais. O sinal do sistema nervoso central produz um decréscimo na produção de um **hormônio inibidor de muda** (ver Capítulo 34) pelo **órgão X (**grupo de células neurossecretoras da *medulla terminalis* do cérebro). Nos lagostins e outros decápodes, a *medulla terminalis* é encontrada no pedúnculo ocular. O hormônio é transportado por axônios do órgão X até a **glândula do seio** (que, provavelmente, não exerce função glandular), também no pedúnculo ocular, de onde é liberado na hemolinfa.

Uma queda no nível de hormônio inibidor de muda promove a liberação de um **hormônio de muda** pelos **órgãos Y**. Estes se localizam sob a epiderme em região próxima aos músculos adutores das mandíbulas, são homólogos às glândulas protorácicas dos insetos e produtores do hormônio ecdisona. A ação do hormônio de muda é iniciar os processos que levam a ecdise. Uma vez iniciado, o ciclo progride automaticamente, prescindindo da ação de hormônios dos órgãos X ou Y.

Outras funções endócrinas. A remoção dos pedúnculos oculares acelera a muda; além disso, os crustáceos cujos pedúnculos oculares foram removidos não conseguem ajustar a coloração do corpo às condições do fundo. Descobriu-se, há muito tempo, que o problema não era causado pela perda da visão, mas pela perda dos hormônios dos pedúnculos oculares. A cor do corpo dos crustáceos resulta, em grande parte, de pigmentos em células especiais ramificadas (cromatóforos) na epiderme. A concentração de grânulos de pigmento no centro da célula causa um efeito de clareamento e sua dispersão de escurecimento. O comportamento dos pigmentos é controlado por hormônios das células neurossecretoras do pedúnculo ocular, como a migração de pigmentos retinais para a adaptação dos olhos à claridade ou escuridão (ver Figura 20.9).

As células neurossecretoras são células nervosas modificadas para secreção de hormônios. Elas são de ocorrência ampla nos invertebrados e também ocorrem nos vertebrados. As células do hipotálamo e pituitária posterior dos vertebrados são bons exemplos (ver Capítulo 34).

A liberação de material neurossecretor dos órgãos pericárdicos na parede do pericárdio causa um aumento na taxa e amplitude dos batimentos cardíacos.

As glândulas androgênicas, encontradas pela primeira vez em um anfípode (*Orchestia*, um saltão-de-praia comum), ocorrem em machos dos malacóstracos. Diferente da maioria de outros órgãos endócrinos dos crustáceos, não há órgãos neurossecretores. Sua secreção estimula a expressão dos caracteres sexuais masculinos. Jovens malacóstracos têm glândulas androgênicas rudimentares, mas não se desenvolvem em fêmeas. Se elas são implantadas artificialmente em uma fêmea, os ovários transformam-se em testículos, começando a produzir espermatozoides, e seus apêndices passam a assumir características masculinas na próxima muda. As glândulas androgênicas dos isópodes são encontradas nos testículos; em todos os outros malacóstracos, elas estão entre os músculos dos coxópodes do último par de patas torácicas e parcialmente associadas às extremidades distais dos vasos deferentes. Embora as fêmeas não tenham órgãos similares às glândulas androgênicas, seus ovários produzem um ou dois hormônios que exercem influência sobre caracteres sexuais secundários.

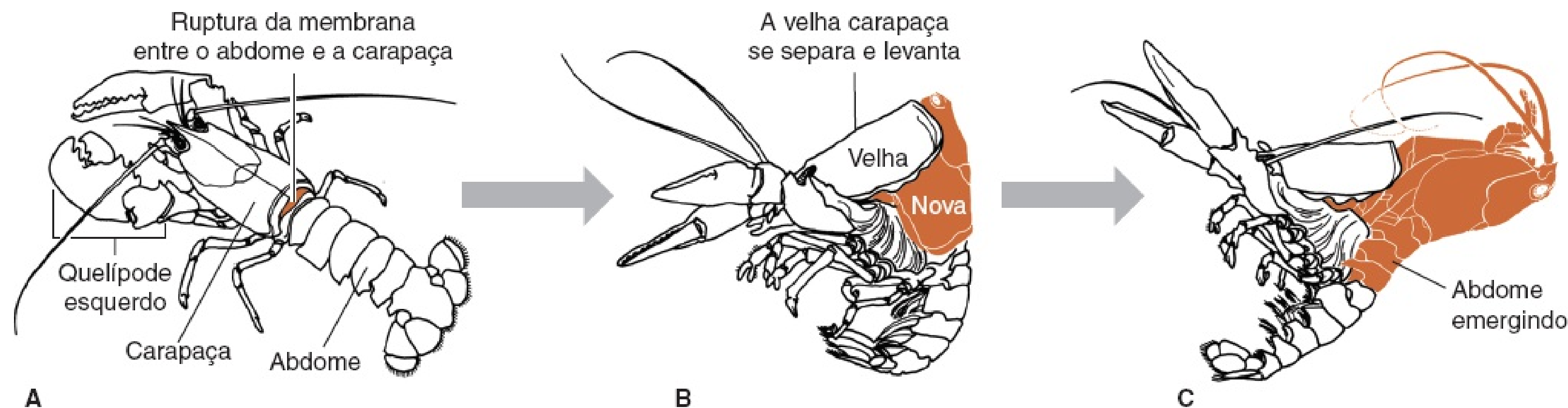


Figura 20.12 Sequência da muda na lagosta *Homarus americanus*. **A.** Ruptura da membrana entre a carapaça e o abdome e o início de uma lenta elevação da carapaça. Esse passo pode consumir 2 h. **B** e **C.** Liberação da cabeça, tórax e, finalmente, do abdome. Esse processo, em geral, toma não mais do que 15 min. Imediatamente após a ecdise, os quelípodes estão desidratados e o corpo é muito mole. A lagosta continua a absorver água rapidamente de maneira que, em 12 h, o corpo aumenta 20% em comprimento e 50% em peso. A água dos tecidos será substituída por proteínas nas semanas subsequentes.

Podem ocorrer hormônios que influenciam outros processos corporais em Crustacea, e há evidências sugerindo que uma substância neurossecretora produzida nos pedúnculos oculares regule o nível de açúcar no sangue.

Hábitos alimentares

Os hábitos alimentares e adaptações para alimentação apresentam grande variação entre os crustáceos. Muitas formas podem mudar de um tipo de alimentação para outro, dependendo do ambiente e da disponibilidade de alimento, mas todas usam o mesmo conjunto fundamental de peças bucais. As mandíbulas e as maxilas funcionam para ingestão; os maxilípedes apanham e trituram alimentos. Nos predadores, as patas ambulacrais, particularmente os quelípodes, servem para a captura do alimento.

Muitos crustáceos, grandes e pequenos, são predadores, e alguns têm adaptações interessantes para matarem presas. Uma espécie de tamburutaca tem, em uma de suas patas ambulacrais, um dígito especializado que, alojado em um sulco, pode ser liberado abruptamente e fisgar uma presa de passagem. O camarão-de-estalo (*Alpheus* spp.) tem uma quela muito grande; esta pode ser disparada rapidamente como o martelo de uma pistola e estalar em grande velocidade, formando uma bolha por cavitação, que explode com força suficiente para atordoar uma presa.

O alimento dos **comedores de partículas em suspensão** vai de plâncton e detritos a bactérias. Os **predadores** consomem larvas, vermes, crustáceos, moluscos e peixes. **Saprófagos** comem animais e vegetais mortos. Os comedores de partículas em suspensão, como as artêmias, pulgas-d'água e cracas, usam seus apêndices com espessas fileiras de cerdas, para criar correntes de água e reter partículas alimentares entre as cerdas. *Upogebia* sp. usa as cerdas longas dos dois primeiros pares de apêndices torácicos para extrair o material alimentar da água, mantida em circulação na sua toca pelo batimento dos seus pleópodes.

Os lagostins têm um estômago com duas câmaras (Figura 20.13). A primeira parte contém o **moinho gástrico**, no qual o alimento, já triturado pelas mandíbulas, pode ser novamente triturado por três ossículos calcários, resultando em partículas suficientemente finas para ultrapassar o filtro que conduz à segunda câmara; as partículas de alimento então passam ao intestino para digestão química.

UMA BREVE REVISÃO SOBRE CRUSTÁCEOS

Os crustáceos são um grupo extenso com mais de 67.000 espécies em todo o planeta, com muitas subdivisões. Eles exibem uma grande variedade de estruturas, ocupação de *habitats* e modos de vida. Alguns são maiores do que os lagostins, outros menores e alguns microscópicos. Há grupos altamente desenvolvidos e especializados, enquanto outros têm uma organização mais simples.

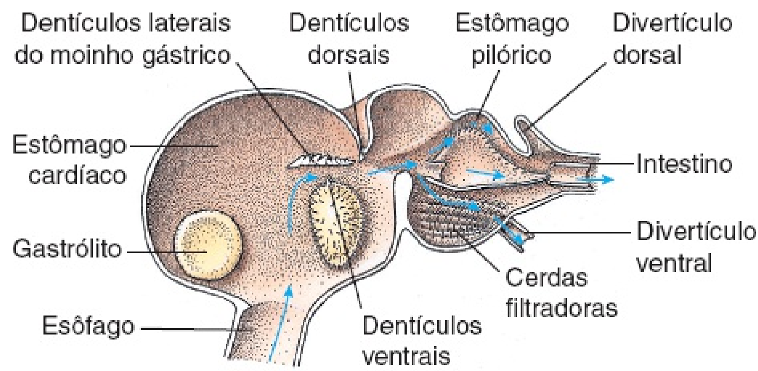


Figura 20.13 Estômago de malacóstraco mostrando o "moinho" gástrico e a direção dos movimentos do bolo alimentar. O moinho tem quilhas quitinosas, ou dentículos, para mastigação e cerdas para reter o alimento antes de sua passagem ao estômago pilórico.

Os leitores devem perceber que o texto sobre os crustáceos apresentado a seguir é reduzido. A classificação dos crustráceos está em evolução, e as classes tradicionais e as subclasses não são mais embasadas por filogenias moleculares. Nós apresentamos os táxons na ordem mostrada na Figura 20.1. O grupo maior e mais conhecido entre os Crustacea, Malacostraca, é descrito adiante. A classificação mais adiante oferece um sumário conciso dos grupos.

Oligostraca

Ostracoda

Os membros de Ostracoda são, como os de Diplostraca, envolvidos por uma carapaça bivalve e assemelham-se a pequeninos mariscos, com 0,25 a 10 mm de comprimento (Figura 20.14A). Eles têm uma distribuição ubíqua e são importantes nas redes alimentares aquáticas. Os ostracodes mostram uma considerável fusão de segmentos do tronco, obscurecendo a divisão entre tórax e abdome. O tronco tem de um a três pares de membros, com o número de apêndices torácicos reduzido a dois ou nenhum. Alimentação e locomoção são realizadas, principalmente, pelo uso dos apêndices cefálicos. A maioria dos ostracodes é bentônica ou vive sobre plantas, mas alguns são planctônicos ou enterram-se no fundo e poucos são parasitos. Os hábitos alimentares são diversificados; há detritívoros, herbívoros, saprófagos e predadores. Distribuem-se amplamente em *habitats* marinhos e dulcícolas. A maioria das 6.000 espécies conhecidas é dioica, mas algumas são partenogenéticas. Alguns machos bizarros de espécies de ostracodes emitem luz e podem sincronizar os lampejos para atrair as fêmeas. O desenvolvimento ocorre por metamorfose gradual. Há milhares de espécies existentes e mais de 10.000 espécies de ostracodes fósseis, cuja presença em determinados estratos rochosos serve como indicador importante de depósitos de petróleo.

Mystacocarida

Mystacocarida é uma classe de pequeninos crustáceos (menos de 0,5 mm de comprimento) que vivem na água intersticial entre os grãos de areia de praias marinhas (Figura 20.14B). Apenas 10 espécies foram descritas, mas os mistacocáridos estão amplamente distribuídos em várias partes do mundo.

Branchiura

Os branquiúros são um grupo pequeno de, principalmente, ectoparasitos de peixes cujas peças bucais são modificadas para sucção. Os membros desse grupo medem, em geral, entre 5 e 10 mm de comprimento e podem ocorrer em peixes marinhos e de água doce. Eles têm, tipicamente, uma carapaça larga, semelhante a um escudo, olhos compostos, quatro apêndices torácicos birremes natatórios e um abdome pequeno não segmentado (Figura 20.15A). A segunda maxila modificou-se como ventosa, permitindo movimento ao longo do corpo do hospedeiro, ou mesmo de um peixe para outro. Peixes com grande infestação podem ser infectados por fungos e morrer. Não há náuplio e os jovens assemelham-se aos adultos, exceto quanto ao tamanho e ao grau de desenvolvimento dos apêndices.

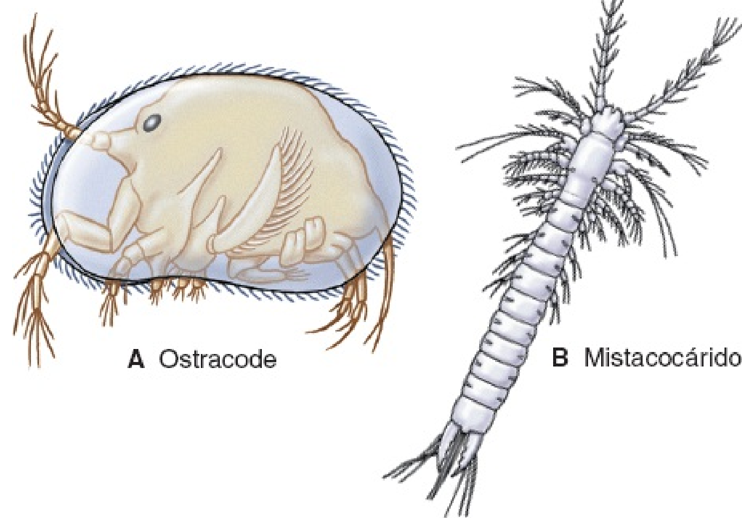
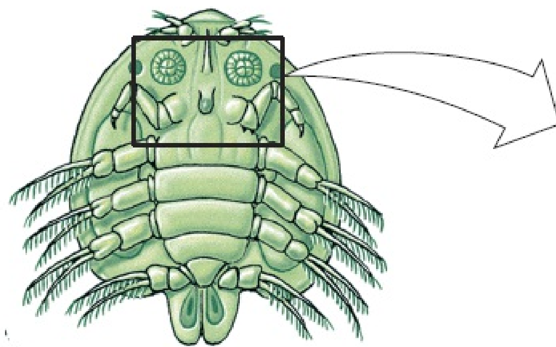
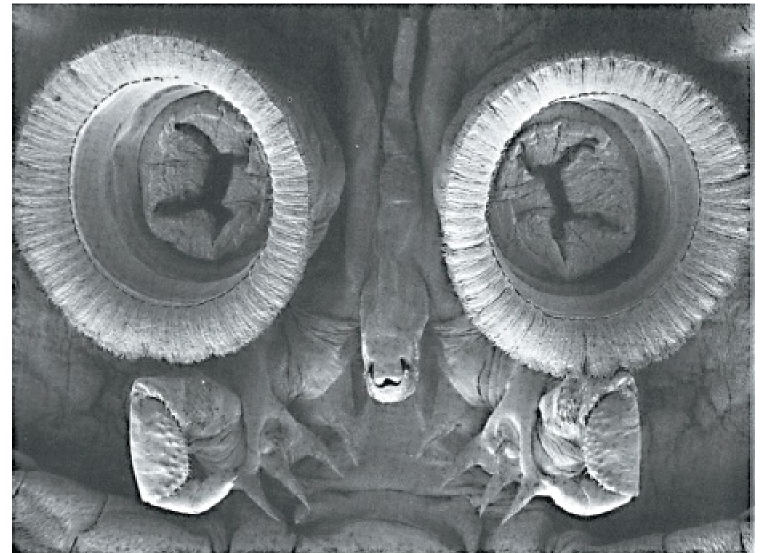
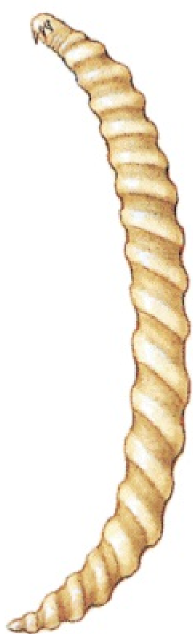
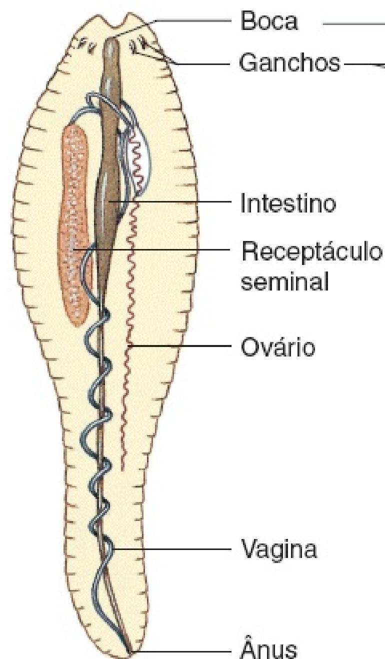


Figura 20.14 A. Um ostracode. **B.** Um mistacocárido.









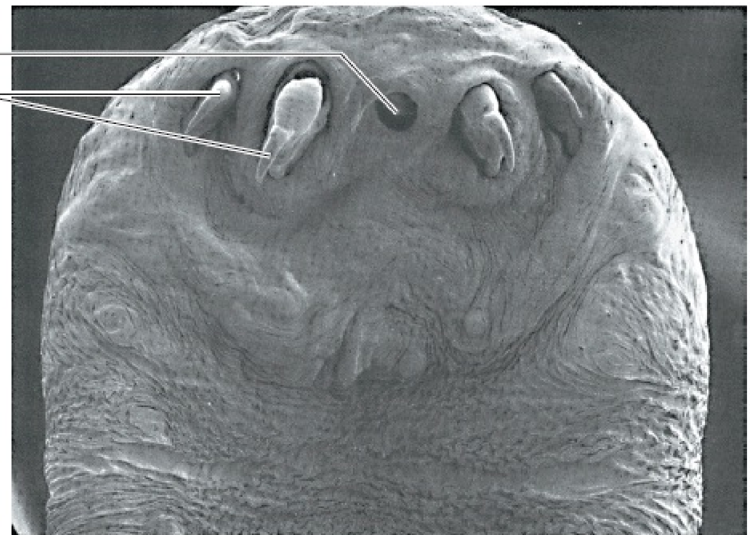


Figura 20.15 A. Um ectoparasito de peixes da subclasse Branchiura, estreitamente relacionado com os pentastomídeos (**C** e **D**). Ampliações por microscopia de varredura das regiões anteriores dos dois animais (**B** e

E) demonstram as similaridades morfológicas.

Pentastomida

Os membros do antigo filo Pentastomida (Gr. *pente*, cinco + *stoma*, boca) incluem cerca de 130 espécies de parasitos similares a vermes do sistema respiratório de vertebrados. Os pentastomidas adultos vivem, na sua maioria, nos pulmões de répteis, como serpentes, lagartos e crocodilos, mas uma espécie, *Reighardia sternae,* vive nos sacos aéreos de andorinhas-do-mar e gaivotas e outro, *Linguatula serrata* (Gr. *lingua*, língua), na nasofaringe de caninos e felinos (ocasionalmente, na de humanos). Embora mais comuns em áreas tropicais, eles também ocorrem na América do Norte, Europa e Austrália.

Os adultos medem entre 1 e 13 cm de comprimento. Seu corpo é coberto por uma cutícula não quitinosa e muito porosa na forma de anéis transversais (Figura 20.15C e D) que muda periodicamente durante os estágios larvais. A extremidade anterior pode apresentar cinco protuberâncias pequenas (origem do nome Pentastomida). Quatro com ganchos quitinosos e a quinta com a boca (Figura 20.15). Um sistema digestivo reto e simples é adaptado para processar o sangue do hospedeiro. O sistema nervoso, similar ao de outros artrópodes, tem gânglios pareados ao longo do cordão nervoso ventral. Os únicos órgãos sensoriais parecem ser papilas. Não há órgãos circulatórios, excretores nem respiratórios.

Os sexos são separados e as fêmeas são, em geral, maiores que os machos. Uma fêmea pode produzir vários milhões de óvulos, que ultrapassam a traqueia dos hospedeiros, são engolidos e lançados no ambiente com as fezes. As larvas eclodem como criaturas ovais com quatro patas rombudas. A maioria dos ciclos de vida de pentastomídeos requer um hospedeiro intermediário vertebrado como um peixe, um réptil, ou raramente um mamífero, que é comido pelo hospedeiro definitivo vertebrado. Após ingestão por um hospedeiro intermediário, as larvas penetram o intestino, migram ao acaso pelo corpo e, finalmente, sofrem metamorfose para ninfa. Após crescer e sofrer várias mudas, a ninfa finalmente se torna encapsulada e inativa. Quando comido por um hospedeiro definitivo, um jovem é capaz de atingir um pulmão, alimentar-se de sangue e tecidos e amadurecer.

Várias espécies foram encontradas encistadas em humanos; a mais comum é *Armillifer armillatus* (L. *armilla*, anel, + *fero*, apresentar), mas em geral causa poucos sintomas. *Linguatula serrata* é a causa de uma pentastomíase nasofaríngea, ou *halzoun*, uma doença de humanos do Oriente Médio e da Índia.

Xenocarida

Remipedia

Remipedia (Figura 20.16A) é um grupo muito pequeno dentro de Crustacea. As 10 espécies descritas até o momento são provenientes de cavernas conectadas ao mar. Os membros de Remipedia trazem algumas características ancestrais dos crustáceos. Há de 25 a 38 segmentos no tronco (tórax e abdome), todos com apêndices natatórios pareados, birremes, essencialmente iguais. As antênulas são birremes. Os dois pares de maxilas e um par de maxilípedes são preênseis, aparentemente uma adaptação à função de alimentação. A forma dos apêndices natatórios é similar à encontrada em Copepoda, mas diferente dos copépodes e dos cefalocáridos, as patas natatórias são orientadas lateralmente em vez de ventralmente.

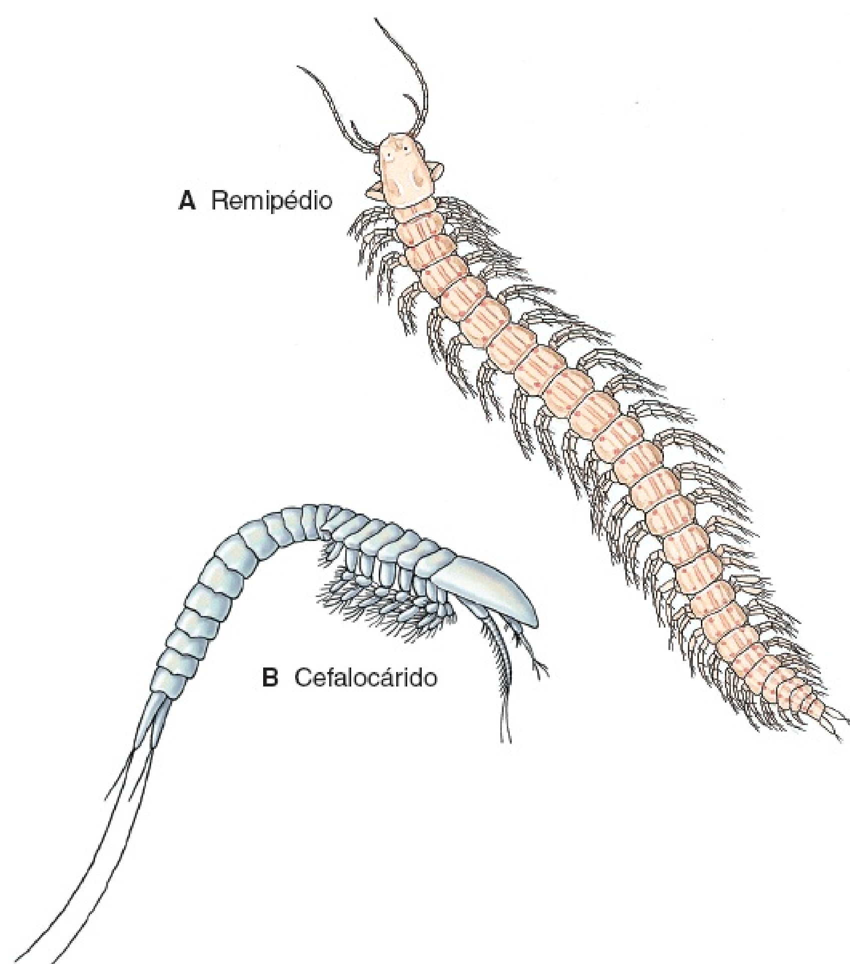


Figura 20.16 A. Crustáceo da classe Remipedia. **B.** Crustáceo da classe Cephalocarida.

Cephalocarida

Cephalocarida (Figura 20.16B) é também um pequeno grupo, com apenas nove espécies conhecidas. Os cefalocáridos ocorrem nas costas dos EUA nas Índias Ocidentais e no Japão. Eles têm de 2 a 3 mm de comprimento, e vivem em sedimentos da zona entremarés até 300 m de profundidade. Algumas de suas características são ancestrais: os apêndices torácicos são muito similares entre si, e as segundas maxilas são muito semelhantes aos membros torácicos. Os cefalocáridos não têm olhos, carapaça nem apêndices abdominais. São hermafroditas verdadeiros e os únicos, entre os Arthropoda, a eliminarem óvulos e espermatozoides por um ducto comum.

Vericrustacea

Branchiopoda

Existem mais de 10.000 espécies de Branchiopoda, que representam uma forma de crustáceo com alguns caracteres ancestrais. Três ordens são reconhecidas: **Anostraca** (artêmias, Figura 20.17B), sem carapaça; **Notostraca** (camarão-girino, Figura 20.17A), cuja carapaça forma um grande escudo dorsal; e **Diplostraca** (pulgas-d’água, Figura 20.17C), com uma carapaça típica que envolve o corpo, exceto a região cefálica, ou com uma carapaça que envolve todo o corpo. Os branquiópodes têm **filopódios** achatados, similares a folhas, patas que servem como seus principais órgãos respiratórios (daí o nome branquiópodes). Os branquiópodes, na sua maioria, também usam apêndices para filtrar partículas em suspensão e, em outros grupos, exceto os cladóceros, também os usam para locomoção.

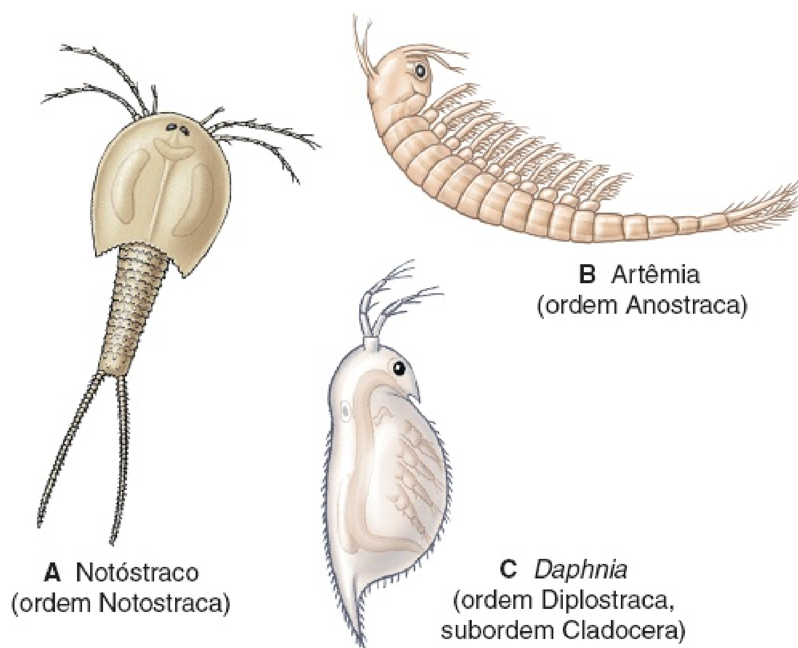


Figura 20.17 Os animais em **A**, **B** e **C** são membros da classe Branchiopoda.

A maioria dos branquiópodes é de formas de água doce. Os mais importantes e abundantes são as pulgas-d'água (cladóceros), que frequentemente formam uma grande proporção do zooplâncton de água doce. A reprodução é muito interessante e lembra a de alguns rotíferos (ver Capítulo 14). Durante o verão, os cladóceros frequentemente produzem só fêmeas por partenogênese, aumentando rapidamente sua população. Ocorrendo condições desfavoráveis, alguns machos são produzidos, e óvulos que precisam ser fertilizados são produzidos normalmente por meiose (ovos fertilizados que cruzam o inverno são chamados de efípios). Os ovos fertilizados são altamente resistentes ao frio e à dessecação, muito importante para a sobrevivência da espécie durante o inverno e para transferência passiva a novos *habitats*. A maioria dos cladóceros tem desenvolvimento direto, enquanto outros branquiópodes têm metamorfose gradual.

Copepoda

Esse grupo só é menor em número de espécies do que os Malacostraca, e sua biomassa total excede bilhões de toneladas nas águas marinhas e doces ao redor do mundo. Os copépodes são pequenos (em geral, poucos milímetros ou menos em comprimento), e um tanto alongados e afilados na direção posterior. A carapaça está ausente e retém o olho mediano, simples, naupliar nos adultos (Figura 20.18A). Eles têm um único par de maxilípedes unirremes e quatro pares de apêndices torácicos natatórios bastante achatados e birremes. O quinto par de patas é reduzido. A parte posterior do corpo é, em geral, separada da porção apendiculada anterior por uma articulação principal. As antênulas, com frequência, são mais longas dos que os outros apêndices e usadas para nadar. Os Copepoda tornaram-se muito diversificados e evolutivamente criativos, com um grande número de espécies simbióticas e de vida livre. Muitos parasitos são altamente modificados, e os adultos o são em tão alto grau (afastando-se de tal modo das descrições do grupo) que dificilmente são reconhecidos como artrópodes e muito menos como crustáceos.

Ecologicamente, os copépodes de vida livre são de extrema importância e é frequente dominarem o primeiro nível trófico consumidor (Capítulo 38) em comunidades aquáticas. Em muitos sistemas marinhos, o copépode *Calanus* é o organismo mais abundante do zooplâncton e compõe a porcentagem mais elevada da biomassa total (Capítulo 38). Em outros locais, sua biomassa só é ultrapassada pela dos eufausiáceos (ver adiante). *Calanus* forma a maior parte da dieta de peixes de grande importância ecológica e econômica, como arenques, savelhas e sardinhas. Esse gênero é também importante para as larvas de peixes maiores e (juntamente com os eufausiáceos) forma um item alimentar importante para algumas baleias e tubarões filtradores. Outros gêneros são de ocorrência comum no zooplâncton marinho, e algumas formas, como *Cyclops* e *Diaptomus*, podem formar um importante segmento do plâncton de água doce. Muitas espécies de copépodes são parasitos de uma grande variedade de outros invertebrados marinhos, e de peixes marinhos e de água doce e, assim como os seus hospedeiros, assumem elevada importância econômica. Algumas espécies de copépodes de vida livre são hospedeiros intermediários de parasitos de seres humanos, como *Diphyllobothrium* (uma tênia) e *Dracunculus* (um nematódeo), bem como de outros animais.

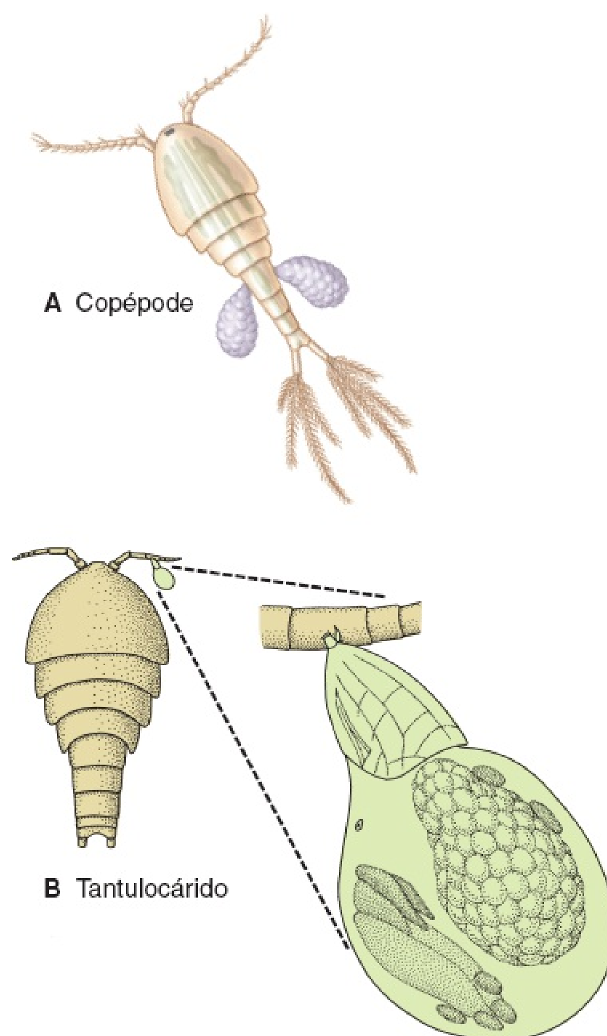


Figura 20.18 A. Um copépode com ootecas acopladas. **B.** Um tantulocárido. Esse pequeno parasito bizarro é mostrado aderido à primeira antena do seu copépode hospedeiro à esquerda.

O desenvolvimento dos Copepoda é indireto, e alguns parasitos muito modificados sofrem metamorfoses notáveis.

Tantulocarida

Tantulocarida (Figura 20.18B) é um grupo de crustáceos descritos pela primeira vez em 1983. Só foram descritas 12 espécies até o presente. São pequeninos (0,15 a 0,2 mm) ectoparasitas semelhantes a copépodes de outros crustáceos bentônicos de mar profundo. Não têm apêndices cefálicos reconhecíveis, exceto um par de antenas nas fêmeas. O ciclo de vida não é conhecido com certeza, mas as evidências atuais sugerem a ocorrência de um ciclo partenogenético e um ciclo com sexos separados e fertilização. A larva tântulo penetra na cutícula dos seus hospedeiros pela boca. O abdome e todas as suas patas torácicas são perdidos durante a metamorfose em adulto. Os jovens são os únicos entre os Maxillopoda a ter seis a sete segmentos abdominais, mas outras evidências sustentam a sua inclusão nesse grupo.

Thecostraca (Cirripedia)

Os Thecostraca incluem as cracas (ordem Thoracica), animais em geral envolvidos por uma concha de placas calcárias, bem como três ordens menores de formas parasíticas ou que se enterram no sedimento. As cracas são sésseis quando adultas e podem estar aderidas ao substrato através de um pedúnculo (lepadomorfos) (Figura 20.19B) ou diretamente (cracas) (Figura 20.19A). Sua forma típica mostra uma carapaça (manto) que envolve o corpo e secreta uma concha de placas calcárias. A cabeça é reduzida, sem abdome e os apêndices torácicos são cirros longos multiarticulados e com cerdas. Os cirros são estendidos através de uma abertura entre as placas calcárias para filtrar pequenas partículas em suspensão na água, utilizadas como alimento (Figura 20.19). Embora todas as cracas sejam marinhas, frequentemente são encontradas na zona entremarés; portanto, às vezes ficam expostas por determinados períodos de tempo à dessecação e à ação da água doce. Por exemplo, *Semibalanus balanoides* pode tolerar temperaturas abaixo do ponto de congelamento na região entremarés do Ártico e sobreviver exposto ao ar no seu substrato rochoso por mais do que 9 h no verão. Durante esses períodos, a abertura entre as placas fica reduzida a uma fenda muito estreita.

As cracas com frequência aderem ao casco de navios, onde se desenvolvem. O seu número pode aumentar em tal escala, que a velocidade do navio pode ser reduzida em 30 a 40%, precisando aportar em diques secos para limpeza. Podem viver também sobre baleias (ver Figura 20.24).

A maioria das cracas não parasitas é hermafrodita e sofre uma metamorfose notável durante o desenvolvimento. A maioria eclode como náuplio, que logo se torna uma larva cipris, assim chamadas pela sua semelhança com um ostracode do gênero *Cypris*. Elas têm uma carapaça bivalve e olhos compostos. As larvas cipris fixam-se ao substrato pelas primeiras antenas, possuidoras de glândulas adesivas, e iniciam sua metamorfose. Esta envolve várias mudanças dramáticas, incluindo a secreção de placas calcárias, perda de olhos e transformação dos apêndices natatórios em cirros. Como as cracas adultas são sésseis e não se assemelham a crustáceos típicos, foram originalmente classificadas como moluscos e as partes de seu corpo receberam nomes de moluscos. É por isso que o tecido dentro das placas das cracas é chamado de "manto", sendo que, normalmente, este termo é limitado ao tecido do molusco que reveste e forma a concha. A descoberta da larva náuplio da craca levou à classificação correta.

Os membros da ordem Rhizocephala, como *Sacculina*, são parasitos altamente modificados de caranguejos. Essas cracas são dioicas. Começam a vida como larvas cipris, como os outros cirripédios, mas, quando encontram um hospedeiro, as fêmeas metamorfoseiam-se em um **quentrogon** (Gr. *kentron*, ponta, espinho + *gonos*, progênie) que injeta células do parasito na hemocele do seu hospedeiro caranguejo (Figura 20.20). Finalmente, as estruturas de absorção que crescem como raízes através do corpo do caranguejo e estruturas de reprodução tornam-se aparentes externamente entre o cefalotórax e o abdome entreaberto do caranguejo. Machos no estágio cipris aderem à câmara incubadora externa das fêmeas.





Figura 20.19 Cracas; ordem Thoracica, subclasse Cirripedia, classe Maxillopoda. **A.** *Balanus balanoides* em rochas da região entremarés aguardando a maré cheia. **B.** Lepadomorfos, *Lepas anatifera*. Note os apêndices para alimentação, ou cirros, em *Lepas*. As cracas aderem a uma grande variedade de substratos duros, como rochas, estacas e fundo de barcos.

A posição exata onde as estruturas reprodutivas irrompem a superfície no corpo do caranguejo é de grande valor adaptativo para os rizocéfalos parasitos, pois corresponde à das massas de ovos dos caranguejos (quando este as apresenta), e o animal trata o parasito como trataria os seus próprios ovos. Eles os protegem, ventilam, limpam e auxiliam sua reprodução, com o comportamento de desova no momento adequado. O comportamento do caranguejo é necessário para a boa saúde do parasito. O que acontece quando a larva do rizocéfalo tem tão pouca sorte e invade um caranguejo macho? Não há problema. Durante o crescimento

interno do parasito no corpo do macho, ele castra o hospedeiro, e o macho comporta-se como uma fêmea em termos de cuidado com o parasito. As gônadas não se desenvolvem em caranguejos parasitados de ambos os gêneros.

Malacostraca

Malacostraca, com mais de 20.000 espécies em todo o mundo, apresenta grande diversidade. Resumimos nossa exposição, mencionando alguns dos grupos mais importantes. Descrevemos o plano de corpo característico dos malacóstracos anteriormente.

Ordem Isopoda. Os isópodes são um dos poucos grupos de crustáceos que invadiram com sucesso *habitats* terrestres, além de ocuparem ambientes marinhos e de água doce, e os únicos crustáceos que se tornaram verdadeiramente terrestres.

Comumente, são achatados dorsoventralmente, sem carapaça e apresentam olhos sésseis; os maxilípedes são o primeiro par de apêndices torácicos; as outras patas torácicas não apresentam exópodes e são similares. Os apêndices abdominais apresentam brânquias ou órgãos similares a pulmões, chamados pseudotraqueias, e, com exceção dos urópodes, também são similares entre si (por isso denominados isópodes). Muitas espécies, por proteção, são capazes de enrolar o corpo formando uma bola.

As formas terrestres comuns são os tatuzinhos ou tatuzinhos-de-jardim (*Porcellio* e *Armadillidium*, Figura 20.21A), os quais vivem sob pedras e em ambientes úmidos. Embora terrestres, não têm uma cobertura cuticular eficiente e outras adaptações para conservação de água como as dos insetos; portanto, precisam viver em ambientes úmidos (p. ex., sob troncos ou pedras úmidas). *Caecidotea* (Figura 20.21B) é uma forma comum de água doce encontrada sob pedras e entre plantas aquáticas. *Ligia* é uma forma marinha comum que ocupa praias rochosas ou de areia. Alguns isópodes são parasitos de peixes (Figura 20.22A) ou crustáceos.

Alguns isópodes gigantes no fundo do mar chegam a 40 cm de comprimento (Figura 20.22B). Eles habitam profundidades de até 2.100 m e são comuns em 300 a 600 m. Eles se alimentam dos corpos de animais mortos que afundam ou capturam pequenas presas.

O desenvolvimento é essencialmente direto, mas pode ser fortemente metamórfico em parasitos especializados.

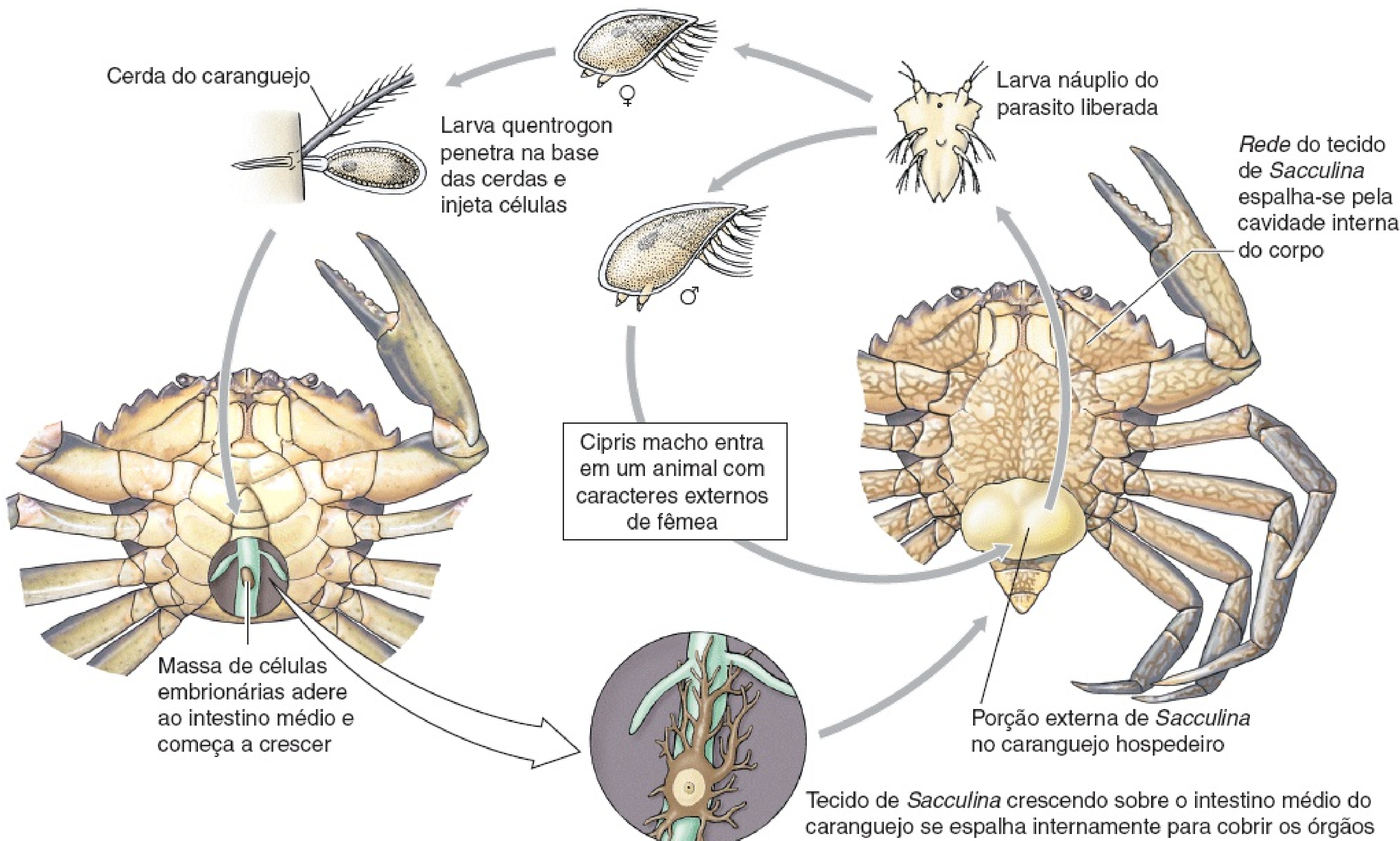


Figura 20.20 Ciclo vital de *Sacculina* (ordem Rhizocephala, subclasse Cirripedia; classe Maxillopoda), parasito de

caranguejos (*Carcinus*).

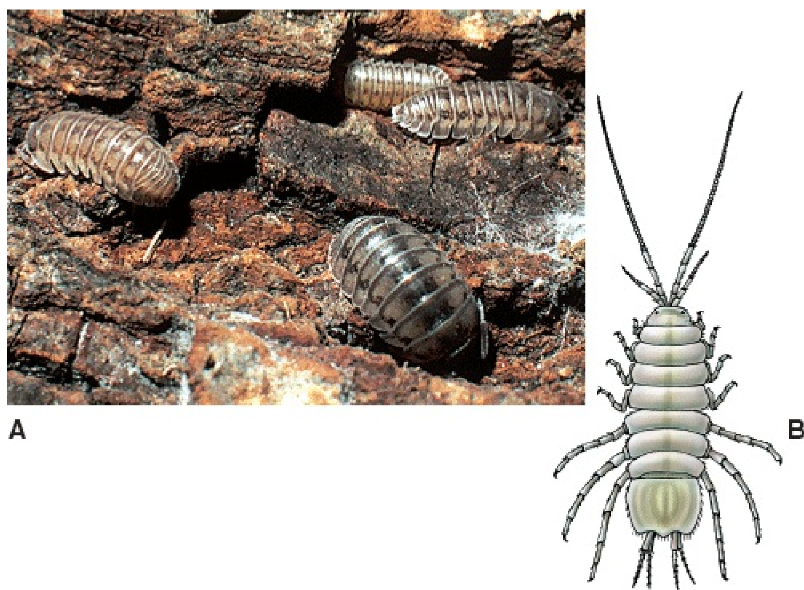


Figura 20.21 A. Quatro tatuzinhos-de-jardim, *Armadillidium vulgare* (ordem Isopoda, Malacostraca), forma terrestre comum. **B.** *Caecidotea* sp., um isópode aquático.





Figura 20.22 A. Um isópode parasito (*Anilocra* sp.) sobre um peixe (*Cephalopholis fulvus*) habitante de um recife de coral caribenho (ordem Isopoda, Malacostraca). **B.** Um isópode gigante, *Bathynomus giganteus,* nas

profundezas do Oceano Atlântico.

Ordem Amphipoda. Os anfípodes assemelham-se aos isópodes no sentido de que eles não têm uma carapaça, presença de olhos compostos e um par de maxilípedes (Figura 20.23). Entretanto, seu corpo é, em geral, comprimido lateralmente, e suas brânquias estão, tipicamente, em posição torácica. Além disso, seus apêndices torácicos e abdominais são arranjados em dois ou mais grupos que diferem em forma e função. Por exemplo, um grupo de patas abdominais pode ser natatória e outro saltadora. Há muitos anfípodes marinhos, incluindo formas praianas (p. ex., *Orchestia*, um saltão-de-praia), numerosos gêneros de água doce (*Hyalella* e *Gammarus*) e poucos parasitos (Figura 20.24). O desenvolvimento é direto e sem uma metamorfose verdadeira.

Ordem Euphausiacea. Euphausiacea é um grupo com apenas 90 espécies, mas são importantes como um plâncton oceânico conhecidos como *krill* (Figura 20.25). Medem aproximadamente 3 a 6 cm de comprimento, e têm uma carapaça fundida com todos os segmentos torácicos, mas que não encobre totalmente as brânquias. Eles não têm maxilípedes, mas exópodes nas patas torácicas. A maioria é bioluminescente, pela presença de uma substância produtora de luz em órgãos chamados **fotóforos**. Algumas espécies podem ocorrer em enxames enormes, capazes de cobrir áreas de mais de 45 m^2, estendendo-se por 500 m em uma direção única. Eles formam a maior porção da dieta de baleias e muitos peixes. Os ovos eclodem como náuplios e o desenvolvimento é indireto e metamórfico.

Ordem Decapoda. Os decápodes têm três pares de maxilípedes e 5 pares de patas ambulacrais. Nos caranguejos, o primeiro par é modificado para formar pinças (**quelas**), mas o segundo e o terceiro pares podem também ser quelados, como nos lagostins, lagostas e maioria dos camarões. Seu tamanho varia de poucos milímetros até o maior de todos os artrópodes, o caranguejo-aranha-japonês, cuja envergadura atinge 4 m de extremidade a extremidade. Lagostins, lagostas, siris e caranguejos e camarões pertencem a esse grupo (Figuras 20.26 e 20.27). Há cerca de 18.000 espécies de decápodes, e a ordem é bastante diversificada. Há muitas espécies de grande importância ecológica e econômica, e muitas são apreciadas como alimento.

Os caranguejos, em especial, exibem grande variedade de formas. Apesar de sua semelhança com os lagostins, diferem destes por um cefalotórax relativamente mais largo e abdome reduzido. Exemplos familiares ao longo da costa são: os ermitões (Figura 20.26B), que vivem em conchas de moluscos (porque seus abdomes não são protegidos pelo mesmo exoesqueleto pesado como suas partes anteriores); os caranguejos *Uca* (Figura 20.26C), que fazem tocas na areia logo abaixo do nível da maré alta e delas saem para percorrer a areia quando a maré baixa; os caranguejos *Libinia*; os interessantes *Dromidia* e outros, cujas carapaças são cobertas com esponjas e anêmonas-do-mar como camuflagem protetora (Figura 20.27).



Figura 20.23 Anfípodes marinhos. Anfípode livre-nadante, *Anisogammarus* sp.





Figura 20.24 A. Cabeça e boca de uma baleia-cinza saudável da Califórnia, *Eschrichtius robustus*, mostrando o seu recobrimento característico por cracas (Thecostraca) e anfípodes parasitos da família Cyamidae (ordem Amphipoda, Malacostraca) (*setas*). Note as barbatanas amareladas na boca (Capítulo 28). **B.** Parasitos da família Cyamidae da baleia-cinza. Ao contrário da maioria dos anfípodes, tem o corpo comprimido dorsoventralmente. Eles têm quelas preênseis e afiadas nas patas.

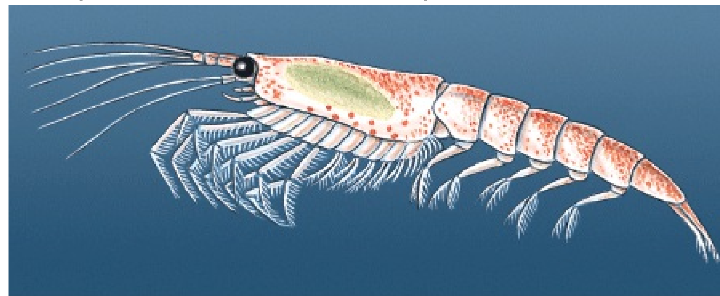


Figura 20.25 *Meganyctiphanes* (ordem Euphausiacea, Malacostraca), "*krill*-do-norte".



Figura 20.26 Crustáceos decápodes. **A.** Um caranguejo de rocha tropical vermelho-brilhante, *Grapsus grapsus*, é uma exceção conspícua à regra de que a maioria dos caranguejos mostra coloração críptica. **B.** Um ermitão, *Dardanus megistos*, que tem um exoesqueleto abdominal frágil, vive em uma concha de gastrópode, no interior da qual pode esconder-se como proteção. **C.** Um caranguejo macho *Uca* sp. mexe seu quelípode grande para sinalizar territorialidade, defesa e combate. **D.** Um camarão *Rhynchocinetes rigens*, caça em covas e recifes de coral, mas somente à noite. **E.** A lagosta *Panulirus argus* (mostrada na foto) e a lagosta do norte, *Homarus americanus*, são apreciadas para o consumo por muitas pessoas (ordem Decapoda, Malacostraca).



Figura 20.27 O caranguejo-de-esponja *Dromidia antillensis*. Esse caranguejo é uma das várias espécies que executam camuflagem deliberada com material do seu ambiente (ordem Decapoda, Malacostraca).

Classificação do subfilo Crustacea

A classificação dos táxons superiores de Crustacea é complexa e sujeita a mudanças conforme novos dados tornam-se disponíveis. Mencionamos os grupos a seguir apoiados em diversas fontes, omitindo muitos táxons pequenos.

Ostracoda (Gr. *ostrakodes*, com concha): **ostrácodes**. Carapaça bivalve envolvendo inteiramente o corpo; corpo não segmentado ou com segmentação indistinta; não mais do que dois pares de apêndices no tronco. Exemplos: *Cypris, Cypridina, Gigantocypris*.

Mystacocarida (Gr. *mystax*, bigode, + *karis*, camarão, + *ida,* sufixo plural): **escorpiões de bigode**. Carapaça ausente; corpo com cabeça e tronco com dez segmentos; télson com ramos em forma semelhante a uma pinça; apêndices cefálicos quase idênticos, mas as antenas e mandíbulas birremes, outros apêndices cefálicos unirremes; apêndices pequenos e uniarticulados do segundo ao quinto segmentos do tronco. Exemplo: *Derocheilocaris*.

Branchiura (Gr. *branchia,* brânquias, + *ura*, cola): **parasito de peixe**. Corpo oval, cabeça e a maior parte do tronco cobertos por uma carapaça achatada, incompletamente fundida com o primeiro segmento torácico; tórax com quatro pares de apêndices birremes; abdome não segmentado bilobado; olhos compostos; antenas e antênulas reduzidas; maxílulas, frequentemente, formam ventosas. Exemplos: *Argulus, Chonopeltis*.

Pentastomida (Gr. *pente,* cinco, + *stoma*, boca): **pentastomídeos**. Corpo vermiforme não segmentado com cinco protuberâncias anteriores pequenas, quatro com pinças e a quinta com boca com ventosas. Exemplos: *Armillifer, Linguatula*.

Remipedia (L. *remipedes*, pés em forma de remo). Carapaça ausente; protópodes unissegmentados; antênulas e antenas birremes; todos os apêndices do tronco similares; apêndices cefálicos grandes e raptoriais; segmento do maxilípede fundido aos cefálicos; tronco não regionalizado. Exemplo: *Speleonectes*.

Cephalocarida (Gr. *kephalē*, cabeça, + *karis*, camarão + *ida*, sufixo indicativo de plural). Carapaça ausente; filopódios, protópodes uniarticulados; antênulas unirremes e antenas birremes; olhos compostos ausentes; apêndices abdominais ausentes; maxilípede similar aos apêndices torácicos. Exemplo: *Hutchinsoniella*.

Branchiopoda (Gr. *branchia*, brânquia, + *pous, podos*, pés). Filopódios; carapaça presente ou ausente; maxilípedes ausentes; antênulas reduzidas; olhos compostos presentes; apêndices abdominais ausentes; maxila reduzida.

Ordem Anostraca (Gr. *an-*, prefixo significando sem, + *ostrakon*, concha): **artêmias**. Carapaça ausente; apêndices abdominais ausentes; antena unirreme. Exemplos: *Artemia, Branchinecta*.

Ordem Notostraca (Gr. *nōtos,* parte posterior, + *ostrakon*, concha). Carapaça formando um escudo dorsal grande; apêndices abdominais presentes, os posteriores reduzidos; antenas vestigiais. Exemplos: *Triops, Lepidurus*.

Ordem Diplostraca (Gr. *diploos*, duplo, + *ostrakon*, concha) **pulgas-d'água** (cladóceros) e conchóstracos. Carapaça dobrada, em geral envolvendo o tronco, mas não a cabeça (cladóceros) ou envolvendo o corpo inteiro (conchóstracos); antenas birremes. Exemplos: *Daphnia, Leptodora, Lynceus*.

Copepoda (Gr. *kōpē*, remo, + *pous, podos*, pé): **copépodes**. Carapaça ausente; tórax com sete segmentos, dos quais o primeiro, e às vezes o segundo, está fundido com a cabeça para formar um cefalotórax; antênulas unirremes; antenas unirremes ou birremes; quatro a cinco pares de apêndices natatórios; formas parasíticas frequentemente muito modificadas. Exemplos: *Cyclops, Diaptomus, Calanus, Ergasilus, Lernaea, Salmincola, Caligus*.

Tantulocarida (L. *tantulus*, pequeno, + *caris*, camarão). Apêndices cefálicos não reconhecíveis, exceto as antenas da fêmea na forma reprodutora; um estilete sólido mediano cefálico; seis segmentos torácicos livres, todos com um par de apêndices, os cinco anteriores birremes; seis segmentos abdominais; são ectoparasitos diminutos semelhantes aos copépodes. Exemplos: *Basipodella, Deoterthron*.

Thecostraca (Cirripedia) (L. *cirrus*, anel de cabelo, + *pes, pedis*, pé): **cracas**. Sésseis ou parasitos quando adultos; cabeça reduzida e abdome rudimentar; olhos pares compostos ausentes; corpo com segmentação indistinta; em geral, hermafroditas; nas formas de vida livre, a carapaça torna-se um manto que secreta placas calcárias; as antênulas tornam-se órgãos de fixação e então desaparecem. Exemplos: *Balanus, Policipes, Sacculina*.

Malacostraca (Gr. *malakos*, mole, + *ostrakon*, concha). Em geral com oito segmentos no tórax e seis segmentos mais télson no abdome; apêndices em todos os segmentos; antênulas frequentemente birremes; o primeiro dos três apêndices torácicos frequentemente maxilípedes; a carapaça cobre a cabeça e parte ou todo o tórax, algumas vezes ausente; brânquias são, em geral, epípodes torácicos.

Ordem Isopoda (Gr. *isos,* igual, + *pous, podos*, pé): **isópodes**. Carapaça ausente; antênulas em geral unirremes, às vezes vestigiais; olhos sésseis (sem pedúnculo); brânquias nos apêndices abdominais; corpo em geral achatado dorsoventralmente; o segundo par de apêndices torácicos em geral não é

preênsil. Exemplos; *Armadillidium, Caecidotea, Ligia, Porcellio.*

Ordem Amphipoda (Gr. *amphis*, em ambos os lados, + *pous, podos*, pés): **anfípodes**. Carapaça ausente; antênulas frequentemente birremes; olhos em geral sésseis, brânquias nos coxópodes torácicos; o segundo e o terceiro membros torácicos em geral preênseis; forma do corpo tipicamente comprimida bilateralmente. Exemplos: *Orchestia, Hyalella, Gammarus.*

Ordem Euphausiacea (Gr. *eu*, bem, + *phausi*, brilho radiante, + L. *acea*, sufixo: pertence a): ***krill***. Carapaça fundida a todos os segmentos torácicos, mas sem recobrir inteiramente as brânquias, ausência de maxilípedes; todos os apêndices torácicos com exópodes. Exemplo: *Meganyctiphanes.*

Ordem Decapoda (Gr. *deka*, dez, + *pous, podos*, pés): **camarões, caranguejos e lagostas**. Todos os segmentos torácicos fundidos e recobertos pela carapaça; olhos pedunculados; os três primeiros pares de apêndices torácicos modificados como maxilípedes. Exemplos: *Farfantepenaeus* (= *Penaeus*), *Cancer, Pagurus, Grapsus, Homarus, Panulirus.*

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

As filogenias dos crustáceos que usam caracteres moleculares diferem de maneira significativa daquelas com base nos caracteres morfológicos. A Figura 20.1 descreve um novo arranjo dos táxons dos crustáceos com pentastomídeos, branquiúros, mistacocáridos e ostracodes, formando um clado que divergiu dos outros crustáceos na base da árvore. Os morfologistas assumiram que os membros do Remipedia ocupavam essa posição. Os remipédios possuem um corpo alongado, sem tagmatização posterior à cabeça, cordão nervoso ventral duplo e arranjo serial dos cecos digestivos. Os fósseis de um artrópode enigmático do Período Mississipiano parecem ser de um grupo-irmão dos remipédios, e sua morfologia sugeriu um mecanismo para a origem dos apêndices birremes. Eles têm *dois pares* de apêndices unirremes em cada segmento. Assim, foi sugerido que cada segmento dos crustáceos represente dois segmentos ancestrais que se fundiram ("condição diplópode", como o visto em Diplopoda, no Capítulo 19) e que os apêndices birremes derivaram da fusão das duas patas em um segmento diplópode ancestral. Entretanto, sabe-se agora que a modulação na expressão do gene *Distal-less (Dll)* determina a localização das extremidades distais das patas dos artrópodes. Em cada apêndice primordial birreme (embrionário), o gene *Dll* pode ser observado em dois grupos de células, cada um dos quais será um ramo da pata. Nos primórdios da pata unirreme, há apenas um grupo dessas células, e, nos primórdios dos membros filópodes (como na classe Branchiopoda), há tantos grupos expressando *Dll* quanto há ramificações de membros. Assim, os membros unirremes não são necessariamente ancestrais aos membros birremes. Os crustáceos birremes ocorrem em ambos os lados da divisão filogenética mais profunda no grupo, sugerindo que o crustáceo ancestral era provavelmente birreme e que a condição unirreme nos Remipedia é um estado derivado.

Os pentastomídeos vermiformes foram colocados em Ecdysozoa próximo aos artrópodes porque suas formas larvais pareciam larvas de tardígrados, sua cutícula sofre muda e há outras similaridades na morfologia dos espermatozoides e apêndices larvais. As filogenias baseadas nas sequências de genes de RNA ribossômico indicam que os pentastomídeos são crustáceos. Um estudo dos arranjos de genes e de sequências de bases do DNA mitocondrial confirmaram esse resultado. Os pentastomídeos são agora considerados crustáceos altamente derivados, classificados como pertencentes próximos aos parasitos branquiúros de peixes (Branchiura).

As filogenias moleculares, algumas vezes, incluem os insetos (Hexapoda) nos Crustacea, mas não há um consenso geral em relação ao grupo a que pertencem. Em alguns casos, eles são incluídos próximo aos Branchiopoda, mas um estudo recente os incluiu próximo aos Remipedia.

Diversificação adaptativa

O nível de diversificação adaptativa demonstrado pelos crustáceos é alto, com exploração de todos os tipos de recursos aquáticos. São, inquestionavelmente, o grupo de artrópodes dominantes nos ambientes marinhos e compartilham com os insetos a dominância nos ambientes de água doce. As invasões de ambientes terrestres têm sido muito mais limitadas e o único sucesso notável é o dos isópodes. Outros exemplos terrestres são poucos, como os caranguejos terrestres. A classe mais diversificada é a dos Malacostraca, e os grupos mais abundantes são os Copepoda e os Ostracoda. Os membros dos dois táxons incluem filtradores planctônicos e numerosos detritívoros. Os pequenos copépodes herbívoros estão na base de quase

todas as redes alimentares marinhas e são críticos para a ecologia dos oceanos. Os copépodes foram particularmente bem-sucedidos como parasitos de vertebrados e invertebrados, e é claro que os copépodes parasitos atuais são produtos de numerosas invasões desses nichos.

Resumo

Crustacea é um grande subfilo primariamente aquático. Além de um par de mandíbulas, esses animais têm dois pares de antenas e dois pares de maxilas. Seus tagmas são uma cabeça e tronco ou cabeça, tórax e abdome. Muitos têm uma carapaça. A condição birreme dos apêndices dos crustáceos é uma característica ancestral.

Todos os artrópodes precisam livrar-se periodicamente de sua cutícula antiga (ecdise) e crescer aumentando suas dimensões antes que a cutícula recentemente secretada enrijeça. Os períodos pré-muda e pós-muda são controlados por hormônios, do mesmo modo que outros processos, como as mudanças na cor do corpo e a expressão das características sexuais.

Os hábitos alimentares variam muito em Crustacea, e há muitos predadores, detritívoros, comedores de partículas em suspensão e parasitos. A respiração ocorre através da superfície do corpo ou por brânquias, e os órgãos excretores ocorrem como glândulas antenais ou maxilares. A circulação, como em outros artrópodes, ocorre através de um sistema aberto formado por seios (hemocele), e um coração tubular dorsal é o principal órgão bombeador. Os crustáceos, na sua maioria, têm olhos compostos constituídos por unidades denominadas omatídios. Os sexos são, em geral, separados.

Branchiopoda é caracterizada por apresentar filopódios e abrange, entre outras, a ordem Diplostraca, ecologicamente importante como zooplâncton. Os copépodes não têm carapaça nem apêndices abdominais. São abundantes e estão entre os mais importantes consumidores primários em muitos ecossistemas de água doce e marinhos. Muitos são parasitos. Na sua maioria, os membros do Thecostraca são sésseis quando adultos, secretam uma concha calcária e filtram alimento por meio de seus apêndices torácicos. Os Branchiura são constituídos de parasitos de peixes, e estreitamente relacionados com eles estão os pentastomídeos (membros antigos do filo Pentastomida), parasitos dos pulmões e fossas nasais de vertebrados.

Os Malacostraca são um grupo familiar e diverso, cujas ordens mais importantes são Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea e Decapoda. Todas com apêndices abdominais e torácicos. Os isópodes não têm carapaça e são, em geral, achatados dorsoventralmente. Os anfípodes também não têm carapaça, mas são em geral achatados lateralmente. Os eufausiáceos são parte importante do plâncton oceânico, denominados *krill*. Os decápodes abrangem siris e caranguejos, camarões, lagostas, lagostins e outros; têm cinco pares de patas ambulacrais (incluindo os quelípodes) no tórax.

Questões de revisão

1. Liste os apêndices cefálicos dos crustáceos. Que outras características importantes podem distinguir os Crustacea de outros artrópodes?
2. Defina os seguintes termos: tergito, esternito, télson, protópode, exópode, endópode, epípode, endito e exito?
3. O que significa estruturas homólogas? O que significa homologia serial e como os crustáceos a evidenciam?
4. O que é uma carapaça?
5. Descreva brevemente a respiração e a circulação nos lagostins.
6. Resuma as funções das glândulas antenais e maxilares em Crustacea.
7. Como um lagostim detecta suas mudanças de posição?
8. Qual é a unidade de fotorrecepção do olho composto? Como essa unidade se ajusta às variações da quantidade de luz?
9. O que é um náuplio? Qual a diferença entre desenvolvimento direto e indireto em Crustacea?
10. Descreva o processo de muda em Crustacea, incluindo a ação hormonal e o processo de ecdise.
11. Quais características distinguem os Branchiopoda, Ostracoda, Copepoda, Thecostraca e Malacostraca?
12. Compare e contraste Isopoda, Amphipoda, Euphausiacea e Decapoda.
13. Explique a importância ecológica dos copépodes para os ecossistemas marinhos e de água doce.
14. Explique resumidamente a determinação genética para os apêndices unirremes e birremes.
15. O que é um pentastomídeo e onde pode ser encontrado?

Para aprofundar seu raciocínio. A flexibilidade inerente ao plano de um corpo segmentado foi claramente importante

para a evolução dos crustáceos, mas por que os crustáceos são muito mais diversificados do que os anelídeos, outro táxon segmentado?

Referências selecionadas

Bliss, D. E. (editor-in-chief). 1982–1985. The biology of Crustacea, vols. 1-10. New York, Academic Press, Inc. *Esta série é uma referência padrão a todos os aspectos da biologia dos crustáceos.*

Boore, J. L., D. V. Lavrov, and W. M. Brown. 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. Nature **392:**667-668. *Uma única translocação do gene mitocondrial, indicativa de um ancestral recente comum, é compartilhada por insetos e crustáceos, mas não está presente em quelicerados ou miriápodes.*

Chang, E. S., S. A. Chang, and E. P. Mulder. 2001. Hormones in the lives of crustaceans: an overview. Am. Zool. **41:**1090–1097. *Resumo da pesquisa sobre a função do hormônio na lagosta americana.*

Galant, R., and S. B. Carroll. 2002. Evolution of a transcriptional repression domain in an insect Hox protein. Nature **415:**910-913. *Há níveis de uma proteína (Ultrabithorax, Ubx), codificada por um gene* Hox*, nos abdomes de insetos, onde reprimem a expressão de outro gene,* Distal-less (Dll), *que é necessário para obter informações dos membros. Os abdomes de crustáceos e onicóforos apresentam níveis altos de Ubx, mas podem formar membros em seu abdome, demonstrando que Ubx é um repressor condicional nesses grupos.*

Giribet, G., G. D. Edgecombe, and W. C. Wheeler. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular *loci* and morphology. Nature **413:**157-161. *Emabasamento para incluir os Crustacea e Insecta como grupos-irmãos em um clado mandibulado.*

Gould, S. J. 1996. Triumph of the root-heads. Nat. Hist. **105:**10-17. *Um ensaio informativo sobre a coevolução parasita-hospedeiro usando* Sacculina *como um exemplo.*

Holden, C. 1997. Green crabs advance north. Science **276:**203. *Um relatório sobre o avanço do caranguejo-verde europeu* (Carcinus maenas) *até a costa oeste dos Estados Unidos.*

Huys, R., G. A. Boxhall, and R. J. Lincoln. 1993. The tantulocaridan life cycle: the circle closed? J. Crust. Biol. **13:**432-442. *A atual hipótese um um ciclo partenogenético alternando com um ciclo que inclui fertilização nessas pequenas criaturas bizarras.*

Laufer, H., and W. J. Biggers. 2001. Unifying concepts learned from methyl farnesoate for invertebrate reproduction and postembryonic development. Am. Zool. **41:**442-457. *Nos crustéceos, o metil farnesoato tem o mesmo papel no desenvolvimento que o hormônio imaturo tem nos insetos.*

Lavrov, D. L., W. M. Brown, and J. L. Boore. 2004. Phylogenetic position of Pentastomida and (pan)crustacean relationships. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. **271:**537-544. Os *pentastomídeos são crustáceos maxilópodes, provavelmente intimamente relacionados aos piolhos de peixe.*

Panganiban, G., A. Sebring, L. Nagy, and S. Carroll. 1995. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. Science **270:**1363–1366. *Investigação sobre os produtos do gene homeótico específico sugerem que todos os artrópodes derivam de um ancestram comum e que os membros dos birremes e unirremes derivam da modulação da expressão do gene* Distal-less (Dll).

Regier, J. C., J. W. Shultz, A. Zwick, A. Hussey, B. Ball, R. Wetzer, J. W. Martin, and C. W. Cunningham. 2011. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. Nature **463**:1079-1083. *Uma filogenia dos crustéceaos baseada em características moleculares não mostra os* Remipedia *como uma forma basal.*

Storch, V., and B. G. M. Jamieson. 1992. Further spermatological evidence for including the Pentastomida (tongue worms) in the Crustacea. Int. J. Parasitol. **22:**95-108. *Dados de desenvolvimento e morfológicos para embasar a colocação dos pentastomidas como crustáceos derivados, em vez de como um filo diferente.*

Versluis, M., B. Schmitz, A. von der Heydt, and D. Lohse. 2000. How snapping shrimp snap: through captivating bubbles. Science **289:**2114–2117. *O encaixe de sua quela é forte o bastante para gerar bolhas na cavitação. A implosão das bolhas atordoa a presa.*

Zill, S. N., and E.-A. Seyfarth. 1996. Exoskeletal sensors for walking. Sci. Am. **275:**86-90 (July). *Baratas, caranguejos e aranhas têm sensores no exoesqueleto de suas patas que agem como medidores de tensão biológicos.*

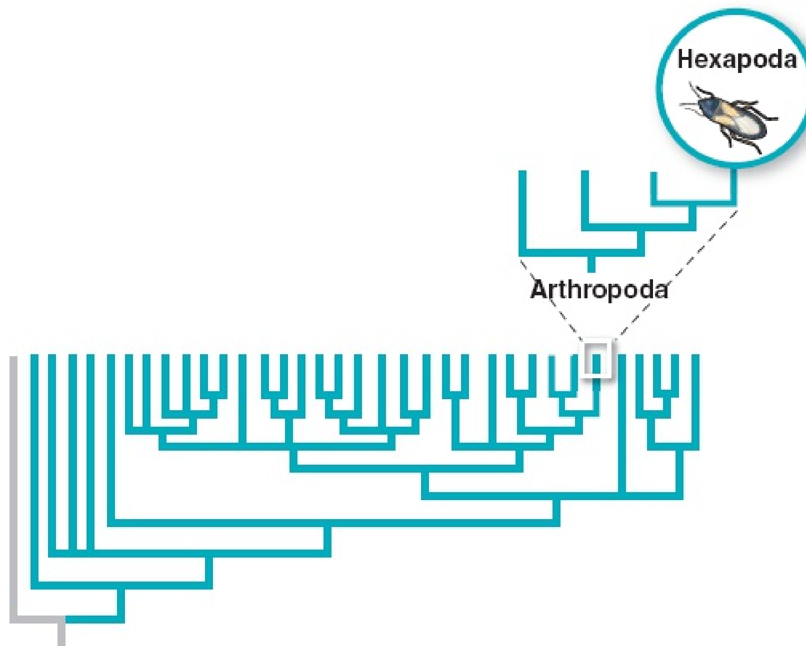
CAPÍTULO 21

Hexápodes

- **FILO ARTHROPODA**
  - Subfilo Hexapoda



A maioria das espécies animais é composta por insetos.



Uma combinação vencedora

Os seres humanos sofrem perdas econômicas irremediáveis por causa dos insetos. As infestações por gafanhotos na África parecem coisa do passado para muitos hoje em dia, mas isso está longe de ser verdade. As populações de gafanhotos flutuam entre fases calmas, quando eles ocupam apenas 16 milhões de quilômetros quadrados em 30 países africanos, e fases de epidemia, quando ocupam 29 milhões de quilômetros quadrados de terra em 60 países. Um enxame de gafanhotos, *Schistocerca gregaria*, contém de 40 a 80 milhões de insetos por quilômetro quadrado. Nas fases de pico, eles recobrem 20% da superfície terrestre e comprometem o sustento de 10% da população da Terra. A última fase de epidemia ocorreu entre 1986 e 1989, mas a Organização de Alimentos e Agricultura (FAO – Food and Agriculture Organization) da ONU monitora e mapeia os tamanhos das populações continuamente, a fim de responder rapidamente a infestações (http://www.fao.org/ag/locusts/en/info/faq/index.html).

No oeste dos EUA e do Canadá, infestações de besouros escolitíneos, nas décadas de 1980 e 1990, dizimaram pinheiros em áreas extremamente extensas, e, de 1973 a 1985, uma infestação das mariposas tortricídeas, *Choristoneura fumiferana*, em florestas de abetos, matou milhões de coníferas. Desde a sua introdução, na década de 1920, um fungo que causa a doença do olmeiro holandês, principalmente transmitido por besouros escolitíneos, virtualmente destruiu os olmeiros na América do Norte. Desde 2004, outro invasor estrangeiro, o besouro-minador-do-freixo, ameaça os freixos da América do Norte.

Esses exemplos servem para lembrar-nos de nossa batalha incessante contra o grupo de animais dominante na Terra hoje em dia: os insetos. Os insetos ultrapassam de longe, em número de espécies, todas as outras espécies de animais do mundo em conjunto, e o número de indivíduos é igualmente enorme. Alguns cientistas estimaram que existem 200 milhões de insetos para cada ser humano vivo hoje! Os insetos têm uma habilidade incomparável para se adaptar a todos os ambientes terrestres e, virtualmente, a todos os climas. Muitos deles acabaram explorando *habitats* de água doce e regiões costeiras, e muitos desenvolveram habilidades extraordinárias para sobreviver a condições ambientais adversas.

O subfilo Hexapoda é assim chamado pela presença de **seis pernas** nos membros do grupo. Todas as pernas são **unirremes**. Os hexápodes têm **três tagmas** – cabeça, tórax e abdome – com apêndices na cabeça e no tórax. Os apêndices abdominais são amplamente reduzidos ou ausentes. Existem duas classes dentro de Hexapoda: Entognatha e Insecta (Figura 21.1).

Entognatha é um pequeno grupo cujos membros têm as bases das peças bucais encerradas dentro de uma cápsula cefálica. Existem três ordens de entognatos. Os membros de Protura e Diplura são diminutos, sem olhos, e habitam no solo ou em locais escuros e úmidos, onde são raramente percebidos. Os membros de Collembola são comumente chamados, em inglês, de *springtails* (cauda-de-mola), devido à sua habilidade de saltar: um animal com 4 mm de comprimento pode saltar 20 vezes seu comprimento de corpo. Os colêmbolos vivem no solo, em matéria vegetal em decomposição, em superfícies de lagoas de água doce e ao longo da costa. Eles podem ser muito abundantes, chegando a milhões por hectare em alguns solos; porém, assim como os outros entognatos, seu tamanho pequeno torna-os menos visíveis para um observador casual.

Insecta é uma classe enorme cujos membros apresentam peças bucais ectognatas, em que as bases das peças bucais ficam fora da cápsula cefálica. Os insetos alados são chamados pterigotos, e os sem asas, apterigotos. A classe Insecta contém um grupo cujos membros divergiram dos ancestrais da ordem áptera Thysanura, a qual forma o grupo-irmão de todos os demais insetos. As asas dos insetos evoluíram em um ancestral comum desse clado (Figura 21.1). Os tisanuros são chamados de primitivamente ápteros para distinguir-se das ordens cujos membros não têm asas agora, mas cujos ancestrais eram alados.

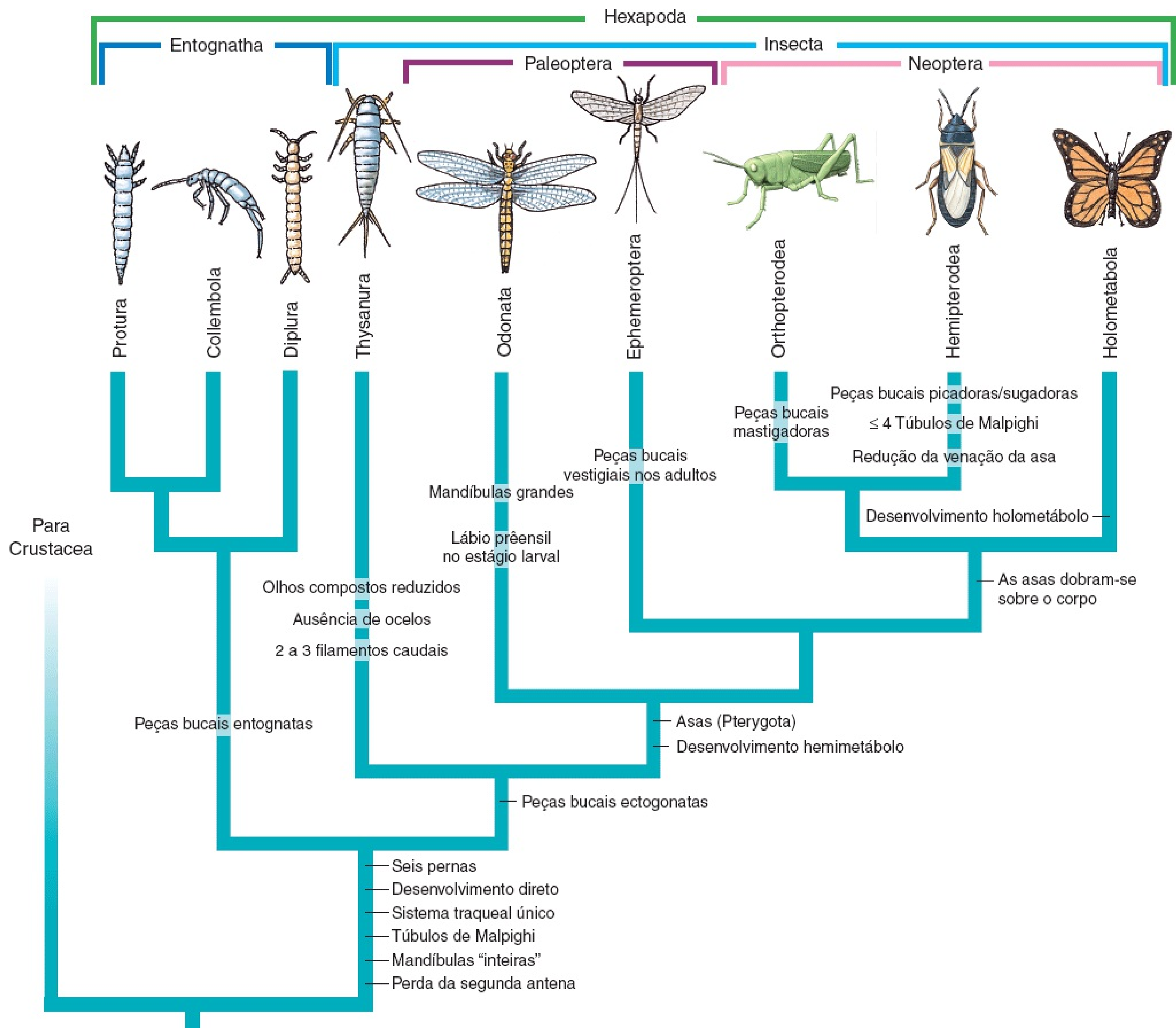


Figura 21.1 Cladograma mostrando as relações hipotéticas entre os Hexapoda. Muitas sinapomorfias foram omitidas. As ordens Protura, Collembola e Diplura são entognatas. Essas ordens, mais Thysanura, originaram-se antes dos primeiros ancestrais com asas. As ordens Odonata e Ephemeroptera formam Paleoptera, nas quais as asas ficam estendidas lateralmente. As demais ordens apresentam asas que podem se dobrar para trás sobre o abdome (Neoptera). A superordem Orthopterodea inclui as ordens Orthoptera, Blattodea, Phasmatodea, Mantodea, Isoptera, Plecoptera, Embiidina e Dermaptera. Hemipterodea inclui as ordens Zoraptera, Psocoptera, Hemiptera, Thysanoptera e Phthiraptera; e a superordem Holometabola compreende todas as ordens holometábolas.

CLASSE INSECTA

Insecta (L. *insectus*, cortado, segmentado) é o mais diverso e mais abundante de todos os grupos dos artrópodes. Existem mais espécies de insetos do que as espécies de todos os outros animais em conjunto. O número de espécies classificadas, atualmente, é de 1,1 milhão, porém os especialistas estimam que possam existir cerca de 30 milhões de espécies. Também existem evidências marcantes de uma evolução contínua e às vezes rápida entre os insetos atuais.

É difícil apreciar completamente a importância ecológica, médica e econômica desse enorme grupo. O estudo dos insetos (**entomologia**) ocupa tempo e recursos de homens e mulheres experientes em todo o mundo. A batalha entre os seres humanos

e seus competidores-insetos parece ser interminável, embora, paradoxalmente, os insetos entremearam-se tanto na economia da natureza em tantos papéis tão úteis que a maioria dos ecossistemas terrestres entraria em colapso sem eles.

Os insetos diferem dos outros artrópodes por terem peças bucais ectognatas e, geralmente, **dois pares de asas** na região torácica do corpo, embora alguns tenham apenas um par ou nenhum. O tamanho dos insetos varia desde menos de 1 mm até 20 cm de comprimento, sendo a maioria menor que 2,5 cm de comprimento. Alguns dos maiores insetos vivem nas áreas tropicais.

Distribuição

Os insetos estão entre os animais terrestres mais abundantes e amplamente distribuídos. Eles se espalharam por praticamente todos os *habitats* que conseguem suportar a vida, com exceção dos mares. Relativamente poucos insetos são verdadeiramente marinhos, mas alguns são comuns em zonas entremarés. Os hemípteros marinhos (*Halobates*), que vivem sobre a *superfície* dos oceanos, são os únicos invertebrados marinhos que vivem na interface entre o ar e a água do mar. Os insetos são comuns em água salobra, em alagados salgados e em praias arenosas. Eles são abundantes em água doce, no solo, em florestas (especialmente no dossel das florestas tropicais), e são encontrados até mesmo em desertos e regiões devastadas, no topo das montanhas e como parasitos em plantas e animais.

Sua ampla distribuição foi possibilitada por seu poder de voo e por sua natureza amplamente adaptativa. Os insetos desenvolveram asas e invadiram o ar 250 milhões de anos antes dos répteis, aves e mamíferos voadores. Na maioria dos casos, podem ultrapassar facilmente barreiras que são virtualmente impossíveis para muitos outros animais. Seu tamanho reduzido possibilita que sejam carregados pelas correntes de ar e de água para regiões distantes. Seus ovos bem-protegidos podem resistir a condições rigorosas e podem ser carregados por longas distâncias por aves e outros animais. Sua agilidade e agressividade ecológica permitem que ocupem qualquer nicho disponível em um dado *habitat*. Nenhum padrão simples de adaptação biológica pode ser aplicado aos insetos.

Adaptabilidade

Durante sua evolução, os insetos mostraram uma adaptabilidade inacreditável, o que pode ser evidenciado pela sua ampla distribuição e enorme diversidade de espécies. A maioria das suas modificações estruturais ocorreu nas asas, pernas, antenas, peças bucais e trato digestivo. Essa tamanha diversidade permite que esse grupo vigoroso utilize todo alimento e abrigo disponível. Alguns são parasitos; outros sugam a seiva de plantas; há os que mastigam a folhagem vegetal; há os predadores; e alguns vivem do sangue de vários animais. Dentre esses diferentes grupos, ocorrem especializações, de modo que um tipo particular de insetos venha a comer, por exemplo, as folhas de um só tipo de vegetal. Essa especificidade de hábitos alimentares diminuiu a competição com outras espécies e contribuiu sobremaneira para sua diversidade biológica.

Os insetos estão bem adaptados a regiões áridas e desérticas. A proteção de seu esqueleto rígido ajuda a limitar a evaporação. Alguns insetos também extraem a maior parte da água dos alimentos que ingerem, da matéria fecal e de subprodutos do metabolismo celular.

Morfologia externa e função

Os insetos apresentam uma variedade marcante de características morfológicas, mas, como em outros artrópodes, o exoesqueleto é composto por um sistema complexo de placas, conhecidas como **escleritos**, que se conectam através de articulações laminares flexíveis e ocultas. Os músculos que conectam os escleritos permitem que os insetos executem movimentos precisos. A rigidez de seu exoesqueleto é atribuída à presença de escleroproteínas únicas, e não à sua composição de quitina. É impermeável, e sua leveza possibilita o voo. Por outro lado, a cutícula dos crustáceos é endurecida principalmente por minerais.

Os insetos são muito mais homogêneos quando consideramos a tagmose do que os crustáceos. Os tagmas dos insetos são cabeça, tórax e abdome. A cutícula de cada segmento do corpo é composta tipicamente por quatro placas (escleritos): um noto (tergito) dorsal, um esternito ventral e um par de pleuritos laterais. Os pleuritos dos segmentos abdominais são em geral parcialmente membranosos, em vez de esclerotizados. Alguns insetos têm a estrutura do corpo bastante generalizada, enquanto outros são altamente especializados. Os gafanhotos são um tipo generalizado frequentemente usado em laboratórios para demonstrar as características gerais dos insetos (Figura 21.2).

A cabeça geralmente tem um par de olhos compostos relativamente grandes, um par de antenas e, em geral, três ocelos

(Figura 21.2). As antenas, que podem variar amplamente em forma e tamanho (Figura 21.3), atuam como órgãos táteis, olfatórios e, em alguns casos, auditivos. As peças bucais, formadas a partir de uma cutícula especialmente endurecida, consistem tipicamente em um labro, um par de mandíbulas e um de maxilas, um lábio e uma hipofaringe com forma de língua. O tipo das peças bucais de um inseto vai determinar como ele se alimenta. Discutiremos algumas dessas modificações mais adiante.

O tórax é composto por três segmentos, protórax, mesotórax e metatórax, e cada um deles com um par de pernas (Figura 21.2). Na maioria dos insetos, o mesotórax e o metatórax também têm um par de asas cada. As asas são prolongamentos cuticulares formados pela epiderme. Elas consistem em uma dupla membrana que contém veias compostas por uma cutícula mais grossa, servindo para expandir as asas após a emergência da pupa e para dar maior resistência aerodinâmica às asas. Embora os padrões dessas veias variem entre os diferentes táxons, são relativamente constantes dentro de uma mesma família, gênero ou espécie, e servem como um meio para a classificação e identificação.

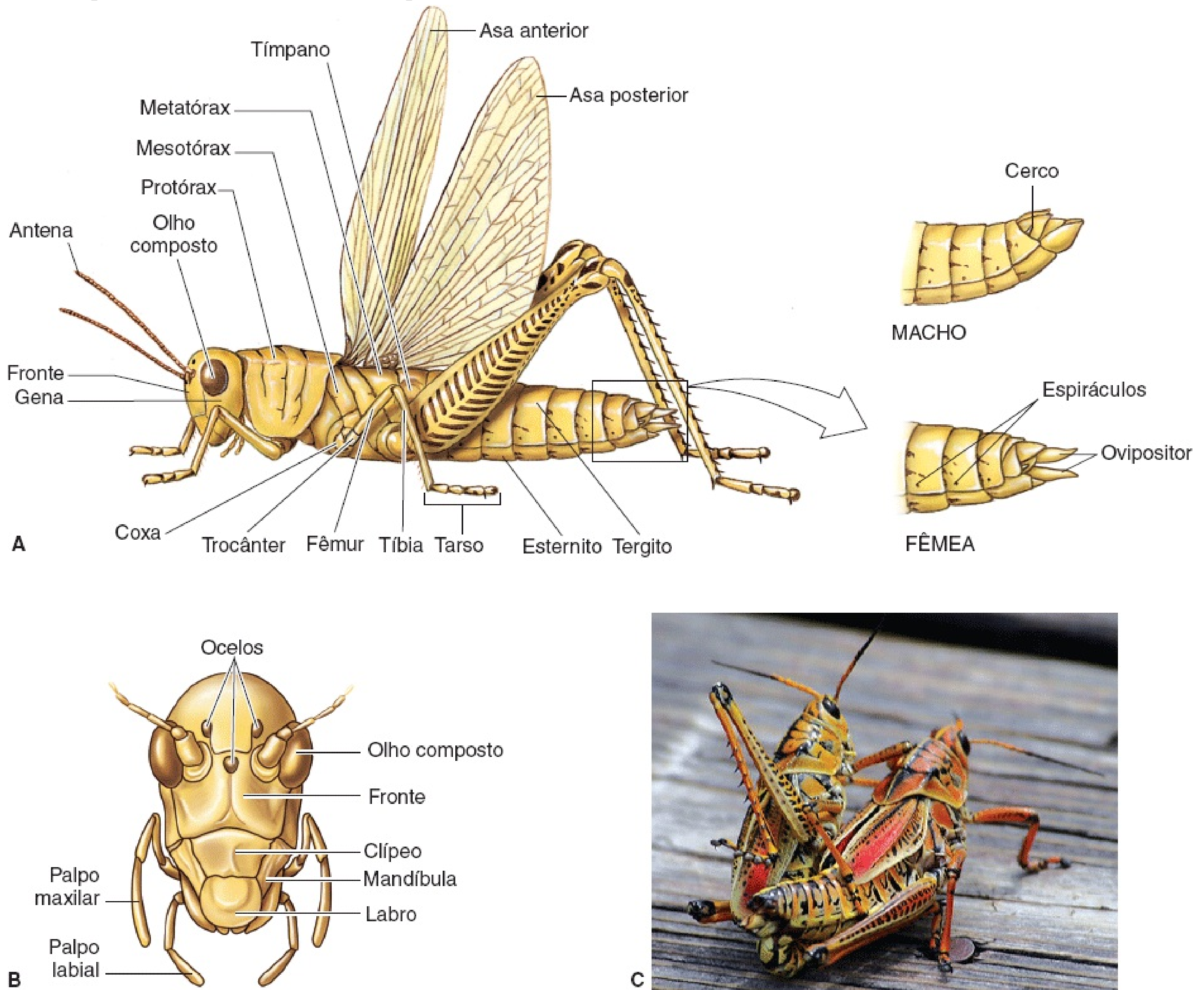
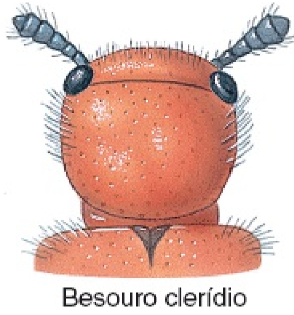


Figura 21.2 A. Características externas de uma fêmea de gafanhoto. O segmento terminal de um macho, com a genitália externa, no detalhe. **B.** Vista frontal da cabeça. **C.** Um casal de gafanhotos da espécie *Romalea guttata* (ordem Orthoptera) em cópula.









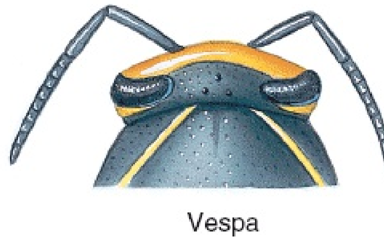




Figura 21.3 Alguns tipos de antenas de insetos.

As pernas dos insetos são frequentemente modificadas para propósitos especiais. As formas terrestres têm pernas locomotoras que terminam com almofadas e garras. Essas almofadas podem ser adesivas, permitindo que caminhem de ponta-cabeça, como nas moscas-domésticas. As pernas posteriores dos gafanhotos e grilos estão adaptadas para o salto (Figura 21.4). As paquinhas têm o primeiro par de pernas modificado para escavar o solo. Vários hemípteros e besouros aquáticos têm apêndices em forma de remo para natação. Para agarrar as presas, as pernas anteriores dos louva-a-deus são longas e fortes (Figura 21.5). As pernas das abelhas têm adaptações complexas para a coleta de pólen (Figura 21.6).

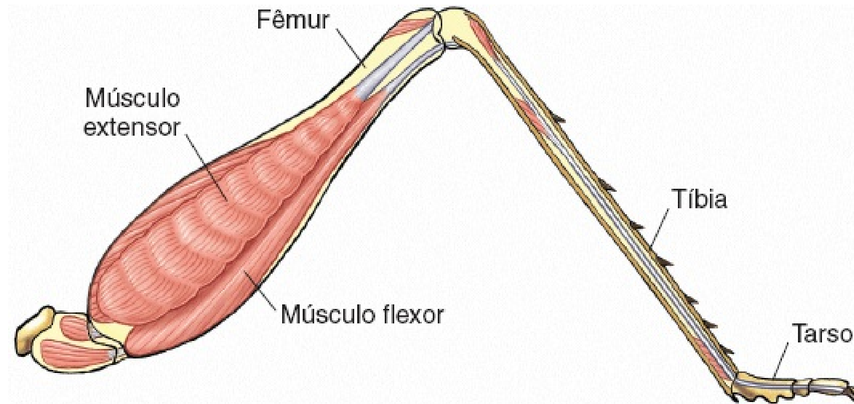


Figura 21.4 Perna posterior de um gafanhoto. Os músculos que efetuam os movimentos da perna ficam dentro de um cilindro oco do exoesqueleto. Nesse local, os músculos estão presos à parede interna, e atuam na movimentação dos segmentos do apêndice utilizando o princípio da alavanca. Note a articulação pivotante e a inserção dos tendões da musculatura extensora e flexora, que age reciprocamente para extensão e flexão do apêndice.





Figura 21.5 A. Um louva-a-deus (ordem Mantodea) alimentando-se de um inseto. **B.** Um louva-a-deus colocando ovos.

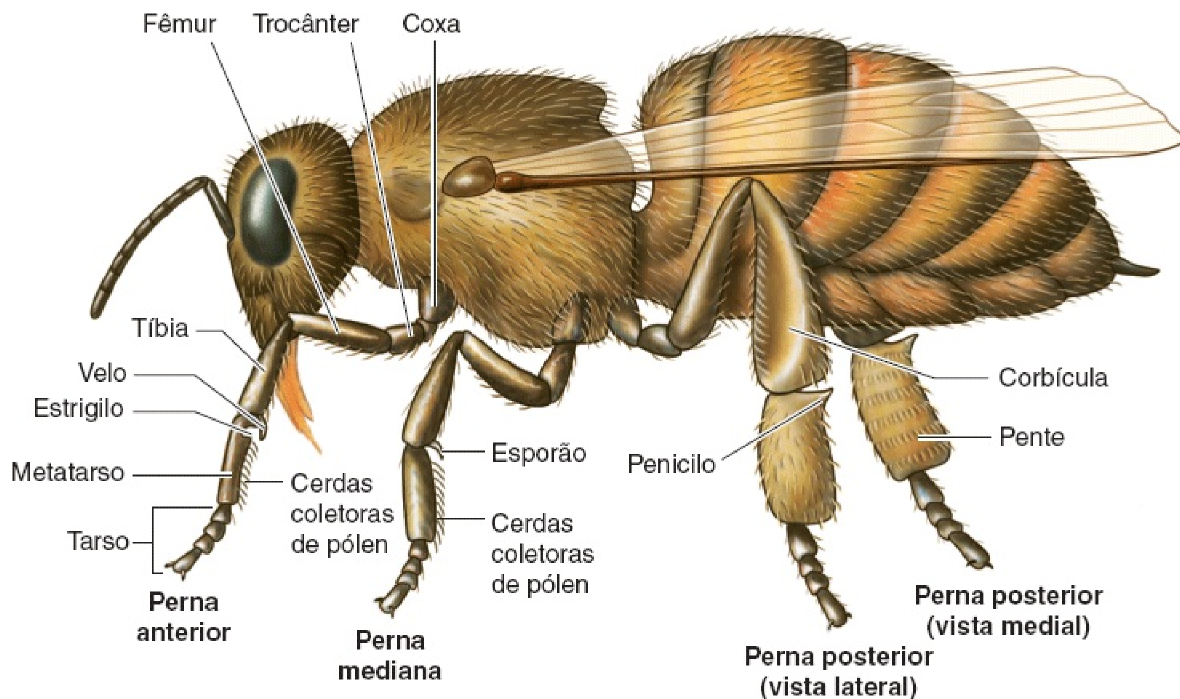


Figura 21.6 Pernas adaptadas da abelha operária. Na perna anterior, o recorte denteado coberto pelo velo penteia a antena. O esporão da perna mediana retira cera das glândulas de cera do abdome. As cerdas coletoras de pólen nas pernas anteriores e medianas penteiam o pólen coletado por pelos do corpo e depositam esse pólen nos tufos de cerdas das pernas posteriores. Os pelos longos do pente de pólen da perna posterior retiram o pólen do pente da perna oposta; então, o penicilo (empacotador de pólen) pressiona o pólen na

corbícula quando a perna é dobrada para trás. Uma abelha carrega sua carga nas duas corbículas até a colmeia e empurra o pólen dentro de uma célula, para ser tratado por outras operárias.

O abdome dos insetos é composto por 9 a 11 segmentos; o décimo primeiro, quando presente, é dotado de um par de **cercos** (apêndices da extremidade posterior do corpo). As formas imaturas (larvas ou ninfas) têm uma grande variedade de apêndices abdominais, mas esses apêndices não existem nos adultos. A genitália emerge a partir dos segmentos 8 e 9 do abdome (Figura 21.2A) e, frequentemente, é útil para identificação e classificação.

Existem inúmeras variações na forma do corpo dos insetos. Os besouros são geralmente grossos e arredondados (Figura 21.7A); libélulas, formigas-leão e bichos-pau são longos e delgados (Figura 21.7B); muitos insetos aquáticos são hidrodinâmicos; as borboletas têm as asas mais largas; e as baratas são achatadas, adaptadas para viver em fendas. O ovipositor da fêmea das vespas icneumonídeas é extremamente longo (Figura 21.8), enquanto os cercos anais formam pinças duras nas tesourinhas, mas são alongados e multiarticulados nas efêmeras e plecópteros. O ferrão dos himenópteros é um ovipositor modificado. As antenas são longas nas baratas e nas esperanças, curtas nas libélulas e na maioria dos besouros, clavadas em borboletas e plumosas em algumas das mariposas. Existem muitas outras variações dramáticas (Figura 21.3). Talvez mais surpreendente seja o fato de que peças bucais, antenas, pernas, cercos e ovipositores são todos apêndices modificados.

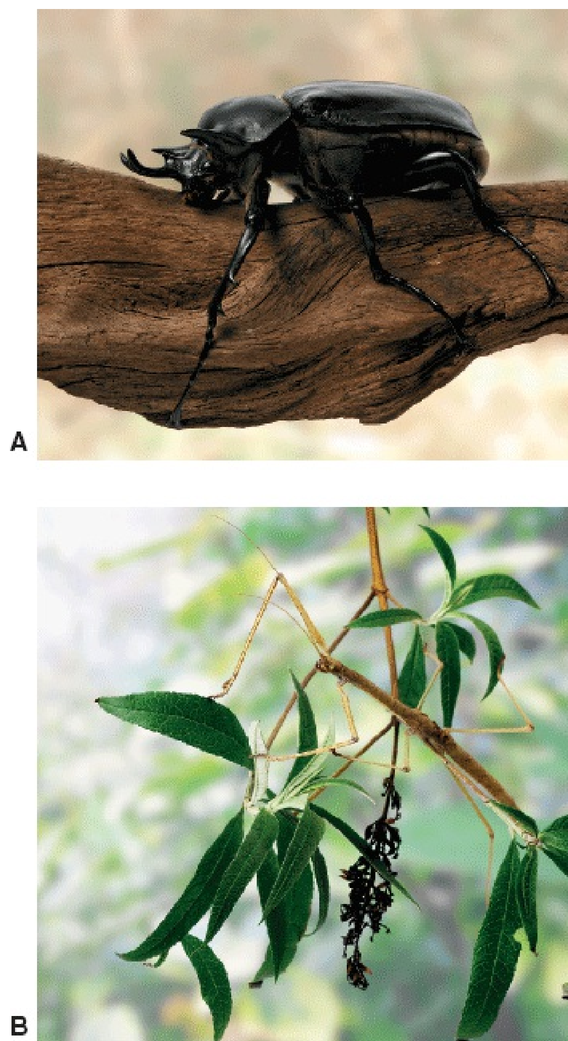


Figura 21.7 A. Um escaravelho em um galho. Embora os processos localizados na cabeça e no tórax pareçam ter a função de espetar ou perfurar um oponente, na realidade são usados para levantar um rival da mesma espécie para longe dos recursos. **B.** Bichos-pau do gênero *Diapheromera*. Essa espécie é comum na maior parte da América do Norte. Ela é áptera e, apesar de sua camuflagem como um galho, é comida por numerosos predadores.



Figura 21.8 Uma vespa icneumonídea com o final do abdome levantado, possibilitando-lhe assim enfiar seu longo ovipositor na madeira para encontrar um túnel feito por uma larva de vespa ou besouro. Ela pode penetrar 13 mm ou mais na madeira para depositar seus ovos em uma dessas larvas, que se tornará o hospedeiro da larva de icneumonídeo. Outras espécies de icneumonídeos atacam aranhas, mariposas, moscas, grilos, lagartas e outros insetos.

Locomoção

Andar. Ao se locomoverem, a maioria dos insetos usa um triângulo de pernas que envolve a primeira e a última perna de um lado e a perna mediana do lado oposto. Desse modo, os insetos terrestres mantêm pelo menos três de suas seis pernas no chão todo o tempo, um arranjo trípode que melhora a estabilidade.

Alguns insetos, como o hemíptero aquático *Gerris* (L. *gero*, possuir, carregar), têm a capacidade de caminhar sobre a superfície da água. Esse inseto tem, nas almofadas de suas pernas, cerdas hidrófobas que não rompem o filme superficial, mas apenas recortam-no. Conforme ele patina com seus dois pares de pernas posteriores, *Gerris* usa o par de pernas protorácicas reduzidas e denteadas para capturar e segurar a presa. Os hemípteros aquáticos têm um comportamento de limpeza incomum e podem dar cambalhotas completas na superfície da água, tentando remover resíduos dos seus tergitos torácicos (Figura 21.9). O corpo dos hemípteros marinhos do gênero *Halobates* (Gr. *halos*, mar + *ba¯tes*, aquele que caminha), que são excelentes surfistas sobre as ondas oceânicas, é adicionalmente protegido por uma cobertura que repele a água, composta por pelos em forma de ganchos grossos posicionados juntos entre si.

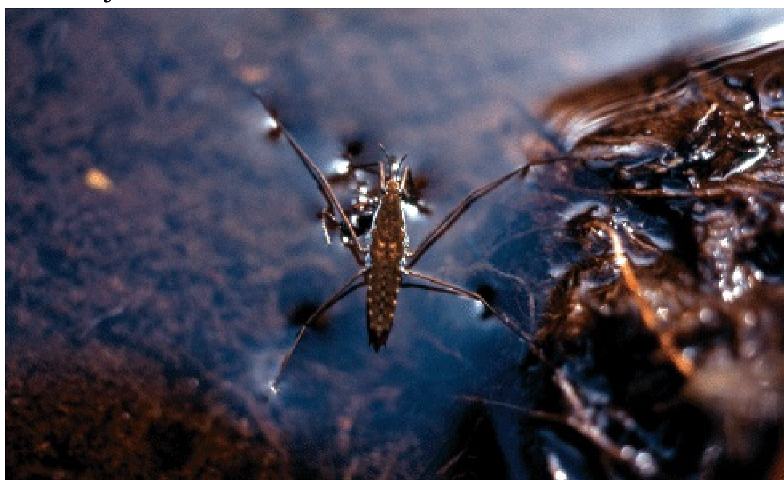


Figura 21.9 Um hemíptero aquático do gênero *Gerris* (ordem Hemiptera). O suporte ao animal é dado pelas pernas longas e estreitas que utilizam a tensão superficial da água.

Poder de voo. Os insetos são os únicos invertebrados que podem voar e compartilham a capacidade de voar com as aves e os mamíferos voadores. Entretanto, suas asas evoluíram de um modo diferente dos membros de aves e mamíferos, e não são homólogas a eles. As asas dos insetos são formadas por projeções da parede do corpo dos segmentos meso- e metatorácicos e são compostas por cutícula. A evidência fóssil sugere que os insetos podem ter desenvolvido asas totalmente funcionais há mais de 400 milhões de anos.

A maioria dos insetos tem dois pares de asas, mas os Diptera (moscas verdadeiras) têm apenas um par (Figura 21.10), sendo as asas posteriores representadas por um par de pequenos **halteres** (balancins) que vibram e são responsáveis pelo equilíbrio durante o voo. Os machos da ordem Strepsiptera têm apenas o par posterior de asas e um par anterior de halteres. Os machos das cochonilhas também têm um par de asas, mas não têm halteres. Alguns insetos não têm asas, seja por ancestralidade (p. ex., as traças) ou secundariamente (p. ex., as pulgas). As fêmeas reprodutivas de formigas perdem suas asas após o voo nupcial (os machos morrem), e os machos e as fêmeas reprodutivos de cupins têm asas, porém as operárias de ambos os sexos são ápteras. Os piolhos e as pulgas nunca têm asas.



Figura 21.10 A mosca comum, *Musca domestica* (ordem Diptera). As moscas-domésticas podem se contaminar com mais de 100 patógenos humanos, que podem ser transferidos de forma direta para os humanos e para o alimento animal por contato direto, alimento regurgitado e fezes.

As asas podem ser finas e membranosas, como nas moscas e em muitos outros grupos (Figura 21.10); grossa e dura, como as asas anteriores dos besouros (ver Figura 21.7A); coriáceas, como as asas anteriores de gafanhotos; cobertas por finas escamas, como em borboletas e mariposas; ou cobertas por pelos, como nos tricópteros.

Os movimentos das asas são controlados por um complexo de músculos no tórax. Os **músculos diretos de voo** estão ligados diretamente a uma parte da asa. Os **músculos indiretos de voo** não estão ligados à asa e provocam o movimento da asa ao alterar a forma do tórax. A asa está articulada ao tergito torácico e também lateralmente a um processo pleural, que age como apoio (Figura 21.11). Na maioria dos insetos, o movimento da asa para cima dá-se pela contração da musculatura indireta, que puxa o tergito para baixo em direção ao esternito (Figura 21.11A). As libélulas e as baratas promovem o movimento para baixo contraindo a musculatura direta que está ligada às asas lateralmente ao processo pleural citado. Em Hymenoptera e Diptera (ver adiante), toda a musculatura de voo é indireta. O movimento para baixo ocorre quando a musculatura que liga esternito e tergito relaxa e a musculatura longitudinal do tórax arqueia o tergito (Figura 21.11B), fazendo com que as articulações do tergito subam em relação à pleura. O movimento para baixo em besouros e gafanhotos envolve ambas as musculaturas, direta e indireta.

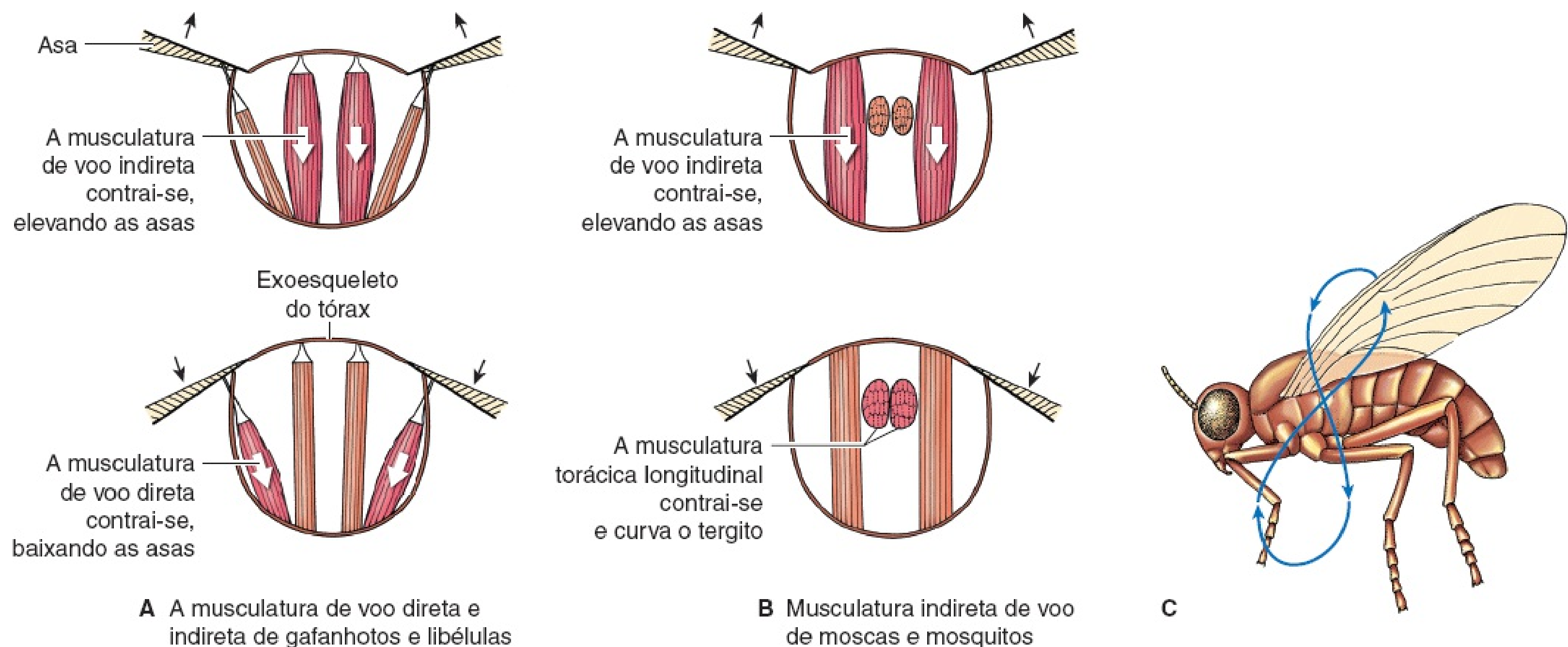


Figura 21.11 A. Musculatura de voo de insetos como a barata, nos quais a elevação das asas dá-se através da musculatura indireta e o abaixamento pela musculatura direta. **B.** Em insetos como moscas e abelhas, tanto o movimento para cima como o para baixo é dado pela musculatura indireta. **C.** O padrão de figura em "8" seguido pela asa de um inseto em voo durante a elevação e abaixamento das asas.

A contração da musculatura de voo dos insetos apresenta dois tipos básicos de controle nervoso: **sincrônico** e **assincrônico**. Os insetos maiores, como libélulas e borboletas, têm asas com músculos sincrônicos, nos quais um único impulso nervoso estimula uma contração muscular, provocando, assim, um batimento de asa. As asas com musculatura assincrônica ocorrem em Hymenoptera, Diptera, Coleoptera e alguns Hemiptera (ver adiante). Seu mecanismo de ação é complexo e depende do armazenamento de energia potencial em porções resilientes da cutícula torácica. Quando um conjunto de músculos se contrai (movendo a asa em uma direção), eles também esticam o conjunto antagônico de músculos, fazendo-os se contraírem (e mover a asa na outra direção). Uma vez que as contrações da musculatura não estão em fase com o estímulo nervoso, apenas impulsos nervosos esparsos são necessários para manter os músculos se contraindo e relaxando. Desse modo, são possíveis batimentos de asa extremamente rápidos. Por exemplo, as borboletas (com musculatura sincrônica) podem bater suas asas apenas 4 vezes por segundo. Entretanto, os insetos com musculatura assincrônica, como as moscas e as abelhas, podem vibrar suas asas com frequência de 100 vezes por segundo ou mais. As moscas do gênero *Drosophila* (Gr. *drosos*, sereno, umidade + *philos*, amante) podem voar com até 300 batimentos por segundo, e foi registrado que a frequência dos dípteros quironomídeos pode atingir mais de 1.000 batimentos por segundo.

Obviamente, o voo engloba mais do que o simples bater das asas; é necessário um impulso para frente. Enquanto a musculatura indireta de voo alterna ritmicamente o levantar e o abaixar das asas, a musculatura direta de voo altera o ângulo das asas de forma que elas ajam como correntes de ar elevadoras tanto durante o batimento para cima como durante o batimento para baixo, torcendo a borda anterior das asas para baixo, durante o batimento para baixo, e para cima, durante o batimento para cima. Isso resulta um movimento em forma de "8" (Figura 21.11C), fazendo com que o ar flua através das bordas das asas. A qualidade do impulso para frente depende, é claro, de vários fatores, como a variação na venação da asa, a carga na asa (gramas de peso corporal dividido pela área total da asa), a inclinação da asa, bem como o comprimento e a forma da asa.

A velocidade do voo varia extraordinariamente. Os voadores mais rápidos geralmente têm asas mais estreitas, de movimentos rápidos, com uma inclinação forte e um movimento em forma de "8" bastante acentuado. As mariposas esfingídeas e mutucas podem atingir 48 km/h, e libélulas, aproximadamente 40 km/h. Alguns insetos são capazes de efetuar voos contínuos bem longos. As borboletas monarcas migratórias, *Danaus plexippus* (Gr. Danaus, rei mítico da Arábia) (Figura 21.27A), viajam de centenas a milhares de milhas para o sul no outono, voando a uma velocidade aproximada de 10 km/h, para chegar aos seus abrigos de inverno no México e na Califórnia.

Morfologia interna e função

Nutrição

O sistema digestivo (Figura 21.12; ver também Figura 32.9, no Capítulo 32) consiste em um estomodeu (boca com glândulas digestivas, esôfago, papo para armazenagem e moela para maceração em alguns insetos); um mesênteron (estômago e cecos gástricos); e um proctodeu (intestino, reto e ânus). Parte da digestão pode ocorrer no papo enquanto o alimento se mistura com as enzimas da saliva, mas não ocorre absorção nesse local. O principal local para digestão e absorção é o mesênteron, e os cecos podem aumentar a área de digestão e absorção. Pouca absorção de nutrientes acontece no proctodeu (com certas exceções, como nos cupins que comem madeira), mas essa é a principal área para reabsorção de água e alguns íons (ver adiante).

A maioria dos insetos alimenta-se de fluidos e tecidos vegetais (**fitófagos** ou **herbívoros**). Alguns insetos alimentam-se de plantas específicas; outros, como os gafanhotos, podem comer quase qualquer planta. As lagartas de muitas mariposas e borboletas comem a folhagem somente de determinadas plantas. Certas espécies de formigas e cupins cultivam jardins de fungos como fonte de alimento.

Muitos besouros e as larvas de muitos insetos vivem de animais mortos (**saprófagos**). Alguns insetos são **predadores**, capturando e comendo outros insetos, assim como outros tipos de animais (Figura 21.5). No entanto, o besouro mergulhador *Cybister fimbriolatus* (Gr. *kybistēr*, mergulhador) não é um predador como se supunha anteriormente, mas é principalmente um detritívoro.

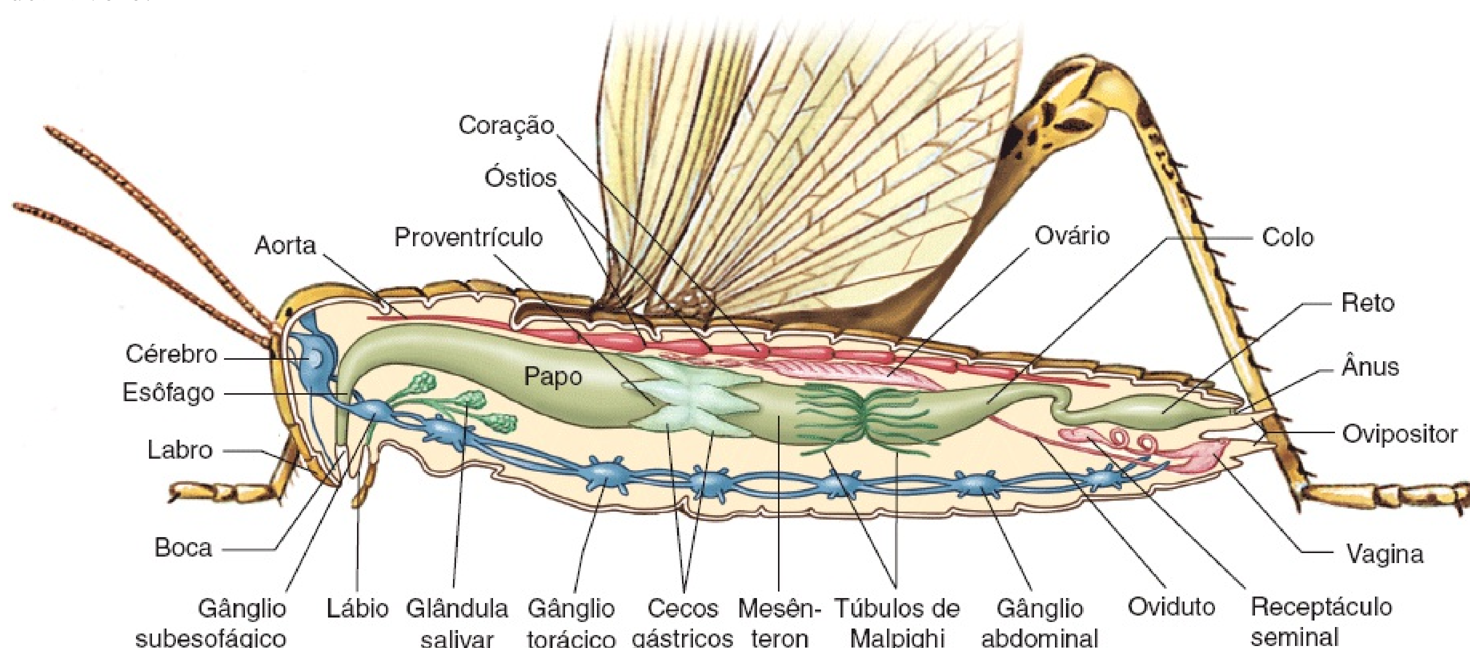


Figura 21.12 Estrutura interna de uma fêmea de gafanhoto.

Muitos insetos são **parasitos** na fase adulta, na larval ou, em alguns casos, em ambas as fases. Por exemplo, as pulgas (Figura 21.13) vivem do sangue de mamíferos quando adultos, mas suas larvas são detritívoras, de vida livre. Os piolhos (Figuras 21.14 e 21.15) são parasitos por todo seu ciclo de vida. Muitos insetos parasitos são, por sua vez, parasitados por outros insetos, condição essa conhecida como **hiperparasitismo**. As larvas de muitos tipos de vespas vivem e completam grande parte da sua metamorfose dentro do corpo de aranhas ou outros insetos (Figura 21.16), consumindo seus hospedeiros e acabando por matá-los. Uma vez que sempre matam seus hospedeiros, são conhecidos como **parasitoides** (um tipo letal de parasito). Os insetos parasitoides são extremamente importantes no controle das populações de outros insetos.

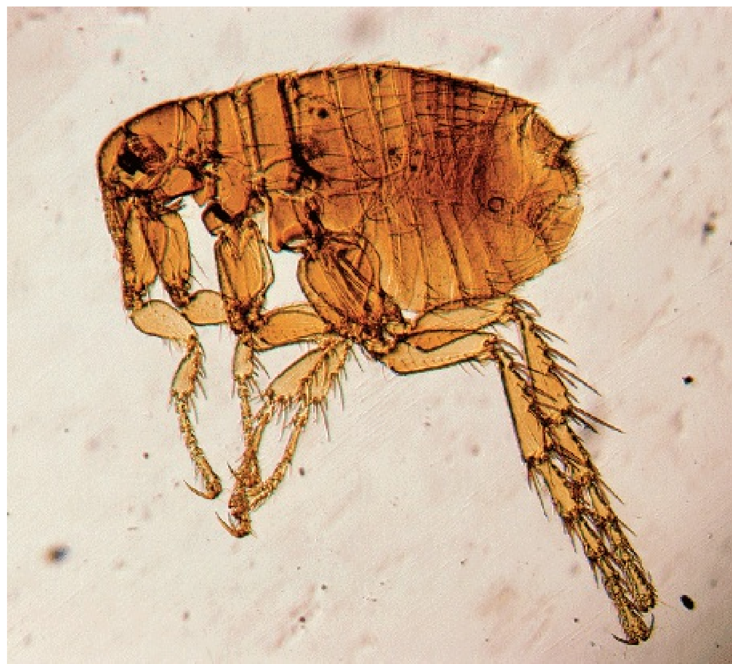


Figura 21.13 Uma fêmea de pulga humana, *Pulex irritans* (ordem Siphonaptera).

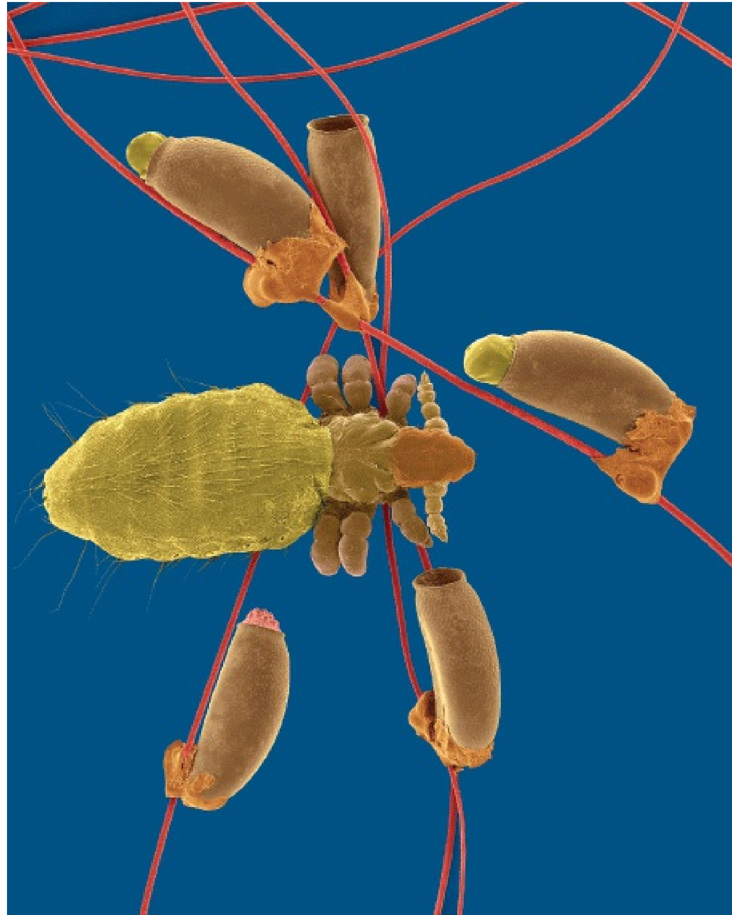


Figura 21.14 *Linognathus vituli*, um piolho de gado, preso a pelos. Também são visíveis cinco casulos, aderidos aos pelos. As larvas estão emergindo de dois dos casulos.

Para cada tipo de alimentação, as peças bucais são adaptadas de uma forma especializada. **Peças bucais sugadoras** geralmente formam um tubo e podem facilmente perfurar os tecidos de plantas e animais. Os mosquitos (ordem Diptera) demonstram bem esse arranjo. Suas mandíbulas, maxilas, hipofaringe e labroepifaringe são alongadas, formando estiletes em forma de agulha, juntas compondo um **fascículo** (Figura 21.17C), o qual perfura a pele de sua presa para chegar até um vaso sanguíneo. A hipofaringe apresenta um ducto salivar e a labroepifaringe forma um canal alimentar. O labro forma uma bainha para o fascículo curvar-se para trás durante a alimentação (Figura 21.17C). Nas abelhas, o lábio forma uma “língua” flexível e contrátil coberta por muitas cerdas. Quando uma abelha mergulha sua probóscide no néctar, o ápice da língua dobra-se para cima e move-se para frente e para trás rapidamente. O líquido penetra no tubo por capilaridade e é carregado para dentro

continuamente, através de uma faringe bombeadora. Nas borboletas e mariposas adultas, as mandíbulas estão geralmente ausentes (estão sempre presentes nas larvas), e as maxilas formam uma longa probóscide sugadora (Figura 21.17D) para coletar néctar das flores. Em repouso, a probóscide enrola-se em uma espiral achatada. Durante a alimentação, ela se estende, e o fluido é bombeado para dentro através da ação de músculos faríngeos.

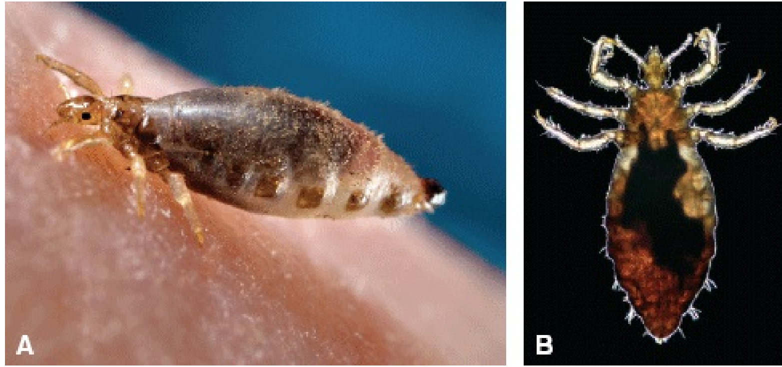


Figura 21.15 *Pediculus humanus var. corporis* é o piolho do corpo humano; habita o corpo, as roupas ou roupas de cama de algumas pessoas e é disseminado por contato humano. **A.** Piolho-fêmea com sangue ingerido. **B.** Piolho-macho mostrando as garras.

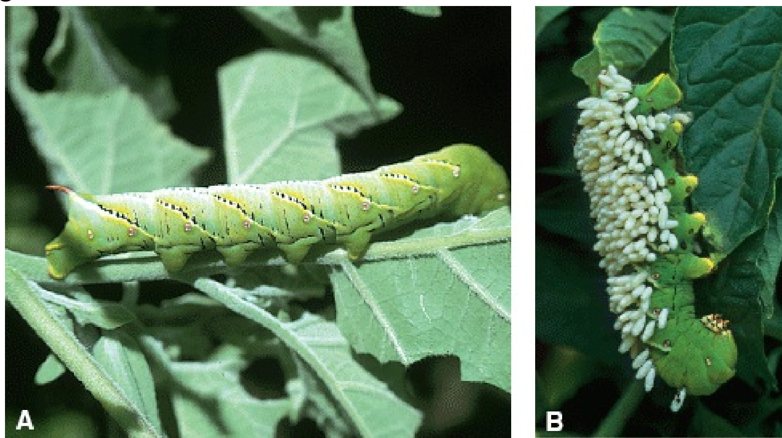
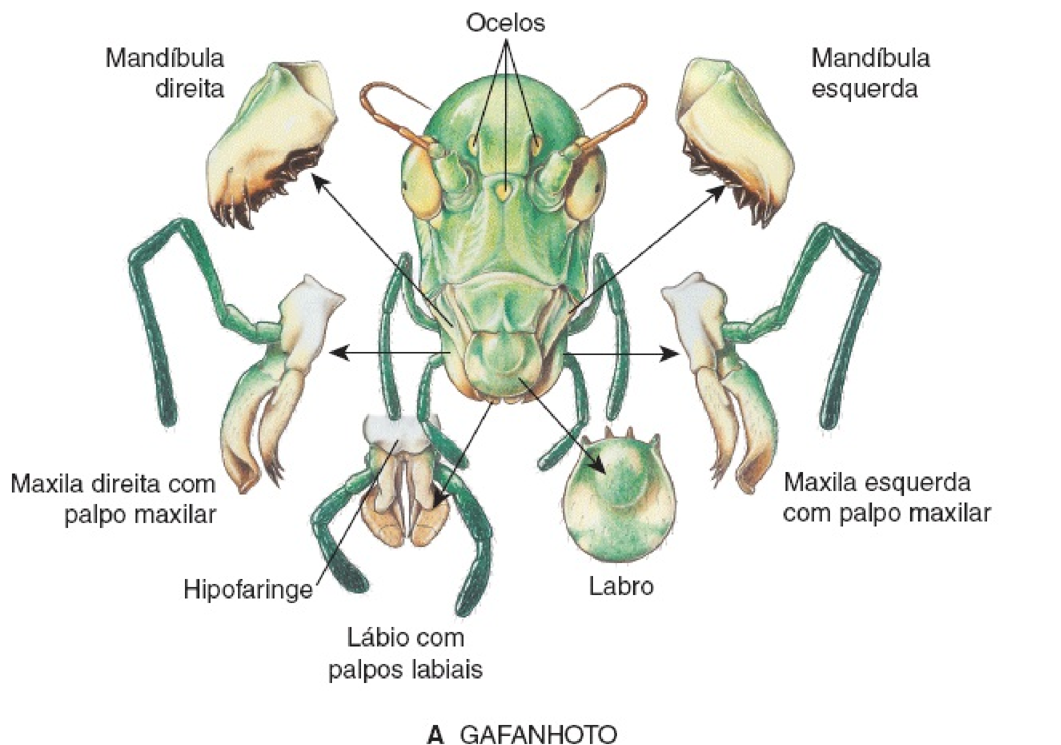
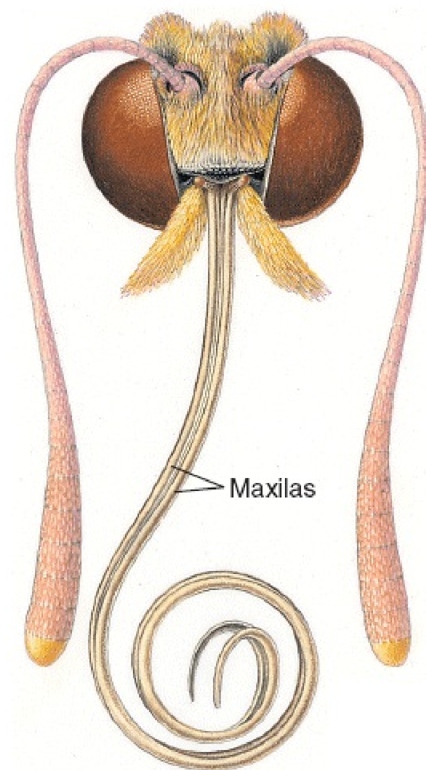
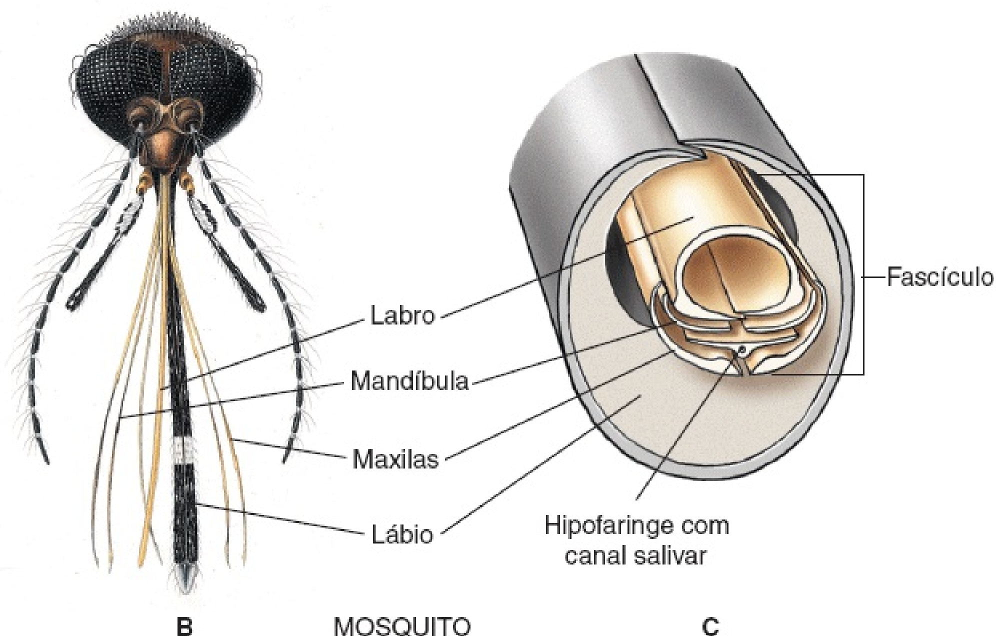


Figura 21.16 A. Uma lagarta, estágio larval da mariposa esfingídea, *Manduca sexta* (ordem Lepidoptera). As mais de 100 espécies de mariposas esfingídeas da América do Norte são voadoras potentes e alimentam-se principalmente à noite. Suas larvas são chamadas de "vermes-de-chifre", por causa do espinho posterior corpulento e grande. **B.** O "verme-de-chifre" parasitado por minúsculas vespas do gênero *Apanteles* (um parasitoide), que colocou seus ovos dentro da lagarta. As larvas da vespa emergiram e suas pupas encontram-se sobre a cutícula da lagarta. As vespas jovens emergem em 5 a 10 dias, mas a lagarta morre.







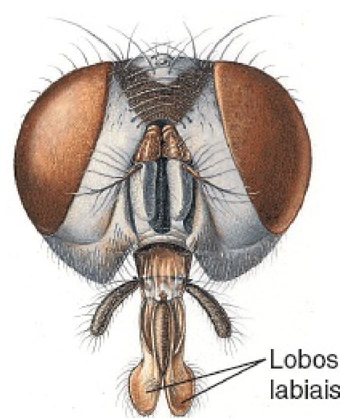


Figura 21.17 Quatro tipos de aparelhos bucais de insetos. **A.** Peças bucais mastigadoras de um gafanhoto. **B** e **C.** Peças bucais sugadoras de um mosquito. As partes do fascículo perfurante estão mostradas em corte (**C**). **D.** Peças bucais sugadoras de uma borboleta. As mandíbulas são ausentes e as maxilas formam uma longa espirotromba. **E.** Peças bucais esponjosas de uma mosca-doméstica. Na extremidade do lábio existe um par de grandes lobos com ranhuras na superfície ventral.

As moscas-domésticas, varejeiras e drosófilas têm **peças bucais esponjosas** e **lambedoras** (Figura 21.17E). No ápice do lábio, existe um par de lobos grandes e macios com ranhuras na superfície ventral que servem como canais alimentares. Essas moscas lambem o alimento líquido ou liquefazem primeiro o alimento com as secreções salivares. As mutucas não apenas sugam os líquidos superficiais, mas também perfuram a pele com mandíbulas delgadas e afiladas, e então absorvem o sangue.

As **peças bucais mastigadoras**, como as dos gafanhotos e muitos outros insetos herbívoros, estão adaptadas para agarrar e macerar o alimento (Figura 21.17A); as da maioria dos insetos carnívoros são pontiagudas e afiadas, servindo para perfurar sua presa. As mandíbulas dos insetos mastigadores são placas fortes e denteadas, cujas bordas podem morder ou arrancar pedaços enquanto as maxilas seguram o alimento, passando-o para a boca. As enzimas secretadas pelas glândulas salivares proporcionam uma ação química para ajudar o processo de mastigação.

Circulação

Um coração tubular cria uma onda peristáltica (Figura 21.12) que movimenta a hemolinfa (sangue) para frente através do único vaso sanguíneo existente, a aorta dorsal. Os órgãos pulsáteis acessórios ajudam a movimentar a hemolinfa para dentro das asas e pernas, e a circulação também é facilitada pelos vários movimentos do corpo. O coração faz parte de um sistema circulatório aberto (ver Capítulo 31); possui óstios através dos quais o sangue é devolvido da hemolinfa. A hemolinfa é constituída por plasma e amebócitos e, aparentemente, tem pouco a ver com o transporte de oxigênio na maioria dos insetos, porém ocorre hemoglobina na hemolinfa de algumas espécies (especialmente estágios imaturos aquáticos que ocupam ambientes de baixa tensão de oxigênio) e atua no transporte de oxigênio.

Trocas gasosas

Animais terrestres necessitam de sistemas respiratórios eficientes que permitam uma troca rápida de oxigênio e gás carbônico, mas que, ao mesmo tempo, restrinjam a perda de água. Nos insetos, essa é a função do **sistema traqueal**, uma rede extensa de tubos de parede fina que se ramificam a todas as partes do corpo do animal (Figura 21.18). O sistema traqueal dos insetos evoluiu independentemente daquele de outros grupos de artrópodes como as aranhas. Os troncos traqueais abrem-se para o exterior através de **espiráculos**, existindo geralmente dois pares no tórax e sete ou oito pares no abdome. Um espiráculo pode ser meramente uma abertura no tegumento, como ocorre nos insetos primariamente sem asas, mas em geral existe uma válvula ou algum tipo de mecanismo de fechamento que reduz a perda de água. A evolução de um sistema traqueal com válvulas deve ter sido muito importante por permitir aos insetos locomoverem-se para *habitats* mais secos. Um espiráculo também pode apresentar uma estrutura filtradora, como uma placa crivada ou um conjunto de cerdas interconectantes, que previne a entrada de água, parasitos ou poeira nas traqueias.

As **traqueias** são compostas por uma camada simples de células e são revestidas com cutícula, que é trocada junto com a cutícula externa durante as mudas. Os espessamentos espirais de cutícula (chamados **tenídias**) dão suporte às traqueias e evitam que colapsem. As traqueias ramificam-se em tubos menores, que terminam em túbulos muito finos, preenchidos por líquido e chamados **traquéolas** (revestidas com cutícula, que não é trocada durante a ecdise); estas se ramificam em uma rede muito fina que envolve as células. Nos insetos maiores, as maiores traqueias podem ter vários milímetros de diâmetro, mas diminuem até atingir 1 a 2 µm. As traquéolas, por sua vez, diminuem até o diâmetro de 0,5 a 0,1 µm. Em determinado estágio da lagarta da seda, estima-se que haja 1,5 milhão de traquéolas! Algumas larvas de lepidópteros (mariposas e borboletas) apresentam massa abdominal de traquéolas que forma o equivalente estrutural e fisiológico do pulmão dos vertebrados. É improvável uma célula viva estar a mais que alguns micrômetros de uma traquéola. De fato, as extremidades de algumas traquéolas na realidade recortam as membranas das células para as quais fornecem oxigênio, de modo que terminem próximo a mitocôndrias. O sistema traqueal permite um transporte eficiente normalmente sem o uso de pigmentos para carregar o oxigênio na hemolinfa, embora a hemoglobina esteja presente em alguns insetos.

O sistema traqueal também pode incluir **sacos aéreos**, que são, aparentemente, traqueias dilatadas, sem tenídias (Figura 21.18A). Estes têm parede fina, são flexíveis e estão localizados principalmente na cavidade do corpo, mas podem ocorrer nos apêndices. Os sacos aéreos podem permitir que os órgãos internos mudem de volume durante o crescimento, sem provocar mudança na forma do corpo do inseto, e reduzem o peso de insetos grandes. No entanto, em muitos insetos, os sacos aéreos aumentam o volume de ar inspirado e expirado. Os movimentos musculares do abdome fazem com que o ar penetre nas traqueias e expanda os sacos, os quais colapsam com a expiração. Em alguns insetos – gafanhotos, por exemplo –, um bombeamento adicional é proporcionado por um abdome telescópico, bombeando com o protórax, ou movimento da cabeça para frente e para trás.

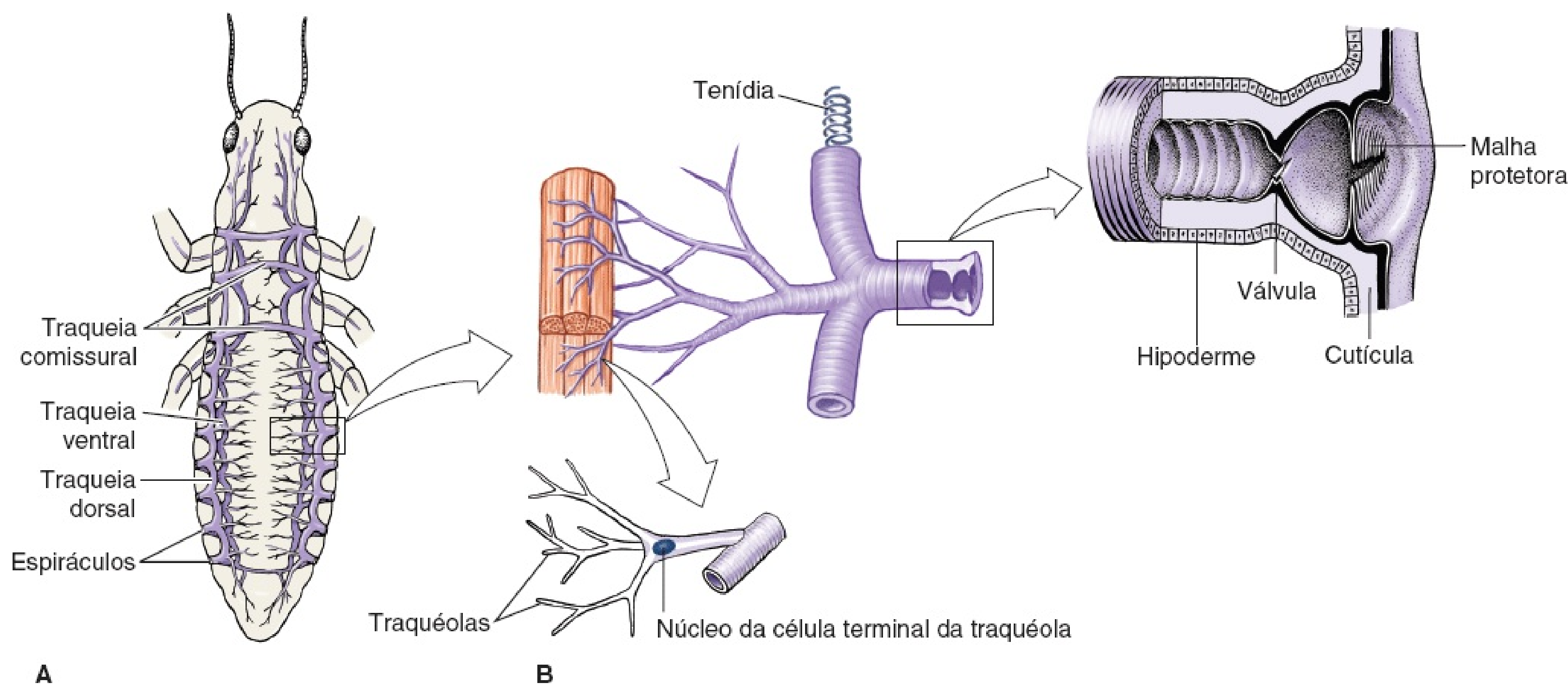


Figura 21.18 A. Arranjo generalizado do sistema traqueal dos insetos (diagramático). Os sacos aéreos e as traquéolas não são mostrados. **B.** Relação entre espiráculo, traqueia, tenídias (faixas quitinosas que reforçam as traqueias) e traquéolas (diagramático).

Os estudos da respiração dos insetos utilizando raios X mostraram que o movimento de expansão e compressão traqueal também ocorre em resposta aos movimentos dos músculos das maxilas ou dos membros. A contração desses músculos aumenta a pressão dentro do exoesqueleto, e essa pressão elevada causa a contração das traqueias, efetivamente permitindo que o inseto exale. Quando os músculos envolvidos na compressão traqueal relaxam, a traqueia expande-se devido à ação elástica das tenídias. Se a traqueia se contrai quando os espiráculos estão fechados, o aumento na pressão interna melhora a difusão de oxigênio para as células.

Em alguns insetos bem pequenos, o transporte de gases ocorre inteiramente por difusão através de um gradiente de concentração. O consumo de oxigênio causa uma redução de pressão nas suas traqueias que puxam ar para dentro através dos espiráculos.

O sistema traqueal é uma adaptação para a respiração aérea, mas muitos insetos (ninfas, larvas e adultos) vivem na água. Em ninfas aquáticas pequenas, de corpo mole, a troca de gases pode ocorrer por difusão através da parede do corpo, geralmente para dentro e para fora de uma rede traqueal localizada logo abaixo do tegumento. As ninfas aquáticas de plecópteros e efemerópteros têm **brânquias traqueais**, ou seja, prolongamentos delgados da parede do corpo que contêm um rico suprimento de traqueias. As brânquias das ninfas de libélulas são cristas localizadas no reto (brânquias retais), nas quais a troca gasosa ocorre enquanto a água entra e sai.

Embora os besouros do gênero *Dytiscus* (Gr. *dytikos*, capaz de nadar) possam voar, eles passam a maior parte de sua vida na água como excelentes nadadores. Como eles (e outros insetos aquáticos) respiram? Eles usam uma “brânquia artificial” na forma de uma bolha de ar (um plastrão) mantida sob o primeiro par de asas. A bolha mantém-se estável através de uma camada de pelos localizada sobre o abdome, e está em contato com os espiráculos do abdome. O oxigênio da bolha difunde-se para dentro das traqueias e é substituído por difusão pelo oxigênio dissolvido na água circundante. Entretanto, o nitrogênio da bolha difunde-se para a água, fazendo com que o tamanho da bolha diminua lentamente; assim, esses besouros mergulhadores precisam voltar à superfície a cada intervalo de algumas horas para substituir o ar. As larvas de mosquitos não são boas nadadoras, mas vivem logo abaixo da superfície, colocando para fora pequenos tubos respiratórios, como *snorkels*, atingindo a superfície para obter ar (Figura 21.23B). O procedimento de espalhar óleo sobre a água, que é um método favorito no controle de mosquitos, entope as traqueias com óleo e, dessa forma, sufoca as larvas. As larvas de moscas sirfídeas têm uma cauda extensível que pode esticar até 15 cm até a superfície da água.

Excreção e balanço hídrico

Os insetos e as aranhas evoluíram independentemente um sistema excretor único, consistindo em **túbulos de Malpighi** que operam em conjunto com glândulas especializadas localizadas na parede do reto. Os túbulos de Malpighi, que ocorrem em número variável, são túbulos finos, elásticos, de fundo cego, ligados à junção entre o mesênteron e o proctodeu (Figuras 21.12 e 21.19A). A extremidade livre dos túbulos repousa na hemocele e é banhada pela hemolinfa.

O mecanismo da formação da urina nos túbulos de Malpighi dos insetos herbívoros parece depender de uma bomba de prótons que adiciona íons hidrogênio ao lúmen do túbulo. Os íons hidrogênio são então trocados por íons potássio (Figura 21.19B). Essa secreção primária de íons puxa água consigo por osmose e produz um fluido rico em potássio. Outros solutos e rejeitos também são secretados ou difundem-se para dentro do túbulo. O produto de rejeito predominante do metabolismo do nitrogênio na maioria dos insetos é o ácido úrico, que é virtualmente insolúvel em água (ver Capítulo 30). O ácido úrico entra na extremidade superior dos túbulos, onde o pH é ligeiramente alcalino, como o potássio e uratos relativamente solúveis (abreviados como KHUr na Figura 21.19). À medida que a urina em formação passa para a parte inferior dos túbulos, o potássio se combina com o dióxido de carbono e é reabsorvido como bicarbonato de potássio ($KHCO_3$). Em consequência, o pH do fluido torna-se ácido (pH 6,6), e o ácido úrico insolúvel (HUr) se precipita. À medida que a urina drena para dentro do intestino e passa pelo proctodeu, as glândulas retais especiais reabsorvem cloretos, sódio (e, em alguns casos, potássio) e água.

Como a necessidade de água varia entre os diferentes tipos de insetos, essa habilidade de reciclar água e sais é muito importante. Os insetos que vivem em ambientes secos podem reabsorver praticamente toda a água que passa pelo reto, produzindo uma mistura quase seca de urina e fezes. No entanto, as larvas de água doce precisam excretar água e conservar sais. Os insetos que se alimentam de grãos secos precisam conservar água e excretar sais. Por outro lado, os insetos comedores de folhas ingerem e excretam uma quantidade de fluidos. Por exemplo, os afídeos (ver adiante) eliminam o excesso de fluido na forma de uma substância adocicada (chamada, em inglês, de ***honeydew***), que é apreciada por outros insetos, especialmente as formigas (Figura 21.33A). Essa substância adocicada promove o crescimento de um bolor escuro (fungo) nas folhas de plantas infestadas e "cai como chuva" nos carros estacionados debaixo de árvores infestadas.

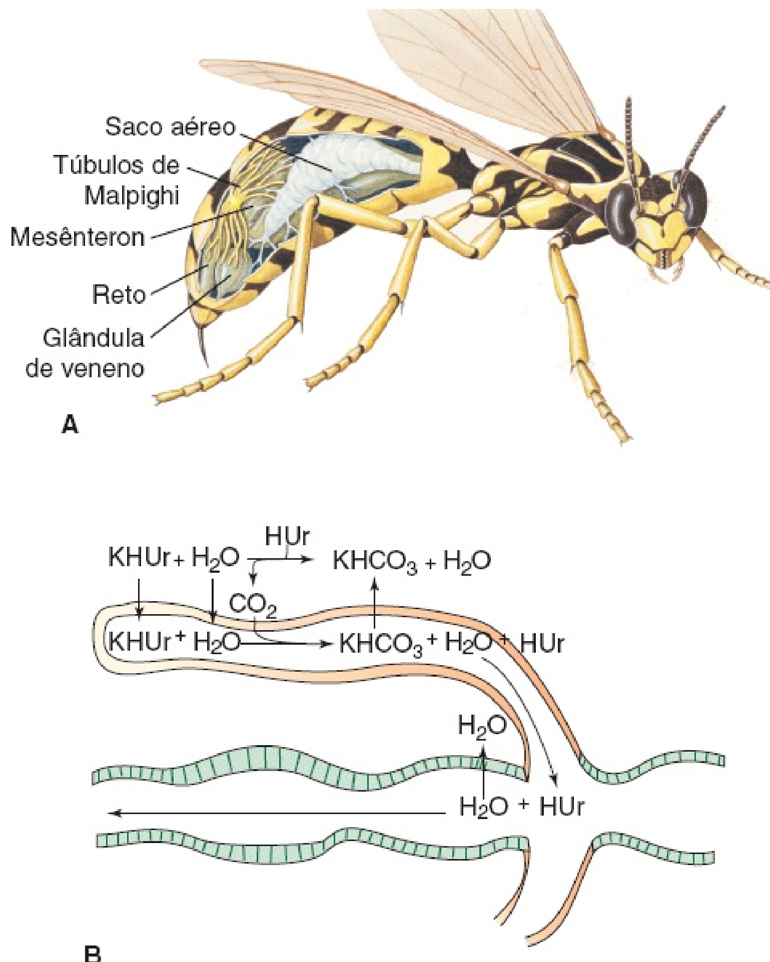


Figura 21.19 Os túbulos de Malpighi dos insetos. **A.** Os túbulos de Malpighi estão localizados na junção entre o mesênteron e o proctodeu (reto), como mostrado na vista em corte de uma vespa. **B.** Função dos túbulos de

Malpighi. Íons hidrogênio são trocados, ativamente, por íons potássio na porção distal dos túbulos. Água e urato ácido de potássio (KHUr) seguem. O potássio é reabsorvido com a água e outros solutos no reto.

Sistema nervoso

O sistema nervoso assemelha-se, de maneira geral, ao dos maiores crustáceos, com uma tendência semelhante à fusão dos gânglios (Figura 21.12). Muitos insetos têm um sistema de fibras gigantes. Também existe um sistema nervoso estomodeano que corresponde em função ao sistema nervoso autônomo de vertebrados. As células neurossecretoras localizadas em várias partes do cérebro têm uma função endócrina, mas, exceto por seu papel na muda e na metamorfose, pouco se sabe sobre sua atividade.

Órgãos dos sentidos

Em conjunto com a coordenação neuromuscular, os insetos são dotados de uma percepção sensorial incomumente aguçada. Seus órgãos sensoriais são, na maioria, microscópicos e estão localizados principalmente na parede do corpo. Cada tipo geralmente responde a um estímulo específico, incluindo estímulos mecânicos, auditivos, químicos, visuais e outros.

Mecanorrecepção. Os estímulos mecânicos (aqueles que envolvem tato, pressão ou vibração) são detectados por **sensilas**. Uma sensila pode ser uma simples **cerda**, ou um processo piloso, conectada a uma célula nervosa; um nervo que termina logo abaixo da cutícula sem cerda; ou um órgão mais complexo (órgão escolopóforo) consistindo em células sensoriais cujas terminações estão aderidas à parede do corpo. Tais órgãos estão amplamente distribuídos pelas antenas, pernas e corpo.

Recepção auditiva. Cerdas muito sensíveis (sensilas em forma de pelo) ou órgãos timpânicos podem detectar frequências de sons no ar. Nos órgãos timpânicos, diversas células sensoriais (desde poucas até centenas) estendem-se até uma membrana timpânica muito fina que engloba uma bolsa de ar na qual as vibrações são detectadas. Os órgãos timpânicos ocorrem em certos Orthoptera (Figura 21.2), Hemiptera e Lepidoptera. A maioria dos insetos é razoavelmente insensível aos sons transmitidos pelo ar, mas pode detectar vibrações transmitidas pelo substrato. Os órgãos nas pernas geralmente detectam vibrações do substrato. Algumas mariposas noturnas (p. ex., a família Noctuidae) podem detectar pulsos emitidos pelos morcegos para ecolocalização (Capítulo 28) e mergulham para o chão quando os detectam.

Quimiorrecepção. Os quimiorreceptores (para paladar ou olfato) são geralmente um pacote de processos de células sensoriais frequentemente localizados em poros sensoriais. Eles se localizam frequentemente nas peças bucais, mas em muitos insetos estão também nas antenas e, nas borboletas, mariposas e moscas, também ocorrem nos tarsos das pernas. O sentido químico é geralmente aguçado, e alguns insetos conseguem detectar certos odores a vários quilômetros de distância. Os feromônios são detectados em concentrações extremamente baixas (ver Capítulo 33). Muitos dos padrões de comportamento dos insetos, como alimentação, acasalamento, produção de casta, seleção de *habitat* e relação hospedeiro-parasito são mediados por sentidos químicos. Esses sentidos também desempenham um papel crucial nas respostas dos insetos a repelentes e atrativos artificiais. Por exemplo, um aumento na concentração de dióxido de carbono, tal como o causado por um potencial hospedeiro próximo, faz com que um mosquito em repouso comece a voar; depois, ele segue gradientes de calor e umidade e outras pistas para encontrar seu hospedeiro. O dietil-toluamida (DEET), um repelente, aparentemente bloqueia a capacidade do mosquito de perceber o ácido láctico, evitando, dessa forma, a localização do hospedeiro.

Recepção visual. Os olhos dos insetos podem ser de dois tipos: simples e compostos. Os **olhos simples** são encontrados em algumas ninfas e larvas e em muitos adultos. A maioria dos insetos tem três ocelos na cabeça. As abelhas de mel provavelmente utilizam os ocelos para monitorar a intensidade luminosa e o fotoperíodo (duração do dia), mas não formam imagens.

A maioria dos insetos adultos tem **olhos compostos**, que podem cobrir grande parte da cabeça. Eles são constituídos por milhares de omatídios – 6.300 no olho de uma abelha, por exemplo. A estrutura do olho composto é semelhante à dos crustáceos (Figura 21.20). Um inseto como a abelha pode ver simultaneamente em quase todas as direções ao redor de seu corpo, mas é mais míope do que os seres humanos, e as imagens, mesmo de objetos próximos, são borradas. No entanto, a maioria dos insetos voadores atinge pontuações muito maiores que os seres humanos em testes de fusão de impulsos luminosos. Os impulsos de luz fundem-se nos olhos humanos a uma frequência de 45 a 55 por segundo, mas abelhas e moscas-varejeiras podem distinguir por volta de 200 a 300 impulsos luminosos distintos por segundo. Isso é indubitavelmente vantajoso para analisar uma paisagem que muda muito rapidamente durante o voo.

Uma abelha pode distinguir cores, mas sua sensibilidade começa na faixa ultravioleta, que os olhos dos seres humanos

não podem ver. Embora sejam uniformemente coloridas na nossa percepção, as flores polinizadas por abelhas frequentemente têm pétalas com linhas e formas angulares que diferem na absorção e reflexão da luz ultravioleta (UV). Essas linhas e formas que absorvem UV atuam como um “guia de néctar”, levando as abelhas até o néctar nas flores. Muitos insetos, como as borboletas, também têm visão sensível aos comprimentos de onda do no espectro vermelho, porém as abelhas não enxergam o vermelho.

Outros sentidos. Os insetos também têm sentidos bem desenvolvidos para temperatura, especialmente nas antenas e pernas, e para umidade, bem como para propriocepção (sensação do estiramento da musculatura e da posição do corpo), gravidade e outras propriedades físicas.

Coordenação neuromuscular

Os insetos são criaturas ativas com uma excelente coordenação neuromuscular. Os músculos dos artrópodes são tipicamente estriados, assim como é o caso dos músculos esqueléticos dos vertebrados. Uma pulga pode pular a distâncias 100 vezes maiores que seu próprio comprimento, e uma formiga consegue carregar em suas mandíbulas uma carga maior que seu próprio peso. Isso soa como se a musculatura dos insetos fosse mais forte que a de outros animais. Na verdade, entretanto, a força que um músculo pode exercer está diretamente relacionada com a sua seção transversal, e não seu comprimento. Baseado na carga máxima movimentada por centímetro quadrado de seção transversal, a força da musculatura dos insetos é relativamente a mesma da musculatura dos vertebrados. A ilusão de que os insetos (e outros pequenos animais) são dotados de uma grande força é uma simples consequência do reduzido tamanho do corpo.

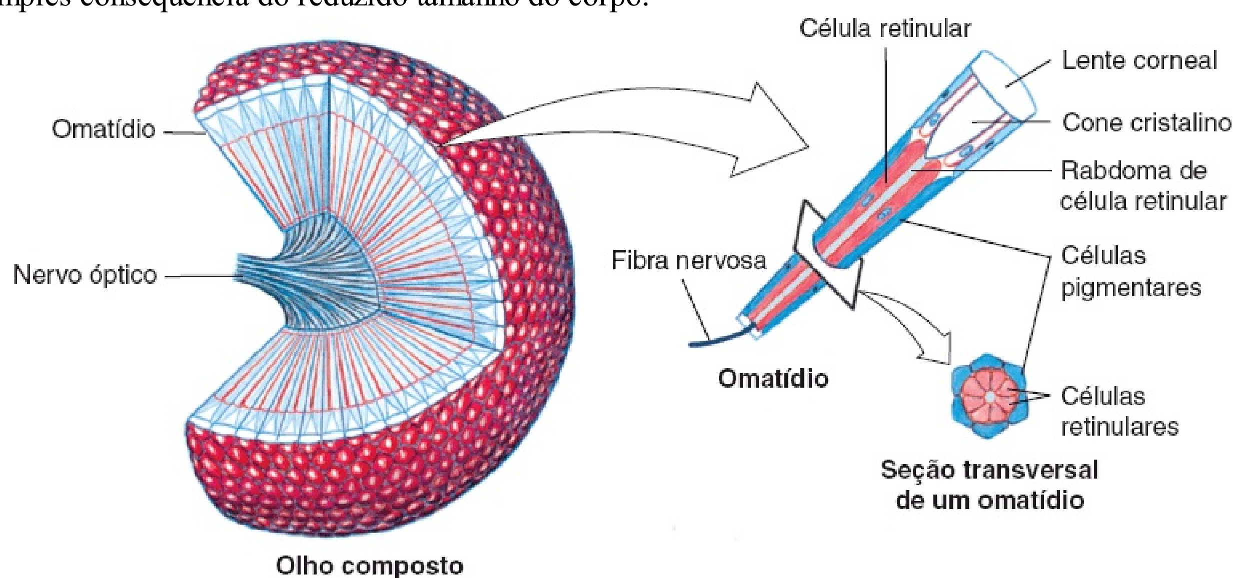


Figura 21.20 Olho composto de um inseto. Um único omatídio é mostrado ampliado à direita.

> Em termos de proporção com o tamanho do corpo, o salto de uma pulga seria equivalente a um ser humano de 1,80 m executar um salto em altura, sem corrida, de 180 m. Na realidade, a musculatura da pulga não é totalmente responsável por esse salto; ela não pode contrair tão rapidamente para atingir a aceleração necessária. As pulgas dependem de pacotes de *resilina*, uma proteína que apresenta propriedades elásticas extraordinárias, e que também é encontrada no ligamento entre as asas e o corpo de muitos outros insetos. A resilina libera 97% da energia acumulada ao retornar de uma posição de estiramento, comparados com apenas 85% liberado pela maioria dos elásticos comerciais. Quando uma pulga prepara-se para saltar, ela gira seus fêmures posteriores e comprime os pacotes de resilina e trava-se. Como efeito, ela se dobra para cima. Para partir, a pulga precisa exercer uma ação muscular relativamente pequena para liberar o travamento, permitindo a expansão da resilina.

Reprodução

A partenogênese ocorre predominantemente nos ciclos de vida de alguns Hemiptera e Hymenoptera (ver as ordens de inseto, adiante), mas a reprodução sexuada é a norma para os insetos. Os sexos são separados, e vários meios são usados para atrair o parceiro sexual. Uma fêmea de mariposa libera um feromônio potente que pode ser detectado pelo macho a grandes distâncias. Os vaga-lumes usam pulsos luminosos; alguns insetos encontram-se através de sons ou sinais de cor e através de vários tipos de comportamento de corte.

Uma vez que o parceiro tenha sido atraído, a fertilização normalmente é interna. Os espermatozoides podem ser liberados

diretamente ou acondicionados em espermatóforos. Durante a transição evolutiva dos insetos ancestrais, desde uma vida marinha para uma terrestre, os espermatóforos foram amplamente usados. Eles podem ser transferidos sem cópula, como nas traças, nas quais o macho deposita um espermatóforo sobre o chão, depois espalha linhas de sinalização para guiar a fêmea até o espermatóforo. Alternativamente, os espermatóforos podem ser depositados na vagina das fêmeas durante a cópula (Figura 21.12); em muitos casos, especialmente nas borboletas, também são passados nutrientes para a fêmea através do espermatóforo. O processo de cópula (Figura 21.21) surgiu muito depois da transferência indireta de espermatozoides utilizando espermatóforos.

Geralmente, os espermatozoides são armazenados na espermateca de uma fêmea em número suficiente para fertilizar mais de um conjunto de ovos. Muitos insetos acasalam apenas 1 vez durante sua vida, mas outros, como os machos de libélulas, copulam várias vezes por dia.

Os insetos geralmente põem um grande número de ovos. Uma rainha de abelha, por exemplo, pode colocar mais de um milhão de ovos durante sua vida. Por outro lado, algumas moscas são vivíparas e geram um único filhote por vez. Os insetos que não proveem cuidado parental podem colocar muito mais ovos do que os que proporcionam cuidado com os jovens ou que têm um ciclo de vida muito curto.

A maioria das espécies coloca seus ovos em *habitats* particulares, para os quais sinais visuais, químicos ou de outro tipo os guiam. As borboletas e as mariposas põem seus ovos em um tipo específico de planta na qual a lagarta deverá se alimentar. Uma mariposa-gitana deve procurar uma anserina (amarantácea), uma mariposa esfingídea, um tomateiro ou pé de tabaco, e uma borboleta-monarca, uma erva-de-rato (planta do gênero *Asclepias*) (Figuras 21.22 e 21.27A). Os insetos cujos estágios imaturos são aquáticos põem tipicamente seus ovos na água (Figura 21.23). Uma minúscula vespa braconídea coloca seus ovos na lagarta da mariposa esfingídea, no interior da qual as larvas se alimentarão. Depois de se alimentarem e crescerem dentro da lagarta, as larvas braconídeas emergem do hospedeiro e empupam externamente em minúsculos casulos (Figura 21.16). Uma vespa icneumonídea, com uma precisão certeira, procura por determinado tipo de larva na qual seus jovens vão viver como parasitoides. Seu longo ovipositor poderá ter de penetrar 1 a 2 cm na madeira até encontrar uma larva de vespa ou de besouro para depositar seus ovos (Figura 21.8).

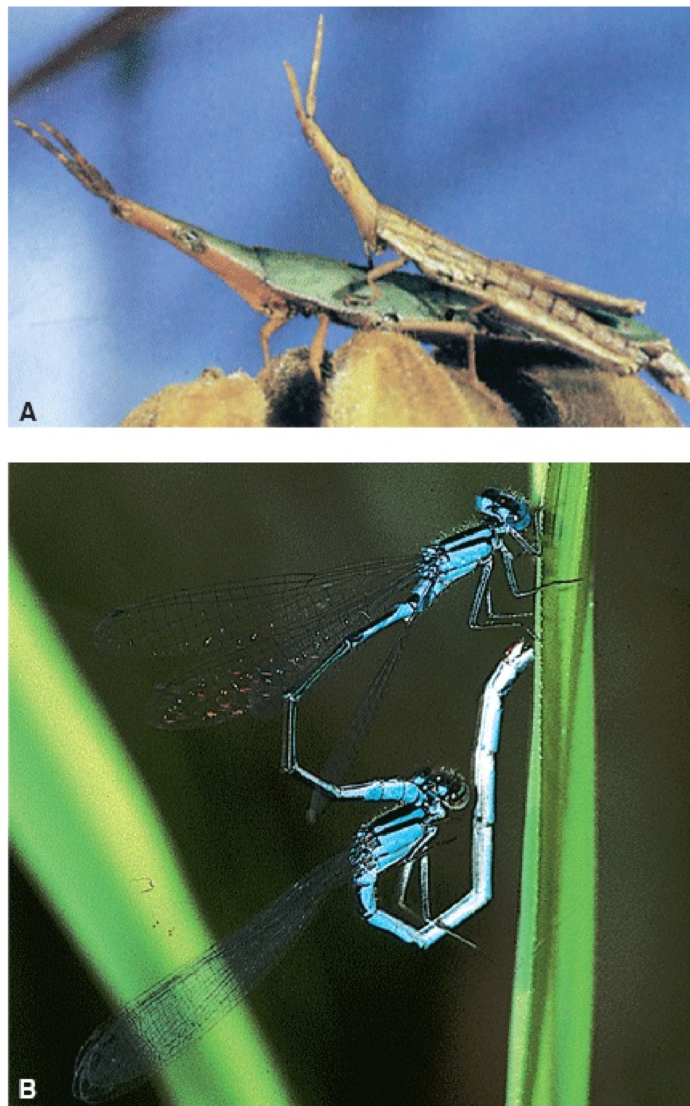


Figura 21.21 Cópula em insetos (ver também Figura 21.2C). **A.** *Omura congrua* (ordem Orthoptera) é um tipo de gafanhoto encontrado no Brasil. **B.** Libélulas azuis do gênero *Enallagma* (ordem Odonata) são comuns por toda a América do Norte. Na figura, o macho continua agarrado na fêmea depois da cópula. A fêmea (com abdome branco) deposita os ovos na água.

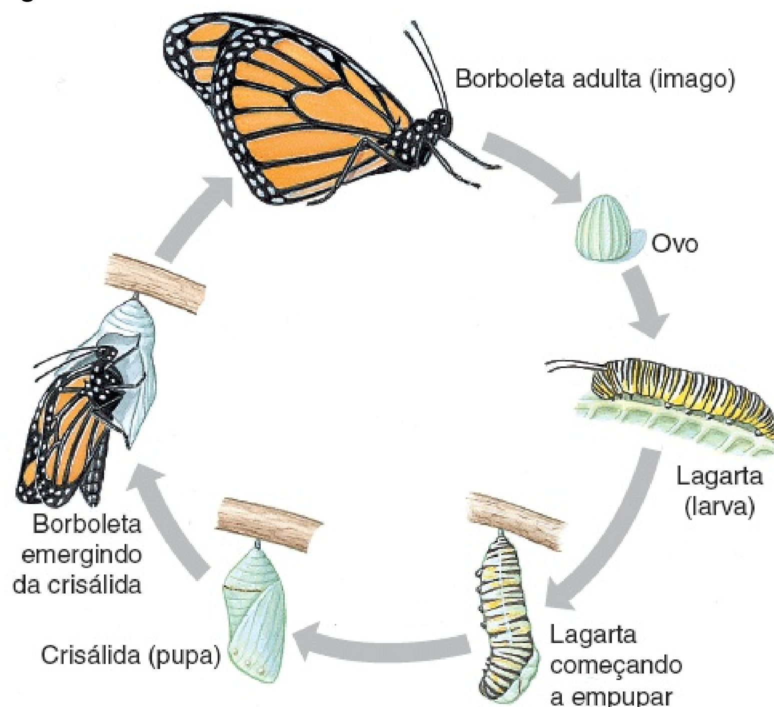


Figura 21.22 Metamorfose completa (holometábola) de uma borboleta, *Danaus plexippus*. Os ovos eclodem para produzir o primeiro de vários instares larvais. O último instar larval sofre muda e torna-se uma pupa. O

adulto emerge da muda da pupa.

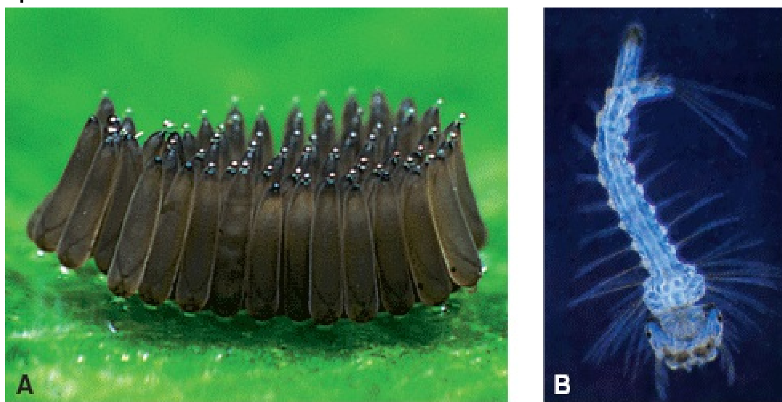


Figura 21.23 A. O mosquito do gênero *Culex* (ordem Diptera) coloca seus ovos em pequenos pacotes ou jangadas sobre a superfície de águas paradas ou de movimento lento. **B.** As larvas de mosquitos são familiarmente encontradas contorcendo-se em valas ou lagos. Para respirar, colocam suas cabeças para baixo e mantêm os tubos respiratórios projetando-se através do filme superficial de água. O movimento de tufos vibráteis de finos pelos da cabeça traz um suprimento constante de alimento para esses filtradores.

Metamorfose e crescimento

O desenvolvimento inicial ocorre dentro do ovo, e o jovem emergente escapa do ovo de várias maneiras. Durante o desenvolvimento pós-embrionário, a maioria dos insetos muda de forma, passando por uma **metamorfose** (Figura 21.22). Durante esse período, precisam passar por uma série de mudas para crescer, e cada estágio entre mudas é chamado de **instar**.

Embora a metamorfose ocorra em muitos animais, ela é ilustrada nos insetos mais dramaticamente do que em qualquer outro grupo. A transformação, por exemplo, de uma lagarta-de-chifre-de-diabo-de-nogueira em uma bela borboleta representa uma mudança morfológica impressionante. Nos insetos, a metamorfose está associada à evolução das asas, que estão restritas ao estágio reprodutivo. Os adultos, de fato, tornaram-se os estágios de reprodução e dispersão para aquelas espécies que voam.

Desenvolvimento ametábolo (direto)

Alguns poucos insetos, como as traças da ordem Thysanura e os colêmbolos, passam por um desenvolvimento direto. Os jovens, ou juvenis, são semelhantes aos adultos, com exceção do tamanho e da maturação sexual. Os estágios são ovo, jovens e adulto. Esses animais incluem os insetos primitivamente sem asas.

Metamorfose hemimetábola (incompleta)

Alguns insetos passam por uma metamorfose **hemimetábola** (Gr. *hemi*, metade + *metabolē*, mudança) ou gradual (incompleta). Esses incluem os gafanhotos, as cigarras, os louva-a-deus e os hemípteros terrestres, que incluem juvenis terrestres, e as efêmeras, plecópteros, libélulas e insetos aquáticos, que colocam seus ovos na água e cujos juvenis são aquáticos. Os jovens são chamados de **ninfas**, e suas asas desenvolvem-se externamente como brotos nos estágios iniciais e aumentam de tamanho à medida que o animal cresce através de mudas sucessivas e torna-se um **adulto** alado (Figuras 21.24 e 21.25). As ninfas aquáticas de algumas ordens têm brânquias traqueais ou outras modificações para a vida aquática (Figura 21.26). Os estágios são ovo, ninfa (vários instares) e adulto (Figura 21.25).

No caso da língua inglesa, o significado *biológico* da palavra "*bug*" é muito mais restrito do que o uso comum. As pessoas de língua inglesa, em geral, referem-se a todos os insetos como *bugs*, até mesmo estendendo seu uso para incluir não animais como as bactérias, vírus e defeitos em programas de computador. Entretanto, estritamente falando, um *bug* é um membro da ordem Hemiptera e nada mais que isso.



Figura 21.24 A. Ecdise de uma cigarra, *Magicicada septendecim* (ordem Hemiptera). A cutícula antiga racha ao longo de uma linha mediana dorsal como resultado do aumento da pressão sanguínea e do ar que é forçado dentro do tórax pela contração da musculatura. O inseto emergente é claro e a cutícula nova é mole. As asas vão expandir pela pressão do sangue dentro das veias, e o inseto vai aumentar de tamanho através da tomada de ar. **B.** Uma cigarra adulta.

Metamorfose holometábola (completa)

Aproximadamente 88% dos insetos passam por uma metamorfose **holometábola** (Gr. *holo*, completo + *metabolē*, mudança), a qual separa os processos fisiológicos do crescimento (larva) daqueles de diferenciação (pupa) e reprodução (adulto) (Figura 21.22). De fato, cada estágio funciona eficientemente sem competição com os outros estágios, uma vez que as larvas frequentemente vivem em ambientes completamente diferentes e comem alimentos diferentes daqueles utilizados pelos adultos. As **larvas**, que geralmente têm peças bucais mastigadoras, podem receber diversos nomes, como lagartas, corós ou brocas. Depois de uma série de instares, a larva entra em um estágio de transição chamado de **pupa**. As pupas, normalmente, são inativas e apresentam um casulo ou envelope ao seu redor, que pode ter várias formas diferentes. A pupa é um estágio que não se alimenta, sendo nessa forma que muitos insetos atravessam o inverno. O **adulto** emerge da pupa na primavera, originando um inseto com as asas amarrotadas, em miniatura. Em pouco tempo, as asas expandem-se e endurecem, e o inseto está pronto para voar. Então, os estágios são ovo, larva (vários instares), pupa e adulto (Figura 21.22). Adultos não mudam mais.

Fisiologia da metamorfose

Os hormônios regulam a metamorfose nos insetos (ver Capítulo 34). Os principais órgãos endócrinos envolvidos no desenvolvimento são o **cérebro**, as **glândulas protorácicas (ecdesial)**, os ***corpora cardiaca*** e os ***corpora allata*** (Figura 34.4).

A porção intercerebral do cérebro e os gânglios do cordão nervoso contêm vários grupos de células neurossecretoras que produzem um hormônio cerebral denominado **hormônio protoracicotrófico** (**PTTH**). Essas células neurossecretoras enviam seus axônios para órgãos pareados localizados atrás do cérebro, os *corpora cardiaca*, que servem como um órgão armazenador e liberador de PTTH (e também produzem outros hormônios). O PTTH é carregado pela hemolinfa até a glândula protorácica, um órgão glandular localizado na cabeça ou no protórax e que produz o **hormônio da muda**, ou **ecdisona**, como resposta ao PTTH. A ecdisona põe em movimento certos processos que levam à muda e à eliminação da cutícula antiga (ecdise).

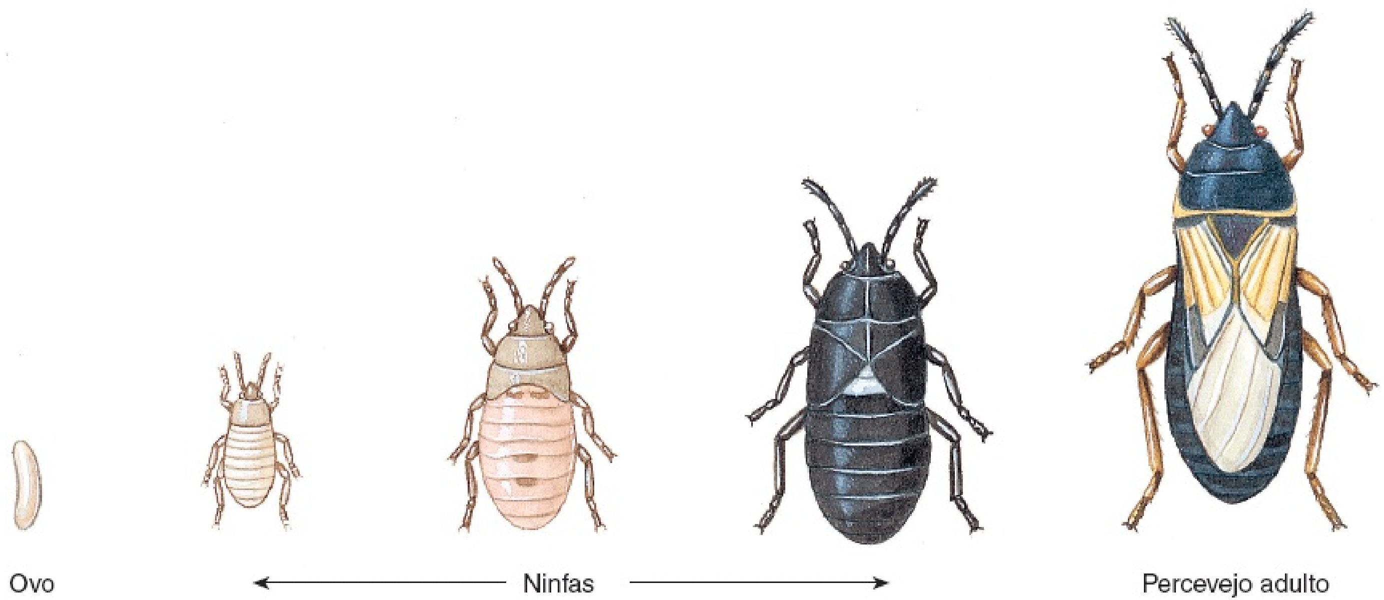


Figura 21.25 Ciclo de vida de um inseto hemimetábolo.



Figura 21.26 **A.** Exemplar do gênero *Perla* (ordem Plecoptera). **B.** Uma libélula (ordem Odonata). **C.** Ninfa de uma libélula. Plecópteros e libélulas têm ninfas aquáticas que passam por uma metamorfose gradual.

A muda larval persiste enquanto o **hormônio juvenil**, produzido pelos *corpora allata*, persistir em quantidade suficiente, junto com o hormônio da muda na hemolinfa. Nessas condições, cada muda irá produzir uma larva maior (ver Figura 34.4).

Em instares mais avançados, os *corpora allata* liberam cada vez menos hormônio juvenil. Quando o hormônio juvenil encontra-se em um nível muito baixo, a larva muda dando origem a uma pupa (em vez de uma larva *maior*), e, da mesma forma, o encerramento da produção de hormônio juvenil na pupa leva ao aparecimento do adulto na próxima muda (metamorfose). O controle do desenvolvimento é o mesmo entre os insetos hemimetábolos, exceto pelo fato de não haver uma pupa, e o encerramento da produção do hormônio juvenil ocorre no último instar ninfal. Os *corpora allata* voltam a ficar ativos nos insetos adultos, nos quais o hormônio juvenil é importante para a reprodução sexual normal e a formação de gametas. As glândulas protorácicas degeneram nos adultos da maioria dos insetos, e os adultos não sofrem novas mudas.

Os hormônios dos insetos foram o foco de experimentos fascinantes. Por exemplo, se os *corpora allata* (e, portanto, o hormônio juvenil) forem removidos cirurgicamente de uma larva, a próxima muda resultará em metamorfose. Inversamente, se os *corpora allata* de uma larva forem transplantados em uma larva de último instar, essa acabará originando uma larva gigante, uma vez que a metamorfose para uma pupa não poderá ocorrer.

Diapausa

Muitos animais, incluindo muitos tipos de insetos, passam por um período de dormência durante seu ciclo anual de desenvolvimento. Nas zonas temperadas, pode haver um período de dormência durante o inverno, chamado de hibernação, ou um período de dormência durante o verão, chamado de estivação, ou ambos. Existem períodos do ciclo de vida de muitos insetos durante os quais os ovos, as larvas, as pupas ou mesmo os adultos permanecem dormentes por um longo tempo porque as condições externas são muito agressivas ou desfavoráveis para a sobrevivência nos estados de atividade normal. Assim, o ciclo de vida é sincronizado com períodos com condições ambientais adequadas e abundância de alimento. A maioria dos insetos entra em um estado de dormência quando algum fator do ambiente, como a temperatura, torna-se desfavorável, e a dormência continua até que as condições tornem-se favoráveis novamente.

Entretanto, algumas espécies apresentam uma interrupção prolongada do crescimento que ocorre a despeito do ambiente, com condições favoráveis ou não. Esse tipo de dormência é chamado de **diapausa** (Gr. *dia*, através, dividindo em duas partes + *pausis*, uma parada) e é uma adaptação importante para a sobrevivência em condições ambientais adversas. A diapausa é controlada internamente em cada espécie e algumas vezes varia entre as subespécies de uma mesma espécie, mas é geralmente iniciada por um sinal particular. No ambiente de um inseto, tais sinais são uma previsão de que condições adversas vão surgir; por exemplo, o aumento ou o encurtamento dos dias. Assim, o fotoperíodo, ou o comprimento do dia, é frequentemente o sinal que inicia a diapausa. Uma vez que a diapausa é iniciada, outro sinal ambiental é geralmente necessário para finalizá-la. Tal sinal pode ser o retorno a uma temperatura favorável depois de um longo período de frio ou um evento de chuva após um período seco, como em um deserto.

A diapausa sempre ocorre no final de um estágio de crescimento ativo do ciclo de mudas, de forma que, quando o período de diapausa acabar, o inseto estará pronto para sofrer nova muda. Uma espécie de formiga do gênero *Myrmica* alcança o terceiro instar no final do verão. Muitas larvas não se desenvolvem além desse ponto até a próxima primavera, mesmo que as temperaturas sejam amenas ou que as larvas sejam mantidas em um laboratório aquecido. Dependendo da espécie, os insetos podem entrar em diapausa em qualquer estágio do seu ciclo de vida.

Defesa

Os insetos têm muitos meios para se defender. O exoesqueleto cuticular provê boa proteção para muitos deles. Alguns, como as marias-fedidas, exalam odores e têm gostos repulsivos; outros se defendem utilizando um bom ataque, uma vez que muitos são bastante agressivos e lutam (p. ex., abelhas e formigas); e outros ainda são rápidos ao fugirem para um esconderijo quando ameaçados por um perigo.

Muitos insetos praticam guerra química em uma grande variedade de formas engenhosas. Alguns repelem um ataque em virtude de seu sabor ou odor desagradável, ou de propriedades venenosas; outros usam exsudações químicas que impedem mecanicamente o ataque de um predador. As lagartas de algumas borboletas-monarcas (Figura 21.27A) assimilam glicosídios cardíacos de certas espécies de plantas da família Asclepiadaceae; essa substância confere uma não palatabilidade a larvas e adultos e induz vômito em algumas (mas não em todas) aves que são suas predadoras. Os besouros-bombardeiros, por sua vez, produzem um jato irritante, que direcionam com precisão certeira nas formigas que os estão atacando, ou em outros inimigos.



Figura 21.27 Mimetismo em borboletas. **A.** A borboleta-monarca tem sabor ruim e é evitada por aves, porque, como lagarta, alimentou-se de uma erva-de-rato. **B.** A monarca é mimetizada por outra borboleta menor, *Limenitis archippus*, que se alimenta de chorões e pode (ou não) ter sabor agradável para as aves, mas não é comida uma vez que se assemelha à monarca no padrão de colorido e marcas. Esse tipo de mimetismo é denominado batesiano, embora algumas evidências indiquem um mimetismo mülleriano nesse caso.

Algumas formas de corpo e padrões de cor nos insetos são altamente adaptativos na evasão da predação, como **coloração aposemática** (coloração de advertência para anunciar qualidades nocivas) e **cripse** (camuflagem na forma ou coloração para conseguir escapar, Figura 21.28). A coloração aposemática está sujeita ao **mimetismo** (Figura 21.27), em que duas ou mais espécies nocivas compartilham a coloração aposemática para evitar um predador comum (mimestismo mülleriano) ou uma espécie de sabor agradável adota a coloração aposemática de uma espécie nociva para enganar um predador comum (mimetismo batesiano).

Comportamento e comunicação

As percepções aguçadas dos insetos fazem com que respondam extremamente bem a muitos estímulos. Esses estímulos podem ser internos (fisiológicos) ou externos (ambientais), e as respostas são governadas tanto pelo estado fisiológico do animal quanto pelo padrão dos caminhos nervosos percorridos pelos impulsos. Muitas respostas são simples, como a orientação em direção ou contrariamente ao estímulo, como, por exemplo, a evitação de luz pelas baratas, ou a atração de algumas moscas pelo odor de carne podre.



Figura 21.28 Camuflagem dos insetos. A borboleta *Kallima paralekta* parece uma folha morta. Ela é nativa da Indonésia e da Malásia.

No entanto, uma grande parte do comportamento dos insetos não é simplesmente uma questão de orientação, mas envolve uma série complexa de respostas. Um par de besouros rola-bosta arranca um pedaço de material fecal, rola-o até formar uma bola, e rola essa bola trabalhosamente até o local onde pretende enterrá-la, para depois depositar seus ovos dentro dela (Figura 21.29). As cigarras cortam a casca de um galho e, então, colocam um ovo em cada um dos cortes feitos. As fêmeas das vespas do gênero *Eumenes* coletam pelotas de argila, carregando-as uma a uma até o local da construção, e constroem, com estilo, pequenos e graciosos potes de argila de gargalo estreito, dentro dos quais colocam um ovo em cada um. A seguir, a mãe-vespa caça e paralisa um bom número de lagartas, empurra-as para dentro da abertura dos potes, e fecha as aberturas com argila. Cada ovo, protegido individualmente por seu próprio pote, emerge e acaba encontrando um suprimento de comida bem provido.



Figura 21.29 Esse besouro rola-bosta africano, *Kheper aegyptiorum purpurascens*, é generalista para selecionar o tipo de fezes, mas aqui está rolando uma bola de fezes de elefante. Tipicamente, é formada uma bola com as fezes, que é rolada pelos machos, pelas fêmeas ou por ambos os indivíduos juntos. Os ovos são depositados na bola, e os jovens besouros desenvolvem-se aí dentro, algumas vezes sob o cuidado da mãe.

Grande parte desse comportamento é inata; entretanto, está envolvida uma parte muito maior de aprendizado do que se pensava anteriormente. Essa vespa, por exemplo, precisa aprender onde ela construiu seus potes uma vez que precisa voltar para preenchê-los com lagartas, um de cada vez. Os insetos sociais, que foram estudados extensamente, são capazes de executar a maioria das formas básicas de aprendizado utilizadas pelos mamíferos. Uma exceção é o aprendizado por intuição. Aparentemente, quando estão em face de um novo problema, os insetos não conseguem reorganizar suas memórias visando construir uma nova resposta.

Alguns insetos podem memorizar e efetuar em sequência tarefas que envolvem sinais múltiplos em várias áreas sensoriais. Abelhas operárias foram treinadas para caminhar através de labirintos que envolviam cinco viradas em sequência, usando como pistas a cor de um marcador, a distância entre dois locais determinados ou o ângulo de uma virada. O mesmo ocorre com formigas. Operárias de uma espécie de *Formica* aprenderam um labirinto de seis pontos em uma velocidade apenas 2 ou 3 vezes mais lenta do que a de ratos de laboratório. As trilhas de forrageamento de formigas e abelhas frequentemente contêm muitas voltas e curvas, mas, uma

vez que a forrageira encontrou alimento, a viagem de volta é relativamente direta. Um pesquisador sugere que a série contínua de cálculos necessários para determinar tais ângulos, direções, distâncias e velocidade da viagem e convertê-los em um retorno direto poderia envolver o uso de cronômetro, bússola e cálculo integral vetorial. Ainda não se sabe como os insetos fazem isso.

Os insetos comunicam-se entre si por meio de sinais químicos, visuais, auditivos e táteis. Sinais **químicos** tomam a forma de **feromônios**, que são substâncias secretadas por um indivíduo que afetam o comportamento ou os processos fisiológicos de outro indivíduo. Muitos feromônios foram descritos. Como os hormônios, os feromônios são eficientes em quantidades ínfimas. Os feromônios são usados em diversas situações. Eles podem atrair o sexo oposto, sinalizar um alarme ou iniciar comportamentos, como passar pelo inverno, entre as joaninhas, ou se agregarem com besouros-de-pinheiro. Também podem ser usados para marcar caminhos, definir territórios ou estimular respostas de defesa. Os parasitos sociais evitam a detecção – e certa destruição – ao imitar ou duplicar os feromônios produzidos pelos membros de sua colônia hospedeira. Os feromônios determinam a casta em cupins e, até certo ponto, em formigas e abelhas. Eles são uma das principais forças integradoras das populações de insetos sociais.

Muitos feromônios de insetos foram isolados e identificados. As armadilhas que utilizam iscas de feromônio têm sido usadas por vários anos no monitoramento de insetos de importância econômica. Elas podem ser usadas para detectar a presença de um inseto, como um novo invasor que veio de uma área vizinha (mapeando o espalhamento da mariposa europeia *Porthetria dispar* nos EUA, ou a presença das lagartas da borboleta europeia *Heliothis zea* em uma plantação), ou para monitorar as mudanças nos níveis da população. O uso de armadilhas de feromônio tornou-se uma ferramenta importante para detectar infestações potenciais, dando tempo suficiente para que possam ser planejadas medidas para remediar a situação.

A **produção** e a **recepção de sons** (fonoprodução e fonorrecepção) dos insetos têm sido estudadas extensamente, e, embora o sentido da audição não esteja presente em todos os insetos, esse meio de comunicação é muito significativo entre os insetos que o utilizam. Os sons servem como mecanismos de aviso, informação sobre a propriedade de territórios, ou cantos de acasalamento. Os sons de gafanhotos e grilos parecem estar envolvidos com a corte ou com agressão. Os grilos-machos esfregam as bordas modificadas de suas asas anteriores entre si para produzir seu som característico. O canto bem alongado dos machos de cigarras, que é um chamado para atrair fêmeas, é produzido por membranas vibráteis localizadas em um par de órgãos situados no lado ventral do segmento abdominal basal.

Existem muitas formas de **comunicação tátil**, como tapas, batidas, agarramentos, e o tocar entre antenas, que provocam respostas que vão desde o reconhecimento até o recrutamento e o alarme. Alguns tipos de moscas, colêmbolos e besouros produzem seus próprios **sinais visuais** na forma de **bioluminescência**. Os mais bem conhecidos são os vaga-lumes, ou pirilampos (que não são moscas, nem hemípteros, mas besouros), nos quais o pulso luminoso ajuda a localizar um parceiro sexual. Cada espécie apresenta um ritmo de pulsos característico, que é produzido na face ventral dos últimos segmentos abdominais. As fêmeas piscam em resposta ao padrão específico de sua espécie para atrair os machos. A fêmea do *Photuris* algumas vezes pisca o padrão de outras espécies para atrair machos dessa espécie como presa (Figura 21.30).

Comportamento social

Alguns grupos comunais são temporários e descoordenados, como as associações de joaninhas para hibernação, ou agrupamentos de pulgões para alimentação. Alguns são coordenados apenas por curtos períodos de tempo e alguns cooperam mais completamente, como é o caso das lagartas do gênero *Malacosoma*, que se juntam na construção de uma rede que serve de abrigo e local de alimentação. No entanto, todos esses são comunidades abertas com comportamento social limitado.



Figura 21.30 A fêmea fatal de um vaga-lume, *Photuris versicolor*, comendo um macho de *Photinus tanytoxus*, o qual foi atraído pela fêmea com sinais falsos de acasalamento.

Nos Hymenoptera **eussociais** (abelhas e formigas) e Isoptera (cupins), uma vida social complexa é regulada pela comunicação química e tátil. As interações sociais ocorrem em todos os estágios do ciclo de vida, as comunidades são geralmente permanentes, todas as atividades são coletivas, e existe uma comunicação recíproca e divisão de trabalho. A sociedade geralmente demonstra um polimorfismo, ou diferenciação de **castas**.

As abelhas têm uma das mais complexas organizações dentro do mundo dos insetos. Um total de 60.000 a 70.000 abelhas pode ocupar uma mesma colmeia. Existem três castas: uma única fêmea madura sexualmente, ou **rainha**; algumas centenas de **zangões**, que são machos sexualmente maduros; e o resto é composto por **operárias**, que são fêmeas genéticas sexualmente inativas (Figura 21.31).

As operárias tomam conta dos jovens, secretam cera com a qual constroem as células hexagonais do favo, coletam néctar das flores, manufaturam o mel, coletam pólen, ventilam e tomam conta da colônia. Um zangão, às vezes mais de um, fertiliza a rainha durante o voo nupcial, quando uma quantidade suficiente de esperma é armazenada na espermateca da fêmea para durar por toda sua vida. Os zangões morrem após o acasalamento, e aqueles que permanecem na colônia no final do verão são empurrados para fora pelas operárias e morrem de fome.

As castas são determinadas parcialmente pela fertilização e parcialmente pelo que é oferecido como alimento para as larvas. Os zangões desenvolvem-se partenogeneticamente a partir de ovos não fertilizados (e, consequentemente, são haploides); as rainhas e as operárias desenvolvem-se de ovos fertilizados (sendo, portanto, diploides; ver haplodiploidia, Capítulo 7 e Figura 36.20). As larvas de fêmeas que vão se tornar rainhas são alimentadas com geleia real, uma secreção das glândulas salivares das operárias. Tanto a quantidade de geleia real ingerida como a duração da alimentação afeta a formação da rainha. Trabalhos recentes identificaram metabólitos induzidos por dieta que afetam a expressão do gene e a transdução de sinal no desenvolvimento da larva, direcionando assim o fenótipo para operárias ou rainhas. As rainhas vivem 1 ou 2 anos enquanto as operárias apenas alguns meses. O mel e o pólen são adicionados à dieta da operária a partir do terceiro dia de vida larval. Os feromônios existentes na “substância da rainha”, que são produzidos por suas glândulas mandibulares, impedem que as operárias amadureçam sexualmente. As operárias produzem geleia real apenas quando o nível de feromônio da “substância da rainha” cai na colônia, mais tipicamente devido à superpopulação. Essa mudança também ocorre quando a rainha torna-se muito velha, morre ou é removida. Então, o ovário das operárias desenvolve-se, e elas passam a aumentar uma célula larval e a alimentar uma larva com geleia real a fim de produzir uma nova rainha. A produção de uma nova rainha pode ser seguida pelo enxameamento, quando a antiga rainha sai com parte da colônia.



Figura 21.31 A abelha-rainha circundada por sua corte. A rainha é o único animal que coloca ovos na colônia. As atendentes, atraídas pelo feromônio da rainha, ficam constantemente lambendo seu corpo. À medida que o alimento e os feromônios da rainha são transferidos dessas abelhas para outras, a presença da rainha é comunicada através de toda a colônia.

As abelhas desenvolveram um eficiente sistema de comunicação através do qual, por meio de certos movimentos do corpo, as escoteiras informam às operárias qual a localização e qual a quantidade das fontes de alimento (Figura 36.23, Capítulo 36).

As colônias de cupins contêm várias castas, que consistem em indivíduos férteis, incluindo machos e fêmeas, e indivíduos imaturos (Figura 21.32). Alguns dos indivíduos férteis podem ter asas e abandonar a colônia, acasalar, perder suas asas e, como **rei** e **rainha**, iniciar uma nova colônia. Os indivíduos férteis sem asas podem, sob certas condições, substituir o rei ou a rainha. Os membros imaturos não têm asas e tornam-se **operárias** ou **soldados**. Os soldados são dotados de cabeças e mandíbulas grandes e fazem a defesa da colônia. Assim como entre as abelhas e as formigas, fatores extrínsecos causam a diferenciação das castas. Os indivíduos reprodutores e os soldados secretam feromônios inibidores que são passados pela colônia às ninfas através de um processo de alimentação mútua, chamado **trofaláxis**, de modo que se tornem operárias estéreis. As operárias também produzem feromônios, e, se o nível da "substância das operárias" ou da "substância dos soldados" cair, o que pode ocorrer após o ataque de predadores saqueadores, por exemplo, a próxima geração irá produzir proporções compensatórias das castas apropriadas.





Figura 21.32 A. Operárias de cupins, *Reticulitermes hesperus* (ordem Isoptera). As operárias são animais imaturos ápteros que atendem o ninho. **B.** A rainha de cupim torna-se dilatada e uma máquina poedeira de ovos. A rainha e várias operárias e soldados são mostrados na figura.

As formigas também apresentam sociedades altamente organizadas. Superficialmente, elas se assemelham aos cupins, mas elas são mais proximamente aparentadas às abelhas e vespas na ordem Hymenoptera e podem ser distinguidas facilmente. Em contraposição aos cupins, as formigas têm geralmente cor escura, corpo duro e uma constrição posterior ao seu primeiro somito abdominal. As antenas das formigas têm uma dobra, como um cotovelo, enquanto as antenas dos cupins são filiformes ou lembram um cordão de contas (moniliforme).

Nas colônias de formigas, os machos morrem logo depois do acasalamento, e a rainha funda sua própria colônia ou junta-se a alguma colônia já estabelecida e efetua a postura de ovos. As operárias e os soldados são fêmeas estéreis sem asas que fazem o trabalho da colônia: recolhem alimento, tomam conta dos jovens e protegem a colônia. Em muitas grandes colônias, pode haver dois ou três tipos de indivíduos em cada casta.

As formigas evoluíram alguns padrões marcantes de comportamento "econômico", como fazer escravos, produzir fazendas de fungos, criar "gado de formiga" (pulgões e outros membros de Sternorrhyncha) (Figura 21.33A), tecer seus ninhos com seda (Figura 21.33B) e usar ferramentas.

OS INSETOS E O BEM-ESTAR DO SER HUMANO

Insetos benéficos

Embora a maioria de nós pense nos insetos primariamente como pragas, toda a vida terrestre, incluindo a dos humanos, teria grande dificuldade para sobreviver se todos os insetos desaparecessem de repente. Alguns produzem materiais úteis: mel e cera de abelhas, seda do bicho-da-seda e laca de uma cera produzida por uma cochonilha. Mais importante, no entanto, é que os insetos são necessários para a fertilização de muitas plantações. As abelhas polinizam plantações de alimento em um total que equivaleria a quase 14 bilhões de dólares por ano somente nos EUA, e esse quadro não inclui a polinização de forrageiras para o gado nem a polinização por outros insetos. As populações de abelha estão em declínio em muitos lugares do mundo, inclusive nos EUA. Além disso, elas oscilaram nos tempos antigos e modernos, mas o desaparecimento recente de colmeias inteiras que começou em torno de 2006 tem tido um impacto significativo na agricultura. As causas da Desordem de Colapso das Colmeias não são bem compreendidas. Embora a infecção pelo ácaro *Varroa* e seus vírus associados esteja correlacionada com a morte das abelhas, outras causas potenciais incluem danos ao ecossistema e perda de plantas nativas.

A evolução de angiospermas levou a uma grande irradiação de insetos. Os insetos e as plantas codesenvolveram um surpreendente volume de adaptações que envolvem tanto recompensa como dissimulação. A morfologia floral, a cor e o aroma atraem polinizadores específicos e guiam seus movimentos; como exemplo, veja os guias de néctar mencionados anteriormente.

Muitos insetos predadores, como os besouros cicindelíneos, larvas de moscas sirfídeas, formigas-leão, louva-a-deus e joaninhas, destroem insetos daninhos (Figura 21.34). Por sua vez, os insetos servem como importantes fontes de alimento para muitos outros animais. Os insetos parasitoides são muito importantes no controle de populações de muitos insetos daninhos. Os animais mortos são rapidamente consumidos por larvas que emergiram de ovos depositados em carcaças. A entomologia forense utiliza a sucessão de insetos em um corpo morto para estimar a idade de um cadáver e, dessa forma, proporcionar informações valiosas para os investigadores sobre a hora da morte.





Figura 21.33 A. Uma formiga (*Camptonotus ferrugineus*, ordem Hymenoptera) cuidando de um grupo de afídeos (ordem Hymenoptera). Os afídeos alimentam-se copiosamente dos fluidos vegetais e excretam o excesso na forma de um líquido claro, rico em carboidratos, que é um alimento bastante apreciado pelas formigas. **B.** Um ninho de uma formiga tecedora da Austrália.







Figura 21.34 Alguns insetos benéficos. **A.** Um percevejo predador (ordem Hemiptera) alimenta-se de uma larva de besouro. Note a probóscide sugadora do percevejo. Esses besouros são pragas das culturas de feijão e soja. **B.** Uma joaninha (ordem Coleoptera). Os adultos (e larvas da maioria das espécies) alimentam-se vorazmente de pragas de plantas, como ácaros, pulgões, cochonilhas e tripes. **C.** Uma vespa parasito (*Larra bicolor*) atacando uma paquinha. A vespa retira a paquinha de sua toca, ferroando-a e paralisando-a. Depois que a vespa tiver depositado seus ovos, a paquinha recupera-se e retoma sua vida ativa – até que seja morta pelas larvas da vespa em desenvolvimento.

Insetos daninhos

Os insetos daninhos incluem aqueles que comem e destroem plantas e frutos, como gafanhotos, marias-fedidas, mariposas piralídeas, gorgulhos, carunchos, cochonilhas e centenas de outros (Figura 21.35). Praticamente toda plantação cultivada contém vários insetos-praga. Os seres humanos gastam enormes recursos em todas as atividades de agricultura, na silvicultura e na indústria de alimentos, para conter os insetos e os danos que provocam. As infestações de besouros escolitíneos ou

insetos desfolhadores, como as mariposas *Choristoneura fumiferana* e *Porthetria dispar*, geraram perdas econômicas enormes e tornaram-se um elemento principal na determinação da composição das florestas nos EUA. *Porthetria dispar*, introduzida nos EUA em 1869 em uma tentativa mal-assessorada para procriar um bicho-da-seda melhor, espalhou-se por todo o Nordeste norte-americano atingindo, ao sul, até a Virginia e, ao oeste, até Minnesota. Elas desfolham florestas por anos, quando ocorrem infestações. Em 1981, desfolharam 5,3 milhões de hectares em 17 estados do Nordeste dos EUA.



Figura 21.35 Alguns insetos-praga. **A.** Colchonilha-farinhenta (*Pseudococcus* sp., ordem Hemiptera) são pragas frequentes de vegetais comercialmente valiosos. **B.** Lagarta do milho *Heliothis zea* (ordem Lepidoptera). Uma praga ainda mais séria do milho é a infame broca-do-milho, uma importação da Europa em 1908 ou 1909.

Dez por cento de todas as espécies de artrópodes são insetos parasitos, ou insetos que são, em essência, "micropredadores" porque eles atacam, mas não permanecem em seus hospedeiros. Os piolhos, as moscas e os mosquitos sugadores de sangue, moscas oestrídeas e gasterofilídeas, além de muitos outros, atacam os seres humanos ou os animais, domésticos ou ambos. A malária, transmitida por mosquitos do gênero *Anopheles* (Figura 21.36), é ainda uma das principais doenças no mundo, infectando centenas de milhões de pessoas a cada ano e causando milhões de mortes. Os mosquitos também transmitem febre amarela e filariose linfática. As pulgas transmitem a peste bubônica, que, em vários momentos da história, eliminou porções significativas da população humana. As moscas-domésticas são transmissoras da febre tifoide, assim como os piolhos transmitem o tifo; moscas tsé-tsé transmitem a doença do sono africana; e percevejos sugadores de sangue, do gênero *Rhodnius* e gêneros aparentados, transmitem a doença de Chagas. A mais nova praga viral que atinge a América do Norte, o vírus do Nilo ocidental, é transmitida por mais de 40 espécies de mosquitos, especialmente *Culex*, e infecta os seres humanos, alguns outros mamíferos e mais de 75 espécies de aves, algumas das quais atuam como reservatórios para o vírus.

Existe uma extraordinária destruição de alimentos, vestuário e propriedades pelos besouros curculionídeos e dermestídeos, baratas, formigas, traças-de-roupa e cupins. Também entre os insetos-praga estão os percevejos do gênero *Cimex* (Figura 21.36B), hemípteros sugadores de sangue que foram contraídos pelos seres humanos provavelmente cedo em sua evolução, a partir de morcegos que compartilhavam suas cavernas. A infestação por esses hemípteros está aumentando em todo o mundo desenvolvido, por motivos desconhecidos. Algumas explicações propostas incluem o aumento do transporte de insetos por viajantes e a relutância em utilizar inseticidas.





Figura 21.36 A. Um mosquito do gênero *Aedes* (ordem Diptera) da África do Sul. Membros desse gênero disseminam a dengue e a febre amarela, entre outras doenças. **B.** Um percevejo, *Cimex lectularius*, é um parasita humano comum.

O vírus do oeste do Nilo, cujo agente transmissor é espalhado por mosquitos, afeta mamíferos e aves em todo o mundo. Identificado pela primeira vez em Uganda em 1937, ele se espalhou pela América do Norte em 1999. As aves servem como um reservatório para o vírus: uma ave picada por um mosquito infectado funciona como um hospedeiro para o vírus durante 1 a 4 dias, período durante o qual o vírus pode ser pego por outros mosquitos e espalhado para novos hospedeiros. As respostas humanas à infecção variam, com cerca de 80% dos infectados não exibindo qualquer sintoma, quase 20% exibindo sintomas semelhantes aos de um resfriado, como febre e dores no corpo e menos de 1% desenvolvendo encefalite com risco de morte ou outros efeitos neurológicos possivelmente permanentes. Evitar a picada do mosquito é a melhor forma de evitar a infecção; dessa maneira, estudos sobre o comportamento do mosquito são úteis. Por exemplo, os pesquisadores questionaram-se se os mosquitos que inicialmente alimentaram-se do sangue das aves infectadas tendem a escolher outra ave para a próxima picada ou simplesmente alimentam-se de qualquer animal que estiver mais fácil. Compreender a transmissão do vírus torna possível aos modelos matemáticos prever como e quando a doença espalhar-se-á.

Classificação do subfilo Hexapoda

Classe Entognatha (Gr. *entos*, dentro, + *gnathos*, maxila): **entognatos**. A base das peças bucais fica dentro da cápsula cefálica; as mandíbulas apresentam uma articulação. Exemplo: *Entomobrya*.

Classe Insecta (L. *insectus*, recortado): **insetos**. As bases das peças bucais são expostas, fora da cápsula cefálica; as mandíbulas normalmente têm duas regiões de articulação. Exemplos: *Drosophila, Bombus, Anopheles* (as ordens de insetos estão listadas mais adiante).

Controle dos insetos

Considerando que todos os insetos são uma parte integrante das comunidades ecológicas em que estão inseridos, sua total destruição provavelmente faria mais mal do que bem. Todas as cadeias alimentares terrestres seriam seriamente perturbadas ou destruídas. O papel benéfico dos insetos em nosso ambiente é frequentemente subestimado e, em nosso entusiasmo para controlar as pragas, pulverizamos indiscriminadamente a paisagem com inseticidas de "amplo espectro" extremamente efetivos, que erradicam tanto os insetos bons como os daninhos. Também descobrimos, para nossa consternação, que muitos dos inseticidas químicos persistem no ambiente e acumulam-se como resíduos nos animais dos níveis mais altos nas cadeias alimentares, incluindo nós mesmos. Além disso, muitos insetos desenvolveram resistência aos inseticidas de uso comum. As abelhas são especialmente suscetíveis aos inseticidas, e a resistência desenvolve-se, principalmente, nos insetos daninhos.

Por muitos anos, métodos de controle diferentes dos inseticidas químicos estiveram sob intensa investigação, experimentação e desenvolvimento. Economia, preocupação com o ambiente e demanda dos consumidores estão fazendo com que milhares de fazendeiros dos EUA usem alternativas à dependência estrita em produtos químicos.

Muitos organismos úteis no controle biológico dos insetos estão sendo usados atualmente ou estão sob investigação científica. Esses organismos incluem patógenos bacterianos, virais e micóticos. Por exemplo, uma bactéria, *Bacillus*

thuringiensis, produz uma toxina que é bastante eficiente no controle de diversas pragas de lepidópteros. Outras linhagens de *B. thuringiensis* têm toxinas que matam insetos de outras ordens, e a diversidade de insetos-alvo está sendo ampliada com o uso de técnicas de engenharia genética. Os genes que codificam a toxina produzida pelo *B. thuringiensis* também foram introduzidos em outras bactérias e, até mesmo, em plantas, tornando-as resistentes a ataque dos insetos. Muitos dos nossos grãos cultivados, especialmente o milho, agora contêm genes que expressam proteínas tóxicas para as pragas, evitando, assim, a necessidade de pesticidas. Entretanto, alguns insetos agora desenvolveram resistência à toxina de *B. thuringiensis*.

Um grande número de vírus e fungos que apresentam potencial como inseticidas foi isolado. As dificuldades e os custos na criação e manutenção desses agentes estão sendo ultrapassados em certos casos, e alguns já são produzidos comercialmente.

A introdução de predadores ou parasitos naturais dos insetos-praga alcançou um certo sucesso. Nos EUA, a joaninha *Rodolia cardinalis*, originária da Austrália, ajuda a controlar as cochonilhas de plantas cítricas, e inúmeros casos de controle pelo uso de parasitos têm sido registrados.

Uma outra abordagem de controle biológico é interferir na reprodução ou no comportamento das pragas através de machos estéreis ou de compostos orgânicos existentes na natureza que agem como hormônios ou feromônios. Tal pesquisa, embora bastante promissora, é lenta por causa de nossa compreensão limitada sobre o comportamento dos insetos e dos problemas em isolar e identificar compostos complexos que são produzidos em quantidades tão ínfimas. De qualquer modo, os feromônios provavelmente desempenharão um papel importante no controle biológico de pragas no futuro.

Classificação das classes Entognatha e Insecta

Os entomólogos não concordam com os nomes das ordens nem com os limites de cada ordem. Alguns preferem combinar e outros preferem dividir os grupos. Entretanto, a seguinte sinopse de ordens é uma das que é relativamente bem aceita.

- Classe Entognatha

  Ordem Protura (Gr. *protos*, primeiro + *oura*, cauda): proturos. Diminutos (1 a 1,5 mm); sem olhos nem antenas; apêndices no abdome e no tórax; vivem no solo e em locais escuros e úmidos; desenvolvimento direto.

  Ordem Diplura (Gr. *diploos*, duplo + *oura*, cauda): **dipluros**. Têm geralmente menos de 10 mm; claros, sem olhos; um par de filamentos terminais longos ou um par de pinças caudais; vivem em húmus encharcado ou troncos em decomposição; desenvolvimento direto.

  Ordem Collembola (Gr. *kolla*, cola + *embolon*, pino, cunha): **colêmbolos**. Pequenos (5 mm ou menos); sem olhos compostos; conjuntos de olhos com um a vários ocelos laterais; respiração através de traqueias ou pela parede do corpo; um órgão elástico dobrado sob o abdome usado para saltar; abundantes no solo; às vezes aglomeram-se sobre o filme superficial de lagos ou bancos de neve durante a primavera; desenvolvimento direto

- Classe Insecta

  Subclasse Apterygota

  Ordem Thysanura (Gr. *thysanos*, franja + *oura*, cauda): **traças** (Figura 21.37). Tamanho pequeno a médio; olhos grandes; antenas longas; três cercos terminais longos; vivem sob pedras e folhas e próximo a habitações humanas; desenvolvimento direto.

  Subclasse Pterygota

  - Infraclasse Paleoptera

    Ordem Ephemeroptera (Gr. *ephēmeros*, que dura não mais que 1 dia + *pteron*, asa): **efêmeras** (Figura 21.38). Asas membranosas; asas anteriores maiores que as posteriores; peças bucais vestigiais no adulto; ninfas aquáticas, com brânquias traqueais laterais.

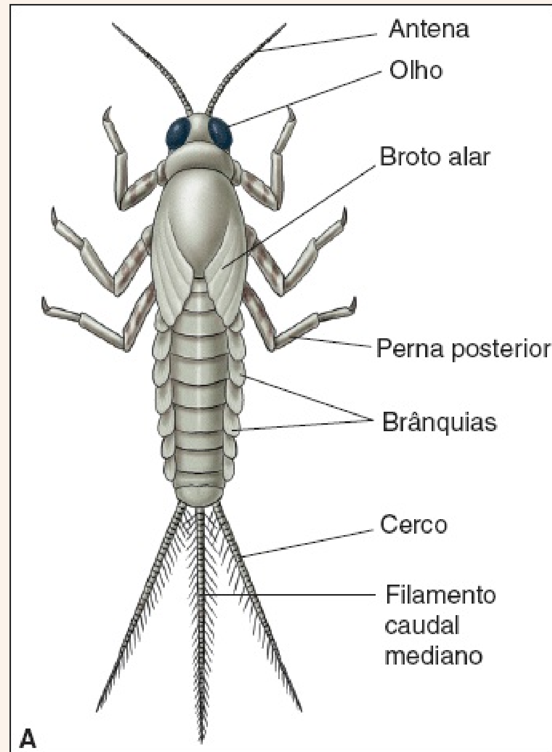
    Ordem Odonata (Gr. *odontos*, dente + *ata*, caracterizado por): **libélulas** (Figuras 21.21B e 21.26B). Grandes; asas membranosas longas e estreitas, com venação em rede e com tamanhos semelhantes; corpo longo e estreito; ninfas aquáticas com brânquias e lábio preênsil para a captura de presas.

  - Infraclasse Neoptera

    Ordem Orthoptera (Gr. *orthos*, reta + *pteron*, asa): **gafanhotos** (Figura 21.2), **grilos**, **esperanças**. Quando presentes, asas anteriores espessadas e asas posteriores dobradas em leque sob as anteriores; peças bucais mastigadoras.



Figura 21.37 A traça *Lepisma* (ordem Thysanura) é, frequentemente, encontrada nas casas.



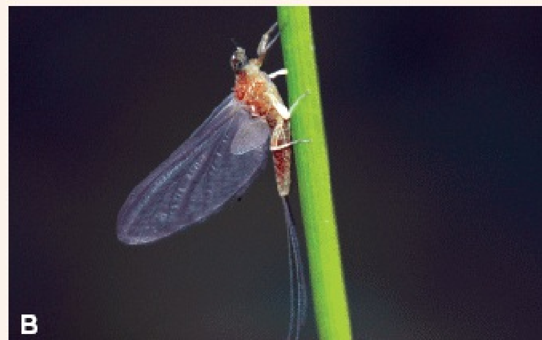


Figura 21.38 Uma efêmera (ordem Ephemeroptera). **A.** Ninfa. **B.** Adulto.

Ordem Blattodea (L. *blatta*, barata, + Gr. *eidos,* forma, + *ea,* caracterizado por): **baratas.** Insetos comuns nas áreas tropicais, frequentes em casas; com corpo oval e achatado que pode exceder 5 cm de comprimento; tarsos com 5 artículos; asas tipicamente presentes, em geral reduzidas.

Ordem Phasmatodea (Gr. *phasma*, fantasma, + *eidos,* forma, + *ea,* caracterizado por): **bichos-pau** (Figura 21.7B) **e bichos-folha.** Corpo alongado e em forma de graveto ou achatado e expandido lateralmente; herbívoros; formas tropicais podem ser muito grandes (até 30 cm).

Ordem Mantodea (Gr. *mantis*, adivinhador, + *eidos,* forma, + *ea,* caracterizado por): **louva-a-deus** (Figura 21.5). Corpo alongado com pernas dianteiras raptoriais; predadores; podem chegar até 10 cm em comprimento.

Ordem Mantophasmatodea (uma fusão dos nomes das ordens dos louva-a-deus [Mantodea] e dos bichos-pau [Phasmatodea]): **gladiadores**. Secundariamente ápteros; peças bucais mastigadoras; lembram uma combinação de um louva-a-deus com um bicho-pau; predadores noturnos de insetos e aranhas; descritos em 2002; raros, encontrados na África; seis a oito espécies.

Ordem Dermaptera (Gr. *derma*, pele + *pteron*, asa): **tesourinhas**. Asas anteriores bem curtas; asas posteriores amplas e membranosas dobradas sob as anteriores quando em repouso; peças bucais mastigadoras; cercos em forma de pinças.

Ordem Plecoptera (Gr. *plekein*, torcer + *pteron*, asa): **plecópteros** (Figura 21.26A). Asas membranosas; asas posteriores maiores e em forma de leque; ninfas aquáticas com tufos de brânquias traqueais.

Ordem Isoptera (Gr. *isos*, igual + *pteron*, asa): **cupins** (Figura 21.32). Pequenos; asas membranosas e estreitas, semelhantes em tamanho e com poucas veias; asas são perdidas com a maturidade; organização social complexa. Na língua inglesa, são erroneamente chamados de "*white ants*" (formigas-brancas); são distintos das formigas por apresentarem ampla união entre tórax e abdome; organização social complexa.

Ordem Embiidina (Gr. *embios*, vividamente + *eidos,* forma, + *ina*, parecido): **embiídeos**. Pequenos; asas dos machos membranosas e estreitas, e semelhantes em tamanho; fêmeas ápteras; peças bucais mastigadoras; coloniais; produzem canais revestidos de seda em solos tropicais.

Ordem Psocoptera (Gr. *psoco*, piolho + *pteron*, asa) (= **Corrodentia**): **piolhos-de-livro**. Corpo geralmente pequeno, podendo atingir até 10 mm; asas estreitas e membranosas com poucas veias, geralmente mantidas em telhado sobre o abdome quando em repouso; algumas espécies ápteras; encontrados em livros, cascas de árvore, ninhos de aves, sobre a folhagem.

Ordem Zoraptera (Gr. *zōros*, puro + *apteryos*, sem asa): **zorápteros**. Atingem 2,5 mm; asas membranosas e estreitas, geralmente perdidas na maturidade; coloniais e parecidos com cupins.

Ordem Phthiraptera (Gr. *phteir,* piolho + *apteros*, áptero): **piolhos**. Ectoparasitos ápteros adaptados para se agarrar em hospedeiros de sangue quente. **Piolhos sugadores** (Figura 21.15), anteriormente na ordem Anoplura, agora constituem a subordem Anoplura, peças bucais adaptadas para perfurar e sugar; inclui os piolhos-humanos (de cabeça, de corpo), os chatos etc. **Piolhos mordedores** (Figura 21.14), anteriormente na ordem Mallophaga, agora divididos em três subordens.

Ordem Thysanoptera (Gr. *thysanos*, franja + *pteron*, asa): **lacerdinhas** ou **tripes**. Comprimento 0,5 a 5 mm (alguns maiores); se presentes, asas longas, muito estreitas, com poucas veias e com uma franja de pelos longos; peças bucais sugadoras; herbívoros destrutivos, mas alguns alimentam-se de insetos.

Ordem Hemiptera (Gr. *hemi*, metade + *pteron*, asa). Os membros apresentam peças bucais únicas especializadas para perfurar e sugar. Os hemípteros são divididos em três subordens: Heteroptera, Auchenorrhyncha e Sternorrhyncha. Heteroptera contém os **percevejos**; comprimento de 2 a 100 mm; asas presentes ou ausentes; asas anteriores com porção basal espessada e parcialmente esclerotizada, porção apical membranosa; asa posterior membranosa; em repouso, asas mantidas achatadas sobre o abdome; muitos com glândulas de cheiro; inclui as baratas-d'água e outros hemípteros aquáticos (Figura 21.9), marias-fedidas, barbeiros e muitos outros. Auchenorrhyncha contém as **cigarras** e **cigarrinhas** (Figuras 21.24 e 21.39); quatro asas típicas se estiverem presentes. Sternorrhyncha contém os **pulgões**, **psilídeos**, **jequitiranaboia** e **cochonilhas** (Figura 21.35B) e **insetos homópteros**; quatro asas típicas se estiverem presentes; frequentemente com história natural complexa; muitas espécies são pragas de plantas.

Ordem Neuroptera (Gr. *neuron*, nervo + *pteron*, asa): **formigas-leão**, **bichos-lixeiros** etc. (Figura 21.40). Tamanho médio a grande; asas membranosas semelhantes com muitas veias; peças bucais mastigadoras; coridalídeos apresentam mandíbulas muito aumentadas nos machos e larvas aquáticas; larvas de formigas-leão fazem crateras na areia para capturar formigas.



Figura 21.39 *Platycotis vittata* (ordem Hemiptera).





Figura 21.40 A. Formiga-leão adulta (ordem Neuroptera). **B.** Note a longa antena claviforme proeminente na cabeça da formiga-leão.

Ordem Coleoptera (Gr. *koleos*, bainha + *pteron*, asa): **besouros** (Figuras 21.7A e 21.29), incluindo os **vaga-lumes** (Figura 21.30) e **gorgulhos** (Figura 21.41D). A maior ordem animal do mundo com 250.000 espécies descritas; asas anteriores (élitros) espessas, duras, opacas; asas posteriores membranosas dobradas sob as anteriores quando em repouso; peças bucais mastigadoras; incluem joaninhas, vaquinhas, serra-paus, carunchos, bicudos, rola-bosta, escaravelhos e muitos outros.

Ordem Strepsiptera (Gr. *strepsis*, uma volta + *pteron*, asa): **estrepsíptero**. Fêmeas sem asas, olhos, nem antenas; machos com asas anteriores vestigiais e asas posteriores em forma de leque; fêmeas e larvas são parasitos em abelhas, vespas e outros insetos.

Ordem Mecoptera (Gr. *mekos*, comprimento + *pteron*, asa): **mecópteros**. Tamanho pequeno a médio; asas longas, delgadas, com muitas veias; em repouso, asas são mantidas em telhado sobre o dorso; órgão copulador do macho em forma de cauda de escorpião localizado no final do abdome; carnívoros; vivem na maioria das florestas.

Ordem Lepidoptera (Gr. *lepidos*, escama + *pteron*, asa): **borboletas** (Figura 21.41A) e **mariposas**. Asas membranosas cobertas por escamas sobrepostas, asas acopladas na base; peças bucais em forma de um tubo sugador, que se enrola quando não está em uso; larvas (lagartas) com peças bucais mastigadoras, para comer plantas, falsas pernas curtas e grossas no abdome, e glândulas de seda para tecer casulos; antenas clavadas em borboletas e geralmente filamentosas (algumas vezes plumosas) em mariposas (Figura 21.41B).

Ordem Diptera (Gr. *dis*, dois + *pteron*, asa): **moscas** e **mosquitos** (Figura 21.10). Um único par de asas, membranosas e estreitas; asas posteriores reduzidas a balancins inconspícuos (halteres); peças bucais sugadoras ou adaptadas para encharcar como esponja, lamber ou perfurar; larvas ápodes; incluem moscas-das-frutas, drosófilas, moscas-domésticas, pernilongos, mosquitos, borrachudos, piuns, mutucas, varejeiras, moscas-do-berne e muitos outros.

Ordem Trichoptera (Gr. *trichos*, pelo + *pteron*, asa): **mosca-d'água**, **frigana**. Corpo pequeno e mole; asas com muitas veias e parcialmente com escamas, pilosas, dobradas como em telhado sobre corpo piloso; peças bucais mastigadoras; mandíbulas muito reduzidas; larvas aquáticas de várias espécies constroem abrigos de folhas, areia, cascalho, pedaços de conchas, ou matéria vegetal, aderidos entre si por meio de cimento ou seda que secretam; algumas constroem redes de seda para alimentação que são presas a pedras na correnteza.

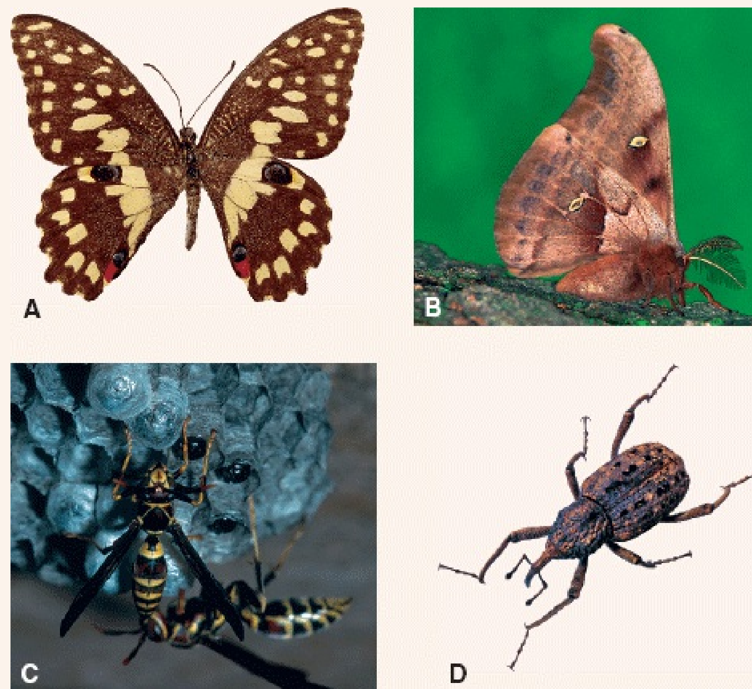


Figura 21.41 A. A borboleta *Papilio demodocus*. Membros da família Papilionidae oferecem sua graça a muitas áreas do mundo, em regiões tropicais e temperadas, incluindo a América do Norte. Compare sua antena clavada com a antena plumosa de **B,** *Antheraea polyphemus*, uma mariposa da América do Norte. **C.** Vespas (ordem Hymenoptera) atendendo suas pupas e larvas. **D.** O gorgulho *Otiorhynchus sulcatus* espalhou-se pela América do Norte através de plantas ornamentais. Foi introduzido a partir da Europa. Os gorgulhos pertencem à maior família (Curculionidae) da maior ordem de insetos, Coleoptera (besouros).

Ordem Siphonaptera (Gr. *siphon*, sifão + *apteros*, áptero): **pulgas** (Figura 21.13). Pequenos; ápteros; corpo comprimido lateralmente; pernas adaptadas para o salto; ectoparasitas de aves e mamíferos; larvas ápodes, vermiformes e detritívoras.

Ordem Hymenoptera (Gr. *hymen*, membrana + *pteron*, asa): **formigas**, **abelhas** e **vespas** (Figura 21.41C). Bem pequenos a grandes; asas membranosas e estreitas acopladas distalmente; asas posteriores subordinadas; peças bucais para morder e lamber líquidos; ovipositor às vezes modificado para picar, perfurar ou serrar (Figura 21.8); tanto espécies sociais como solitárias, a maioria das larvas é ápode, cega e vermiforme.

Uma abordagem de sistemas chamada **controle integrado de pragas** é praticada em muitas culturas. Essa abordagem envolve misturar todas as possíveis técnicas práticas para conter infestações de pragas em um nível tolerável; por exemplo, técnicas de cultivo (variedades de plantas resistentes, rotação de culturas, técnicas de lavoura, tempo de semeadura, plantação ou colheita, entre outras), uso de controle biológico e uso esparso de inseticidas.

O método do macho estéril tem sido usado eficientemente na erradicação de varejeiras, uma praga do gado. Um grande número de machos, esterilizados através de irradiação, é introduzido nas populações naturais; as fêmeas que acasalam com esses machos estéreis produzem ovos não férteis.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Nossa compreensão sobre as relações evolutivas entre os subfilos de artrópodes mudou muito na última década. O subfilo Uniramia, que unia miriápodes e hexápodes, estava baseado no pressuposto de que os apêndices unirremes eram um caráter derivado compartilhado (sinapomorfia) que unia esses grupos, excluindo todos os demais artrópodes. No entanto, Uniramia não apareceu como um táxon monofilético nas filogenias baseado em caracteres moleculares, que agruparam hexápodes e crustáceos como um clado. Os crustáceos têm apêndices birremes, de modo que uma diferença assim significativa na forma dos apêndices foi considerada inicialmente uma forte evidência contra a hipótese de uma relação de grupo-irmão entre hexápodes e crustáceos. Entretanto, uma vez que a base genética dos apêndices ramificados foi mais bem compreendida, ficou claro que mudanças no número de ramificações em um apêndice poderiam surgir por intermédio de uma mudança relativamente simples na expressão gênica. Os membros do subfilo original Uniramia foram, então, divididos entre o subfilo Myriapoda e Hexapoda.

Agora, os hexápodes estão unidos com membros do subfilo Crustacea no clado Pancrustacea. Ambos os táxons apresentam mandíbulas e várias filogenias recentes indicam que os pancrustáceos estão mais proximamente relacionados com os miriápodes, um táxon mandibulado, do que com os quelicerados, os quais não têm mandíbulas.

Embora o clado Pancrustacea seja bem sustentado, a natureza da relação entre os subgrupos de crustáceos e hexápodes está sujeita a debate. Algumas filogenias indicam uma relação de táxons-irmãos entre os crustáceos e os hexápodes, como mostramos na Figura 19.2, mas outras indicam que os hexápodes surgiram de *dentro* dos crustáceos. Se esse resultado for sustentado por estudos futuros, o subfilo Crustacea será parafilético, a não ser que seja redefinido para incluir os hexápodes. Nas filogenias nas quais os hexápodes se originam dentro dos crustáceos, eles aparecem mais próximos aos crustáceos braquiópodes, cefalocáridos ou remipédios. A próxima década de pesquisa deve esclarecer a posição evolutiva de Hexapoda dentro de Pancrustacea.

Dentro de Hexapoda, a classe Entognatha é apresentada como grupo-irmão da classe Insecta na Figura 21.1, mas algumas pesquisas indicam que as peças bucais entognatas podem ter evoluído diversas vezes, e que alguns entognatos podem estar mais próximos dos insetos do que dos demais entognatos.

Os insetos fósseis, embora não abundantes, têm sido encontrados em número suficiente para dar uma ideia geral da história evolutiva da classe. Embora vários grupos de artrópodes marinhos, como os trilobitas, crustáceos e xifosuros, estivessem presentes no período Cambriano, os primeiros artrópodes terrestres – escorpiões e milípedes – não surgiram até o período Siluriano. Os primeiros insetos, que não tinham asas, datam do período Devoniano, embora um fóssil do Siluriano tenha sido provisoriamente identificado como um inseto.

É provável que o ancestral dos insetos tivesse uma cabeça e um tronco formado por muitos somitos semelhantes, e a maioria ou todos eles apresentavam membros. Os primeiros fósseis de insetos tinham pequenos apêndices abdominais (e, aparentemente, alguns apêndices multirremes, Figura 21.42), e algumas ordens apterigotas atuais (primitivamente ápteras) apresentam estilos abdominais que são considerados pernas vestigiais. Agora, nós compreendemos que a ausência de pernas abdominais na maioria dos insetos resulta de um padrão de expressão de certos genes *Hox* que evita a expressão do gene *Distal-less* no abdome dos insetos, mas não no de crustáceos e onicóforos (Capítulo 20).[1,2]

A origem evolutiva das asas dos insetos tem permanecido um quebra-cabeça por muito tempo. As evidências baseadas em mandíbulas de fósseis de insetos sugerem que os insetos alados existiam há cerca de 400 milhões de anos. No período Carbonífero, diversas ordens de insetos alados (Paleoptera), a maioria delas agora extinta, surgiram. O valor adaptativo das

asas para o voo é claro, mas tais estruturas não passam à existência completamente desenvolvidas. Uma hipótese é que as asas se desenvolveram a partir de expansões torácicas laterais que eram úteis para planar. Entretanto, essa hipótese não explica a origem nem a função das articulações e da neuromusculatura nas protoasas que proporcionaria a base para ocorrer a seleção e eventual evolução de asas que pudessem bater e sustentar o voo. Uma hipótese alternativa é que os insetos voadores ancestrais derivaram de insetos aquáticos ou com juvenis aquáticos dotados de brânquias externas no tórax a partir das quais as asas poderiam ter derivado. As brânquias torácicas e abdominais dos insetos paleozoicos aparentemente eram articuladas e móveis, capazes de movimentos de ventilação e de natação. Elas podem ter proporcionado as estruturas morfológicas para as "pró-asas". A evolução de pró-asas torácicas amplamente fixadas (incapazes de proporcionar o voo) nos insetos semiaquáticos teria aumentado a temperatura do corpo desses insetos durante o aquecimento no Sol. A expansão subsequente dessas pró-asas torácicas para a regulação comportamental da temperatura poderia facilmente ter proporcionado o estágio morfológico necessário para a evolução de asas verdadeiramente funcionais (Figura 21.43), grandes o suficiente para sustentar o voo.

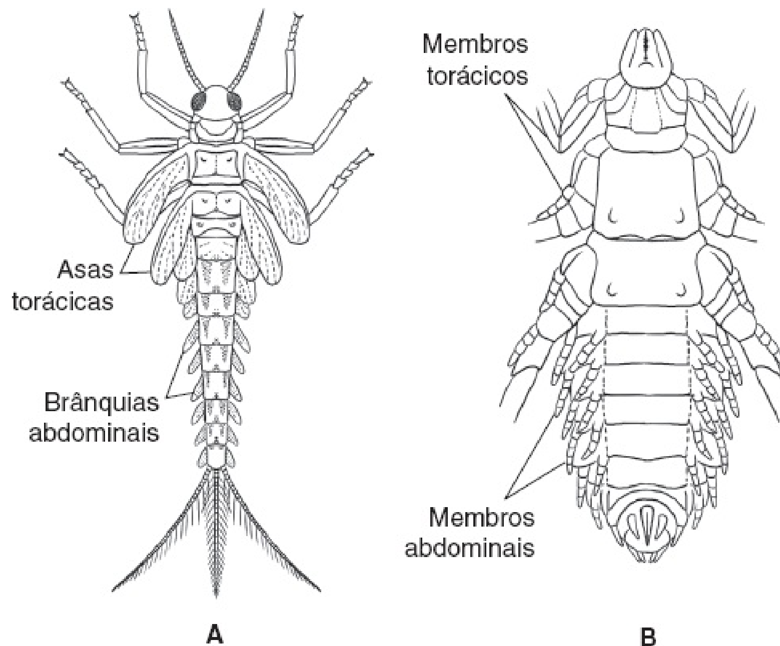


Figura 21.42 A. Uma ninfa de "efêmera" da Era Paleozoica, com brotos alares torácicos e brânquias abdominais. Os brotos alares torácicos poderiam ter sido precursores das asas. **B.** Um inseto paleozoico com pernas torácicas multirremes e membros abdominais multirremes vestigiais.

O ancestral alado de inseto deu origem a três linhagens, que diferiam na habilidade de dobrar suas asas. Duas delas (Odonata e Ephemeroptera) têm asas que são mantidas abertas ou juntam suas asas verticalmente acima do abdome. A outra linhagem apresenta asas que podem ser dobradas para trás horizontalmente sobre o abdome. Essa linhagem ramificou-se em três grupos, todos presentes no período Permiano. Um grupo com metamorfose hemimetábola, peças bucais mastigadoras e cercos inclui Orthoptera, Dermaptera, Isoptera e Embiidina; outro grupo com metamorfose hemimetábola e tendência a apresentar peças bucais sugadoras inclui Thysanoptera, Hemiptera e, talvez, também Psocoptera, Zoraptera e Phthiraptera, embora exista alguma falta de concordância entre autores com relação ao último grupo. Os insetos com metamorfose holometábola têm a história natural mais especializada, e aparentemente formam um clado que inclui as demais ordens neópteras (p. ex., Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera).

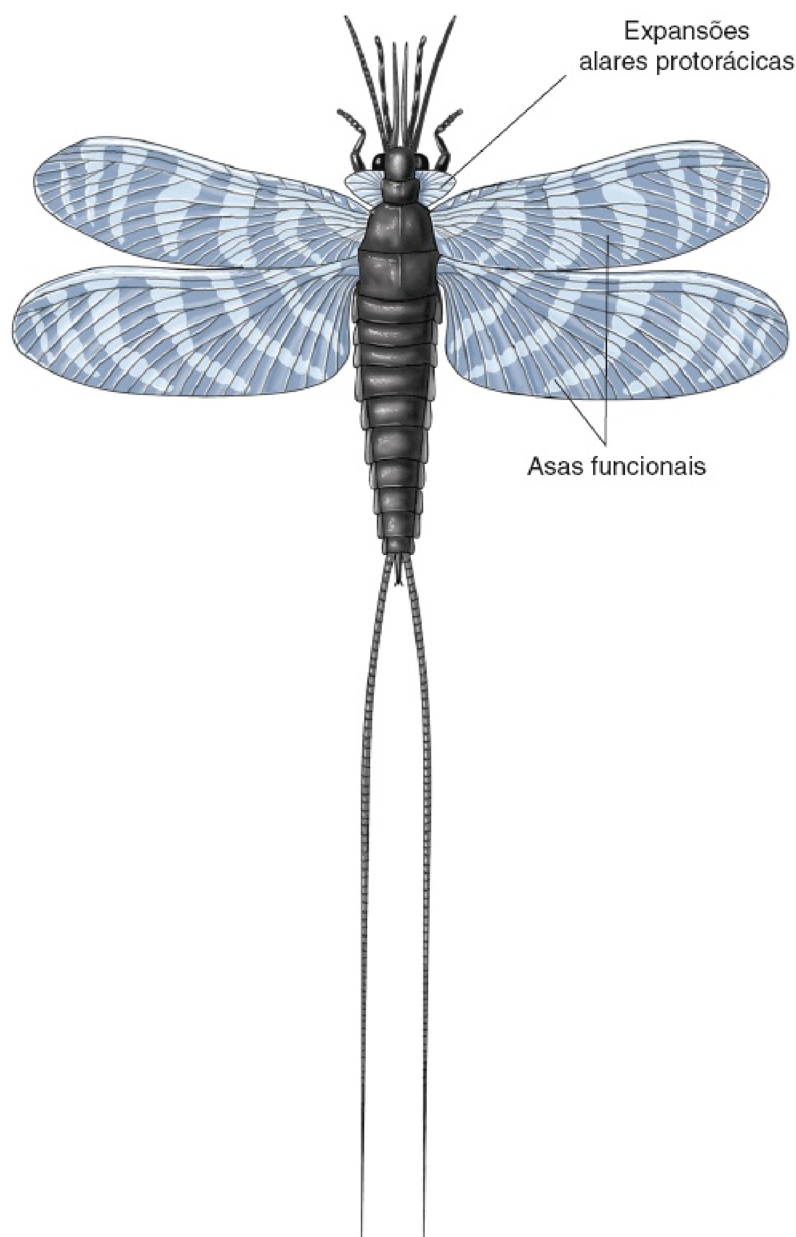


Figura 21.43 Um antigo inseto paleóptero, *Homolaneura joannae*, do Carbonífero Superior, ilustrando dois pares de asas funcionais, bem como um par de aletas protorácicas. Essas estão amplamente ligadas e com articulações como as asas mesotorácicas e metatorácicas de alguns insetos recentes. Antes do desenvolvimento de asas completamente funcionais, expansões alares móveis e articuladas nos três segmentos torácicos podem ter servido para a termorregulação e, finalmente, permitiram a evolução de expansões alares grandes o suficiente para sustentar o voo.

As propriedades adaptativas dos insetos foram enfatizadas durante todo este capítulo. Os caminhos e os intervalos de variação, ambos estrutural e fisiologicamente, têm sido inacreditavelmente variados. Seja em relação à área de *habitat*, adaptações para alimentação, meios de locomoção, reprodução, ou ao modo geral de vida, as conquistas adaptativas dos insetos são verdadeiramente notáveis.

Resumo

Os membros do subfilo Hexapoda têm apêndices unirremes e um par de antenas, um par de mandíbulas e dois pares de maxilas na cabeça. Os tagmas são cabeça, tórax e abdome. Os hexápodes apresentam três pares de pernas torácicas articuladas. Há duas classes: Entognatha e Insecta. Entognatha contém três ordens de animais minúsculos comumente habitantes de solo.

Insecta é a maior classe do maior filo do mundo. Os insetos têm peças bucais cujas bases estão fora da cápsula cefálica.

O sucesso evolutivo dos insetos nos *habitats* terrestres é amplamente explicado por características como as asas (presentes na maioria), sua cutícula à prova d’água e outros mecanismos para minimizar a perda de água e a habilidade de tornarem-se dormentes durante as condições adversas.

A maioria dos insetos apresenta dois pares de asas no tórax, embora alguns tenham um par, e alguns sejam, primitiva ou secundariamente, ápteros. Os movimentos das asas de alguns insetos são controlados por uma musculatura de voo direta, que se insere diretamente na base das asas no tórax, enquanto outros apresentam musculatura de voo indireta, que move as asas mudando a forma do tórax. Cada contração dos músculos sincrônicos de voo requer um impulso nervoso, enquanto os músculos assincrônicos de voo contraem-se muitas vezes para cada impulso nervoso.

Os hábitos alimentares variam bastante entre os insetos, e existe uma enorme variedade de especializações das peças bucais que refletem o tipo particular de hábito alimentar de um dado inseto. Os insetos respiram através de um sistema traqueal, que é um sistema de tubos que se abrem por espiráculos no tórax e no abdome. Os órgãos excretores são os túbulos de Malpighi que flutuam livremente na hemocele.

Os sexos dos insetos são separados, e a fertilização é geralmente interna. Quase todos os insetos passam por uma metamorfose durante seu desenvolvimento. Na metamorfose hemimetábola (gradual), os instares juvenis são denominados ninfas, e os adultos emergem na última muda da fase de ninfa. Na metamorfose holometábola (completa), a última muda larval dá origem a um estágio que não se alimenta (pupa). Um adulto alado emerge da última muda, feita pela pupa. Os dois tipos de metamorfose são controlados por hormônios.

Os insetos são importantes para o bem-estar do ser humano, particularmente porque polinizam alimentos vegetais e forrageiam plantações, controlam populações de outros insetos daninhos por meio da predação ou parasitismo e servem como alimento para outros animais. A entomologia forense faz uso da sucessão de insetos em corpos mortos para estimar a hora da morte. Muitos insetos são danosos aos interesses humanos porque infligem grande dano a culturas, alimentos, florestas, vestuário e propriedades, e muitos são vetores de importantes doenças que afetam os seres humanos e os animais domésticos.

Os hexápodes estão unidos aos crustáceos no clado Pancrustacea. Os entognatos formam ou se incluem no táxon-irmão dos insetos. Eles – assim como alguns insetos – são ápteros. O abdome dos insetos não apresenta pernas, as quais estão confinadas a cada um dos três segmentos torácicos. As asas dos insetos alados ancestrais podem ser derivadas de brânquias externas de ninfas ou adultos aquáticos, e pode ter existido um estágio no qual expansões dos tergitos (ou pró-asas), articuladas ou não, serviram para aumentar a eficiência da termorregulação comportamental até que fosse atingido um tamanho que formasse aerofólios eficientes para asas verdadeiramente funcionais.

A diversidade adaptativa e os números de espécies e indivíduos em Insecta são enormes.

Questões de revisão

1. Quais as características que distinguem os hexápodes de *todos* os outros artrópodes?
2. Como os insetos se distinguem dos outros hexápodes?
3. Explique por que a musculatura indireta de voo pode bater muito mais rapidamente que a direta.
4. Como os insetos se locomovem?
5. Quais são as partes principais do trato digestivo dos insetos e quais as funções de cada parte?
6. Descreva três tipos diferentes de peças bucais encontradas nos insetos, e diga como são adaptadas para a alimentação com diferentes tipos de alimento.
7. Descreva o sistema traqueal de um inseto típico e explique por que consegue funcionar eficientemente sem pigmentos para transportar oxigênio na hemolinfa. Por que um sistema traqueal não seria adequado a seres humanos?
8. Descreva o sistema excretor único que ocorre em insetos. Como o ácido úrico é formado?
9. Descreva os receptores sensoriais que os insetos utilizam para os vários estímulos.
10. Explique a diferença entre a metamorfose holometábola e a hemimetábola nos insetos, incluindo os estágios que ocorrem em cada uma.
11. Descreva o controle hormonal da metamorfose nos insetos, incluindo a ação de cada hormônio e onde cada um é produzido.
12. O que é diapausa e qual é seu valor adaptativo?
13. Descreva sucintamente três características dos insetos para evitar predação.
14. Descreva e dê um exemplo de cada uma das quatro maneiras pelas quais os insetos se comunicam uns com os outros.
15. Quais são as castas encontradas entre as abelhas e entre os cupins, e quais as funções de cada uma?

16. Quais são os mecanismos de determinação de castas nas abelhas e nos cupins?
17. O que é trofaláxis? Que função(ões) exerce nos cupins?
18. Dê o nome de várias formas pelas quais os insetos são benéficos aos seres humanos e várias formas pelas quais são danosos.
19. De que maneiras os insetos daninhos podem ser controlados? O que é controle integrado de pragas?
20. Quais são as características mais prováveis do ancestral comum mais recente dos insetos? Que linhagens principais descendem desse ancestral?
21. Qual é o cenário plausível para a evolução das asas e do voo nos insetos?

Para aprofundar seu raciocínio. Sob quais circunstâncias a seleção natural favoreceria a posse de um ciclo de vida holometábolo em vez de um ciclo de vida ametábolo ou hemimetábolo? Faça considerações sobre a disponibilidade de alimento, partes especializadas do corpo e a capacidade de dispersão na sua resposta.

Referências selecionadas

Arnett, R. H., Jr., and M. C. Thomas, eds. 2000. American beetles, vol. 1. Boca Raton, Florida, CRC Press.

Arnett, R. H., Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Franks, eds. 2002. American beetles, vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, Florida, CRC Press. *Esses dois volumes apresentam importantes detalhes recentes sobre as famílias de besouros americanos; a segunda edição do volume 1 (2001) traz acréscimos e correções.*

Beckage, N. E. 1997. The parasitic wasp's secret weapon. Sci. Am. **277:**82-87 (Nov.). *Essa vespa parasitoide carrega um vírus que invade o inseto hospedeiro quando a vespa pousa nos seus ovos, paralisando o hospedeiro.*

Berenbaum, M. R. 1995. Bugs in the system. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *Como os insetos afetam os humanos. Bem-escrito para um amplo público; altamente recomendado.*

Douglas, M. M. 1981. Thermoregulatory significance of thoracic lobes in the evolution of insect wings. Science **211:**84-86. *A evolução de asas torácicas fortemente presas pode ter aumentado o excesso de temperatura corporal em insetos primitivos sem asas em 55% acima daquelas formas sem asas. A expansão subsequente das asas para a termorregulação ambiental pode ter fornecido a etapa morfológica necessária para a evolução de asas funcionais.*

Downs, A. M. R., K. A. Stafford, and G. C. Coles. 1999. Head lice: Prevalence in schoolchildren and insecticide resistance. Parasitol. Today **15:**1-4. *Esse relatório aborda principalmente a Inglaterra, mas piolhos são os parasitas mais comuns entre as crianças em idade escolar na América.*

Engel, M. S., and D. A. Grimaldi. 2004. New light shed on the oldest insect. Nature **427:**627-630. *Mandíbulas fósseis do período Siluriano indicam que os insetos e os hexápodes entognatha evoluíram por volta desse período.*

Foret, S., R. Kucharski, M. Pellegrini, S. Feng, S. E. Jacobsen, G. E. Robinson, and R. Maleszka. 2012. DNA methylation dynamics, metabolic fluxes, gene splicing, and alternative phenotypes in honey bees. PNAS **109:**4968–4973. *Uma análise do papel da geleia real na determinação do fenótipo da abelha rainha.*

Glenner, H., P. F. Thomsen, M. B. Hebsgaard, M. V. Sorensen, and E. Willerslev. 2006. The origin of insects. Science **314**:1883–1884. *A origem dos insetos como crustáceos terrestres explica um aspecto enigmático do registro fóssil.*

Gullan, P. J., and P. S. Cranston. 2005. The insects: an outline of entomology, ed. 3. Malden, Massachusetts, Blackwell Publishing. *Um texto fácil de usar para entomologia geral com boas figuras, filogenias modernas e dados sobre biogeografia*.

Hayashi, A. M. 1999. Attack of the fire ants. Sci. Am. **280:**26, 28 (Feb.). *Formigas invadiram os Galápagos, a Melanésia e a África Ocidental, onde podem estar cegando elefantes e afetando o ecossistema.*

Heinrich, B., and H. Esch. 1994. Thermoregulation in bees. Am. Sci. **82:**164-170. *Adaptações comportamentais e fisiológicas para elevar ou reduzir a temperatura corporal permitem às abelhas sobreviverem em uma gama surpreendentemente ampla de temperaturas ambientais.*

Hölldobler, B. H., and E. O. Wilson. 1990. The ants. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *A história fascinante da orginação social das formigas.*

Johnson, N. F., and C. Triplehorn. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects, ed. 7. Belmont, California,

Brooks/Cole Publishing Company. *Um texto de referência para o estudo dos insetos; os códigos estão incluídos, mas alguns requerem conhecimento especializado das características morfológicas. Consulte Arnett e Thomas para códigos das famílias de besouros americanas*.

Kingsolver, J. G., and M. A. R. Koehl. 1985. Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. Evolution **39**(3):488-504. *Este trabalho fornece uma hipótese termorregulatória proposta por Douglas, mostrando que as asas tanto abordam o benefício máximo para regulação da temperatura como também alcançam o tamanho mínimo necessário para voo livre ou de padrão vibratório.*

Kukalova-Peck, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. Journal of Morphology **156:**53-126. *Uma análise completa da evidência paleontológica dos insetos paleópteros e uma nova análise dos estágios que podem levar à evolução das asas e à metamorfose dos insetos.*

Levine, M. 2002. How insects lose their limbs. Nature **415:**848-849. *Um produto do gene* Hox *no abdome dos insetos inibe a ação de outro produto do gene que é necessário para formação do membro.*

Milius, S. 2007. Not-so-elementary bee mystery. Science News **172**:56. *Um breve resumo da pesquisa sobre a desordem do colapso da colônia de abelhas.*

Raff, R. A. 1996. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago, University of Chicago Press. *Inclui um ótimo conteúdo sobre como as asas dos insetos podem ter evoluído.*

Regier, J. C., J. W. Shultz, and R. E. Kambic. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. **272:**395-401. *Os hexápodes estão estreitamente relacionados aos Branchiopoda, Cephalocarida e Remipedia.*

Topoff, H. 1990. Slave-making ants. Am. Sci. **78:**520-528. *Um tipo impressionante de parasitismo social no qual determinadas espécies de formigas atacam as colônias de espécies relacionadas, raptam suas pupas e as exploram para que façam todo o trabalho na colônia do hospedeiro.*

Westneat, M. W., O. Betz, R. W. Blob, K. Fezzaa, W. J. Cooper, and W. Lee. 2003. Tracheal respiration in insects visualized with synchrotron X-ray imaging. Science **299:**558-560. *A traqueia comprime-se ativamente, exalando ar, mas se expande passivamente.*

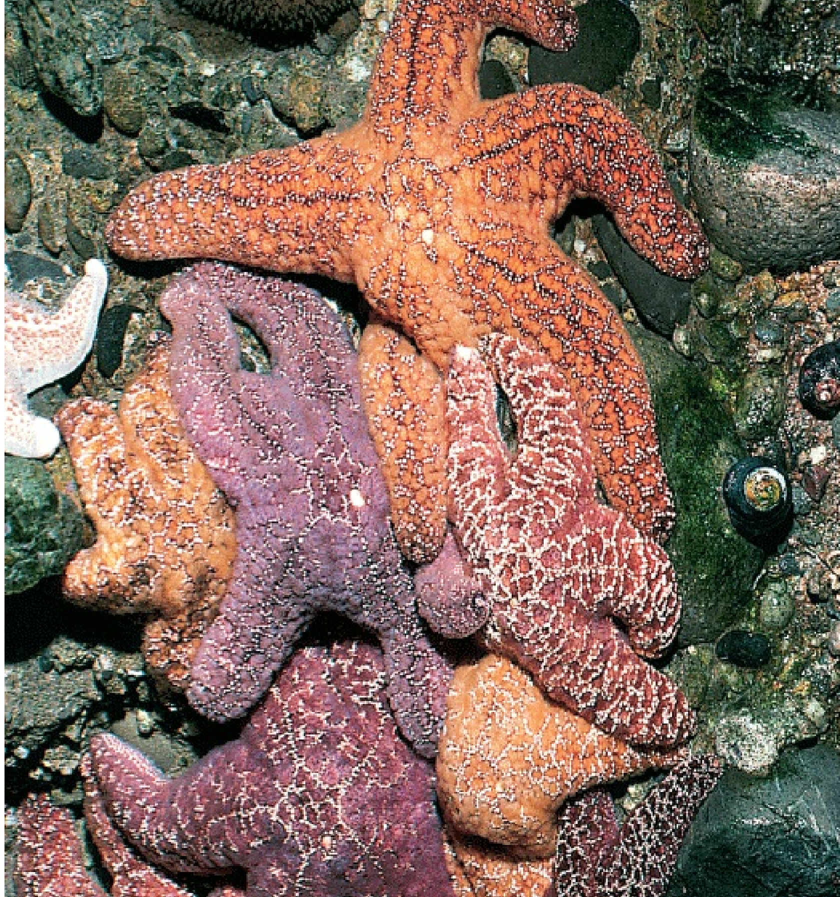
Whiting, R. 2004. Phylogenetic relationships and evolution of insects, pp. 330-344. In J. Cracraft and M. J. Donoghue, eds., Assembling the tree of life. New York, Oxford University Press. *Uma discussão detalhada sobre a hipótese atual para a evolução dos insetos, incluindo a sugestão de que os hexápodes entognatha não formam um grupo monofilético, ao contrário das formas ectognatha*.

[1] Galant, R. and S.B. Carroll. 2002. Evolution of a transcriptional repression domain in an insect Hox protein. Nature **415:**910-913.

[2] Ronshaugen, M., N. McGinnis, and W. McGinnis. 2002. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. Nature **415:**914-917.

CAPÍTULO 22

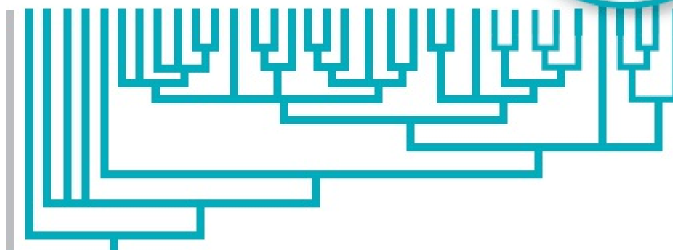
Quetognatos, Equinodermos e Hemicordados



Um agrupamento de estrelas-do-mar (*Pisaster ochraceus*) acima da linha da água na maré baixa.

- **FILO CHAETOGNATHA**
- **FILO XENOTURBELLIDA**
- **CLADO AMBULACRARIA**
  - Filo Echinodermata
  - Filo Hemichordata





Um design intrigante para o zoólogo

Libbie Hyman, uma notável zoóloga americana, uma vez referiu-se aos equinodermos como um “grupo nobre especialmente desenhado para intrigar o zoólogo”. Com uma combinação de características que deleitariam o mais ávido leitor de ficção científica, os equinodermos parecem confirmar a observação de Lorde Byron de que

É estranho – mas verdadeiro;
pois a verdade é sempre estranha;
Mais estranha que a ficção.

A despeito do valor adaptativo da bilateralidade para os animais de vida livre e dos méritos da simetria radial para os animais sésseis, os equinodermos confundem as regras ao tornarem-se de vida livre , mas radiais. Não há dúvida de que eles evoluíram de um ancestral bilateral, pois suas larvas são bilaterais. Eles sofrem uma metamorfose bizarra: transformam-se em um adulto radial em que há uma reorientação em 90° no eixo corporal.

Um compartimento do celoma foi transformado nos equinodermos em um sistema vasculoaquoso que usa a pressão hidráulica para operar uma multitude de diminutos pés tubulares, usados para obter alimento e se locomover. Os ossículos dérmicos podem se fundir para prover o equinodermo com uma armadura ou ser reduzidos a corpos microscópicos. Muitos equinodermos têm miniaturas de pinças mandibulares (as pedicelárias) espalhadas na superfície do corpo, frequentemente pedunculadas e, às vezes, equipadas com glândulas de veneno.

Tal constelação de características é única no reino animal. A despeito da grande quantidade de pesquisa devotada a eles, estamos ainda longe de compreender muitos dos aspectos da biologia dos equinodermos. Mesmo a posição do eixo corporal anteroposterior, uma característica tão óbvia na maioria dos outros animais, foi difícil de discernir nos equinodermos.

Os metazoários triploblásticos são divididos em dois grandes clados: Protostomia e Deuterostomia. Os clados são caracterizados por uma combinação de caracteres morfológicos e moleculares, com conjuntos de características morfológicas observáveis já no início do desenvolvimento. Os caracteres clássicos relativos ao desenvolvimento associados aos protostômios são clivagem espiral ou em mosaico; formação da boca a partir do blastóporo embrionário (protostomia); e a formação de um celoma por esquizocelia, quando presente (ver Capítulo 8). As características clássicas do desenvolvimento deuterostômio são clivagem regulativa radial; formação da boca a partir de uma segunda abertura (deuterostomia); e formação do celoma por enterocelia (ver Capítulo 8). Todos os deuterostômios são celomados, exceto *Xenoturbella*.

Os membros de alguns filos apresentam todos os caracteres de desenvolvimento em cada conjunto: anelídeos e moluscos marinhos são protostômios clássicos, e equinodermos são deuterostômios clássicos. Contudo, leitores dos capítulos precedentes precisam estar atentos para o fato de que alguns táxons, como os problemáticos lofoforados, não mostram todas as características de protostômios.

Apesar do progresso feito em traçar a evolução dos animais, há alguns filos cujos planos corporais parecem representar uma estratégia de “misturar e combinar”; eles têm tanto características dos protostômios como dos deuterostômios. Os lofoforados já foram mencionados, e agora incluímos outro filo, Chaetognatha, cuja posição evolutiva tem sido muito debatida. Os quetognatos são predadores marinhos pelágicos comumente chamados de “vermes-seta”. Eles são um grupo anscestral, com representantes entre os fósseis de *Burgess Shale*, portanto com mais de 500 milhões de anos. As formas fósseis são notavelmente similares às formas modernas no que se refere à aparência externa. Esse filo fascinante tem sido colocado em Deuterostomia, em Protostomia, e até fora desses dois grupos.

Nós consideramos Chaetognatha como um grupo externo aos clados dos protostômios e deuterostômios (ver cladograma na contracapa e na Figura 22.1), na dependência de novos estudos. Os quetognatos são discutidos neste capítulo, seguidos pelos três filos deuterostômios, Xenoturbellida, Echinodermata e Hemichordata. Os dois últimos são agora considerados táxons-irmãos no clado Ambulacraria (Figura 22.1).

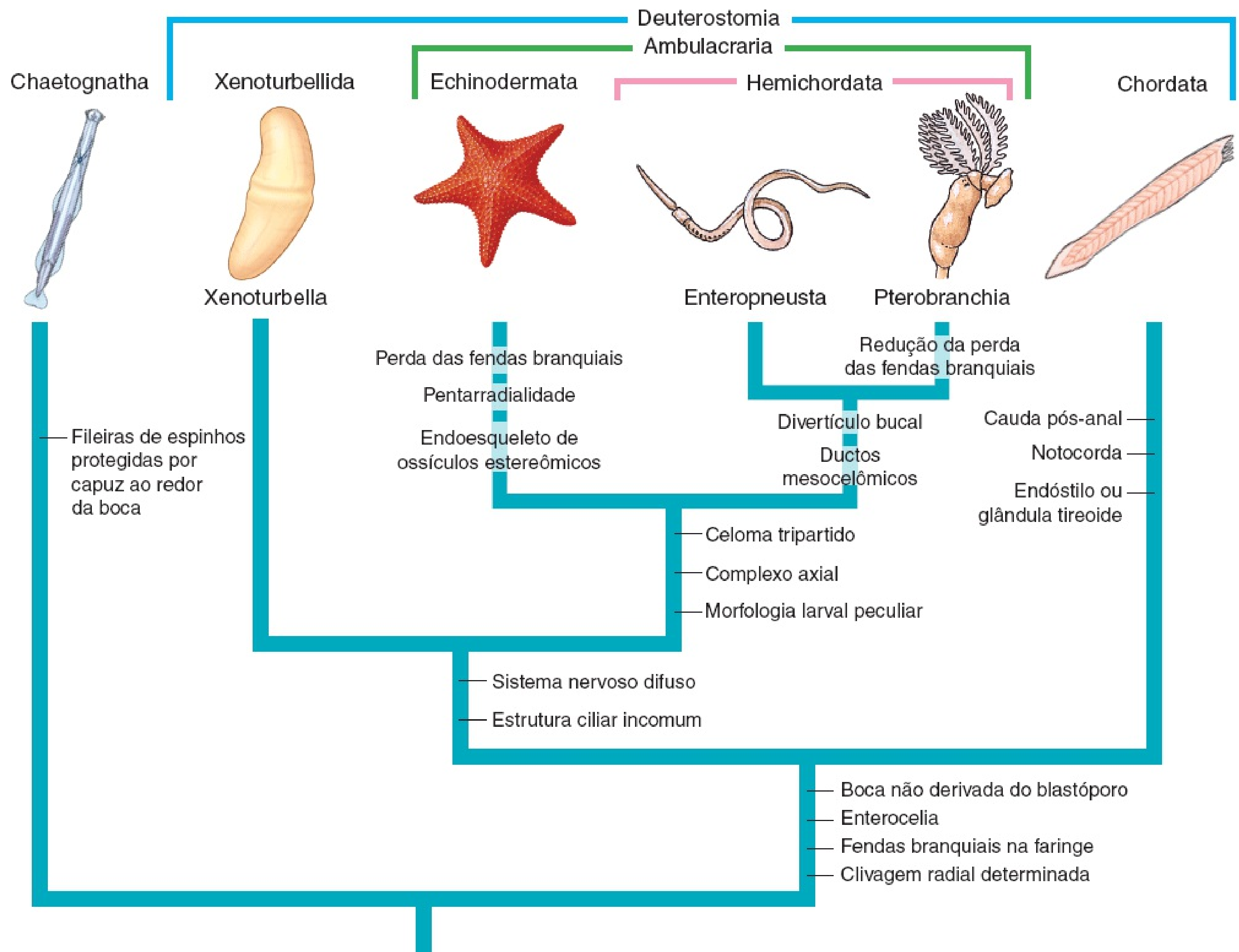


Figura 22.1 Cladograma mostrando relações hipotéticas entre os filos deuterostômios. Baseado nessa hipótese, o deuterostômio ancestral era uma forma bentônica marinha, com fendas branquiais, possivelmente similar a Enteropneusta. As fendas branquiais aparentemente estavam presentes no ramo dos equinodermos, mas foram perdidas nos equinodermos modernos. Embora essa relação seja amplamente aceita nos dias de hoje, alguns autores preferem a hipótese alternativa segundo a qual hemicordados e cordados formam um clado, baseado no compartilhamento de fendas branquiais e tubo nervoso dorsal oco.

FILO CHAETOGNATHA

Um nome comum para os quetognatos é "vermes-seta". Eles são todos animais marinhos, e a maior parte deles é altamente especializada para a vida no plâncton. O nome Chaetognatha (Gr. *chaitē,* cabelo solto longo, + *gnathos*, mandíbula) refere-se às cerdas curvas sobre cada lado da boca. O grupo não é grande, conhecendo-se apenas cerca de 100 espécies. Seus corpos pequenos e retilíneos lembram miniaturas de torpedos ou dardos, variando de menos de 1 a cerca de 12 cm de comprimento (Figura 22.2).

Com exceção de *Spadella* (Gr. *spadix,* fronde de palmeira, + *ella*, sufixo diminutivo), um gênero bentônico, e umas poucas espécies que vivem próximo ao leito do mar profundo, os quetognatos são todos adaptados à vida planctônica. Geralmente, eles nadam para a superfície à noite e retornam para o fundo de dia. Grande parte do tempo, eles afundam passivamente, mas podem arrancar velozmente para frente, usando a nadadeira caudal e músculos longitudinais – um fator que, sem dúvida, contribui para o seu sucesso como predadores planctônicos. As nadadeiras horizontais margeando o tronco servem basicamente como estabilizadores e são usadas na flutuação mais que na natação ativa.

FORMA E FUNÇÃO

Os quetognatos não são segmentados, e seu corpo diferencia-se em cabeça, tronco e cauda pós-anal (Figura 22.2A). Abaixo da cabeça, há uma grande depressão, o vestíbulo, que leva à boca. O vestíbulo tem dentes e é flanqueado em ambos os lados por espinhos quitinosos curvos, usados para agarrar a presa. Um par de olhos localiza-se dorsalmente. Um capuz peculiar formado a partir de uma dobra do pescoço pode ser distendido para frente cobrindo a cabeça e os espinhos. Ao capturar a presa, o quetognato retrai o capuz; os dentes e os espinhos de captura afastam-se e rapidamente se fecham. Os quetognatos são predadores vorazes, alimentando-se de animais planctônicos, especialmente copépodes, mas incluem uma variedade de outros crustáceos planctônicos, pequenos peixes e mesmo outros quetognatos (Figura 22.2B). Quando abundantes, como costuma acontecer, eles podem ter um impacto ecológico considerável. Muitas espécies são altamente móveis e quase transparentes, características provavelmente de valor adaptativo à sua condição de predadores planctônicos.

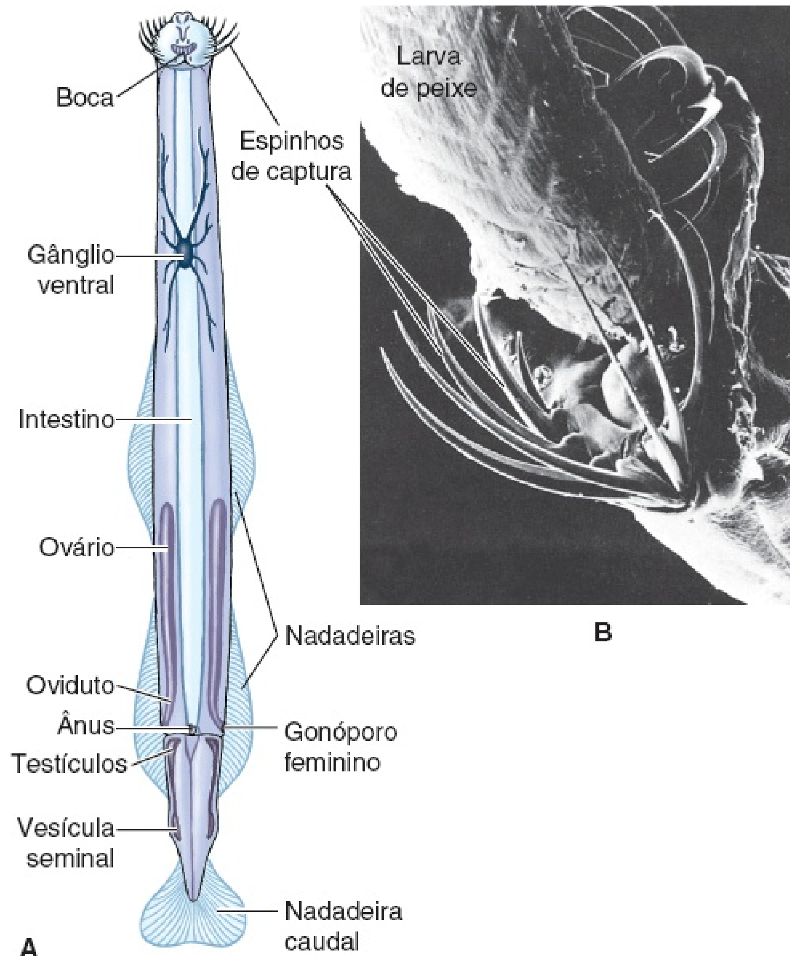


Figura 22.2 Verme-seta. **A.** Estrutura interna de *Sagitta*. **B.** Micrografia eletrônica de varredura de um quetognato jovem, *Flaccisagitta hexaptera* (35 mm de comprimento), comendo uma larva de peixe.

Uma fina cutícula reveste o corpo, e a epiderme é uniestratificada, exceto lateralmente, onde é estratificada e forma uma camada espessa. Os quetognatos são os únicos invertebrados com epiderme estratificada.

Os quetognatos têm um aparelho digestivo completo e celoma bem desenvolvido. O celoma é usado como um esqueleto hidrostático. Há um sistema nervoso com um anel nervoso que conecta o gânglio cerebral acima do esôfago a vários gânglios laterais e a um grande gânglio ventral. Os órgãos sensoriais incluem olhos, cerdas sensoriais e, possivelmente, uma alça ciliada em forma de U peculiar, que se estende sobre o pescoço a partir da parte posterior da cabeça. A função exata dessa alça permanece desconhecida, mas ela pode detectar vibrações ou correntes de água, ou pode ser quimiossensorial. Os quetognatos usam vibrações das cerdas sensoriais para detectar a presa. Não há sistemas respiratórios nem excretores, e tais processos acontecem apenas por difusão. Um sistema hemal frouxamente organizado foi descrito.

Os quetognatos são hermafroditas com autofecundação ou fecundação recíproca. Os ovos de *Sagitta* (L. seta) têm uma cobertura gelatinosa e são planctônicos. Os ovos de outros quetognatos podem ser liberados para afundar até o substrato durante seu desenvolvimento, anexados a objetos estacionários, ou presos à superfície do corpo parietal, sendo dessa forma carregados enquanto se desenvolvem. O desenvolvimento é direto, sem metamorfose.

A embriogênese de quetognato sugere afinidades deuterostômias. A boca não se origina a partir do bastóporo, e o celoma se desenvolve por enterocelia. Contudo, a exata natureza da formação do celoma continua discutível. Alguns autores consideram a formação embrionária do celoma como sendo claramente enterocélica; outros argumentam que ela difere daquela dos deuterostômios típicos porque seu celoma é formado por uma extensão para trás a partir do arquêntero, em vez de produzir sacos celômicos pinçados. Não há peritônio verdadeiro revestindo o celoma.

Os quetognatos foram descritos como tendo um celoma tripartido, como aquele presente nos integrantes de Ambulacraria, mas aparentemente a terceira parte do celoma é meramente uma partição entre as gônadas masculinas e femininas nesses hermafroditas.

As descrições antigas da clivagem de Chaetognatha referem-se a ela como radial, completa e igual, mas estudos mais recentes contestam tal descrição, sugerindo, ao contrário, que os planos de clivagem em embriões na fase de quatro células são semelhantes àqueles de crustáceos e nematódeos (ver Capítulo 8 para uma discussão sobre clivagem).

Os quetognatos e os nematódeos não têm músculos circulares e têm um arranjo semelhante de músculos longitudinais. Algumas filogenias baseadas em sequências de nucleotídios colocam os quetognatos em Ecdysozoa, mas não há evidências de que a fina cutícula sofra mudas.

Um estudo filogenético usando genes *Hox* como caracteres sugeriu que os quetognatos derivaram da linhagem dos metazoários antes da separação do clado protostômio/deuterostômio. Algumas filogenias colocam os quetognatos dentre os protostômios como o táxon-irmão de todos os outros membros do grupo. As características dos protostômios apresentadas nos animais adultos incluem um cordão nervoso ventral. Os caracteres dos adultos e os dados de sequências de nucleotídios contrapõem-se com dados de desenvolvimento, de modo que a posição evolutiva dos quetognatos permanece incerta.

FILO XENOTURBELLIDA

É surpreendente que um filo deuterostômio possa ser proposto nos dias de hoje, porque todos os outros têm um extenso registro fóssil e estão muito bem estudados. Os animais ciliados, vermiformes e amarelados desse filo foram primeiramente descritos em 1949, mas foi demorado posicioná-los taxonomicamente. Eles já foram colocados dentre os platelmintos turbelários (daí o nome) bem como em Mollusca.

Xenoturbellida contém um único gênero, *Xenoturbella*, com duas espécies: *Xenoturbella bocki* e *X. westbladi*. Os animais alcançam comprimentos de 3 cm e larguras próximas de 0,5 cm, e vivem na lama do Mar do Norte. Eles se alimentam de bivalves e seus ovos.

O corpo tem poucas características morfológicas, mas dois sulcos são visíveis externamente: um é anelar, na metade do corpo, e o segundo situa-se lateralmente. Os sulcos podem ter função sensorial porque revestem espessamentos da rede nervosa difusa. O corpo não é cefalizado. A boca abre-se no meio da superfície ventral achatada; ela leva a um trato digestivo de fundo cego. Há quatro camadas de tecido, incluindo uma camada muscular com músculos longitudinais, circulares e radiais. Faltam gônadas estruturadas, mas ocorre reprodução sexuada. As descrições de gametas e larvas podem esclarecer as relações entre *Xenoturbella* e os outros deuterostômios.

Esse animal pertence aos Deuterostomia? Estudos sobre os genes mitocondriais e a ordem do gene afirmam que sim, mas, em algumas filogenias moleculares, os platelmintos acelomados e o filo Xenoturbellida formam um clado. Em alguns casos, esse clado é colocado na base dos Bilateria e, em outros, o clado inteiro é colocado nos deuterostômios. A colocação dos *Xenoturbella* como táxon-irmão de Ambulacraria (ver adiante) baseia-se na presença compartilhada de estruturas ciliadas incomuns e sistema nervoso difuso. Se essa posição for sustentada por estudos futuros, precisamos assumir que muitas características ancestrais foram perdidas em *Xenoturbella*.

CLADO AMBULACRARIA

Ambulacraria é um superfilo que contém dois filos deuterostômios: Echinodermata e Hemichordata (Figura 22.1). Os equinodermos, incluindo as estrelas-do-mar, ofiuroides e pepinos-do-mar, são animais familiares a muitas pessoas, mas os hemicordados, incluindo enteropneustos e pterobrânquios, são muito menos familiares. Além dos caracteres deuterostômios clássicos, os membros de Ambulacraria compartilham celoma dividido em três partes (tripartido), formas larvais similares e um complexo axial (um metanefrídio altamente especializado).

FILO ECHINODERMATA

Os equinodermos são formas marinhas e incluem as estrelas-do-mar, ofiuroides, ouriços-do-mar, pepinos-do-mar e os lírios-do-mar. Eles representam um grupo bizarro bastante distinto dos demais animais. O nome Echinodermata (L. *echinatus,* espinhoso, + Gr. *derma*, pele, + *ata*, caracterizado por) é derivado da presença de espinhos ou protuberâncias externos. Todos os membros do filo têm um endoesqueleto calcário na forma de placas ou representado por diminutos ossículos.

As características mais evidentes dos equinodermos são (1) endoesqueleto espinhoso em placas, (2) sistema hidrovascular, (3) pedicelárias, (4) brânquias dérmicas e (5) simetria pentarradial básica nos adultos. Nenhum outro grupo, com tal sistema de órgãos complexo, tem simetria radial.

Os equinodermos são um grupo antigo de animais conhecidos desde o período Cambriano. A descoberta recente dos equinodermos adultos bilateralmente simétricos a partir da metade do ínicio do Cambriano (Europa) indica que a simetria pentarradial é derivada. Os biólogos há muito assumiram um ancestral bilateral devido às larvas dos equinodermos serem bilateralmente simétricas, apesar da ausência de evidências. As formas bilaterais antigas recentemente descobertas eram saprófitos bentônicos. A maioria dos fósseis dos equinodermos era de formas fixas (sésseis) com simetria radial. Assim, o plano corporal dos equinodermos atuais parece ter sido derivado daquele que era fixo ao fundo do mar, tinha simetria radial e sulcos radiais (ambulacros) para a coleta de alimento e uma superfície oral voltada para cima. Os equinodermos fixos provavelmente foram uma vez dominantes, mas somente cerca de 80 espécies, todas da classe Crinoidea, ainda vivem (Figura 22.3). Estranhamente, as condições têm favorecido a sobrevivência de seus descendentes de vida livre, embora ainda sejam bem radiais e dentre eles estejam alguns dos mais abundantes animais marinhos. Contudo, na exceção que confirma a regra (que a bilateralidade é adaptativa para animais de vida livre), ao menos três grupos de equinodermos (pepinos-do-mar e dois grupos de ouriços-do-mar) evoluíram secundariamente uma organização bilateral superficial (embora permaneça neles a organização pentarradial do esqueleto e da maior parte dos sistemas de órgãos).

A maior parte dos equinodermos não osmorregula (ver Capítulo 30), e, assim, raramente se aventuram para dentro de águas salobras. Eles ocorrem em todos os oceanos do mundo e em todas as profundidades, desde a região entremarés até a região abissal. Frequentemente, os animais mais comuns no mar profundo são equinodermos. A espécie mais abundante encontrada na fossa das Filipinas (10.540 m) era um pepino-do-mar. Os equinodermos são praticamente todos habitantes do fundo, embora haja poucas espécies pelágicas.

Nenhum equinodermo é parasito, mas alguns são comensais. Por outro lado, uma ampla variedade de outros animais vive dentro ou sobre equinodermos, incluindo algas, protozoários, ctenóforos, turbelários, cirripédios, copépodes, decápodes, gastrópodes, bivalves, poliquetas e peixes comensais ou parasitos e outros equinodermos.

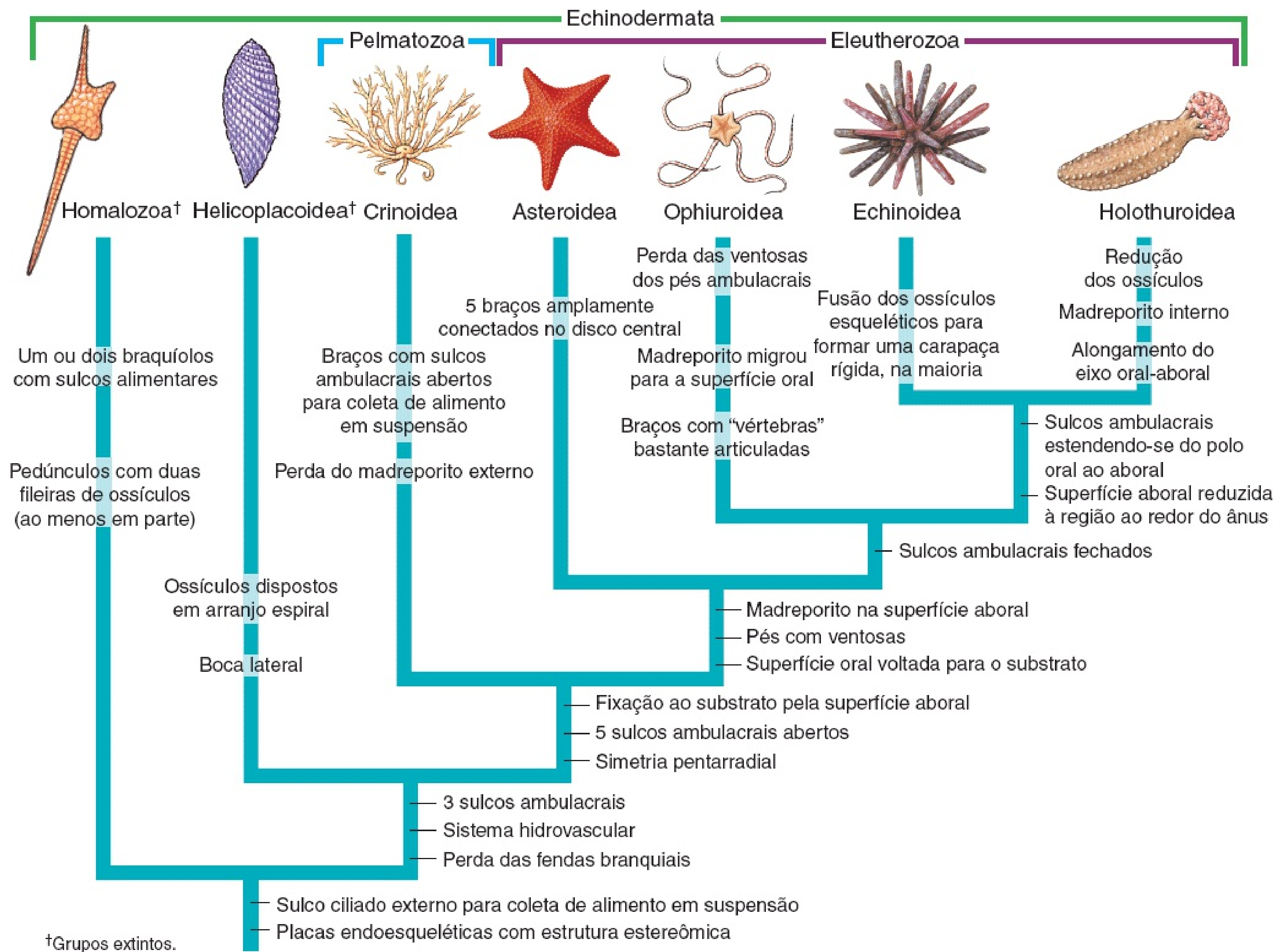


Figura 22.3 Cladograma mostrando as relações hipotéticas entre grupos de equinodermos. Os extintos Homalozoa (carpoides), que não tinham simetria radial, mas eram dotados de placas endoesqueléticas estereômicas, representam uma primeira divisão a partir do ancestral equinodermo. Os extintos helicoplacoides tinham três sulcos ambulacrais que davam voltas no corpo em espiral, e parecem ser o grupo-irmão dos equinodermos modernos. A evolução da simetria pentarradial foi uma adaptação ao modo de vida séssil e é uma sinapomorfia dos equinodermos modernos. O cladograma apresentado aqui mostra os ofiuroides como tendo se originado separadamente dos asteroides, após a evolução dos sulcos ambulacrais fechados; a possessão de cinco braços teria se originado independentemente nesses grupos. Em um cenário alternativo, também bem apoiado, Asteroidea e Ophiuroidea são unidos em um clado, com os cinco braços sendo uma sinapomorfia e a evolução independente dos sulcos ambulacrais fechados em ofiuroides e no ancestral comum dos equinoides e holoturoides.

Os asteroides, ou estrelas-do-mar (Figura 22.4), são geralmente encontrados sobre superfícies duras, rochosas, mas numerosas espécies vivem na areia ou em substratos moles. Algumas espécies comem partículas, mas muitas são predadoras, alimentando-se particularmente de presas sésseis ou sedentárias, visto que o deslocamento das estrelas-do-mar é relativamente lento.

Os ofiuroides – estrelas quebradiças ou estrelas-serpentes (Figuras 22.14 e 22.17) – são de longe os mais ativos dentre os equinodermos; movem-se contorcendo seus braços musculares articulados, em vez de caminhar com pés tubulares. Umas poucas espécies foram relatadas como sendo capazes de nadar e outras de cavar. Podem pastar, comer carniça e/ou depósitos, filtrar a água ou ainda ser predadoras. Algumas são comensais de grandes esponjas, em cujos canais aquíferos podem viver

em grandes números.

Os holoturoides ou pepinos-do-mar (Figura 22.24) são amplamente prevalentes em todos os mares. Muitos habitam fundos arenosos ou ricos em matéria orgânica, onde se escondem. Comparados com outros equinodermos, os holoturoides são bastante alongados no eixo oral-aboral. Eles ficam com esse eixo orientado mais ou menos paralelamente ao substrato, deitados sobre um dos lados. A maior parte deles é comedora de suspensões ou de depósito.

Os equinoides, ou ouriços-do-mar (Figura 22.18), estão adaptados a viver sobre o fundo do mar e sempre têm sua superfície oral em contato com o substrato. Os ouriços regulares, que são radialmente simétricos, alimentam-se principalmente de algas ou detritos, enquanto os irregulares, que são secundariamente bilaterais, comem partículas pequenas. Os ouriços "regulares" preferem substratos duros; já as bolachas-da-praia e os ouriços Spatangoida (ouriços "irregulares") são geralmente encontrados na areia.

Os crinoides (Figura 22.29) distendem seus braços para fora e para cima como pétalas de uma flor, e alimentam-se de plâncton e partículas em suspensão. A maioria das espécies vivas passa a maior parte do tempo no substrato, presas por apêndices aborais chamados de cirros.

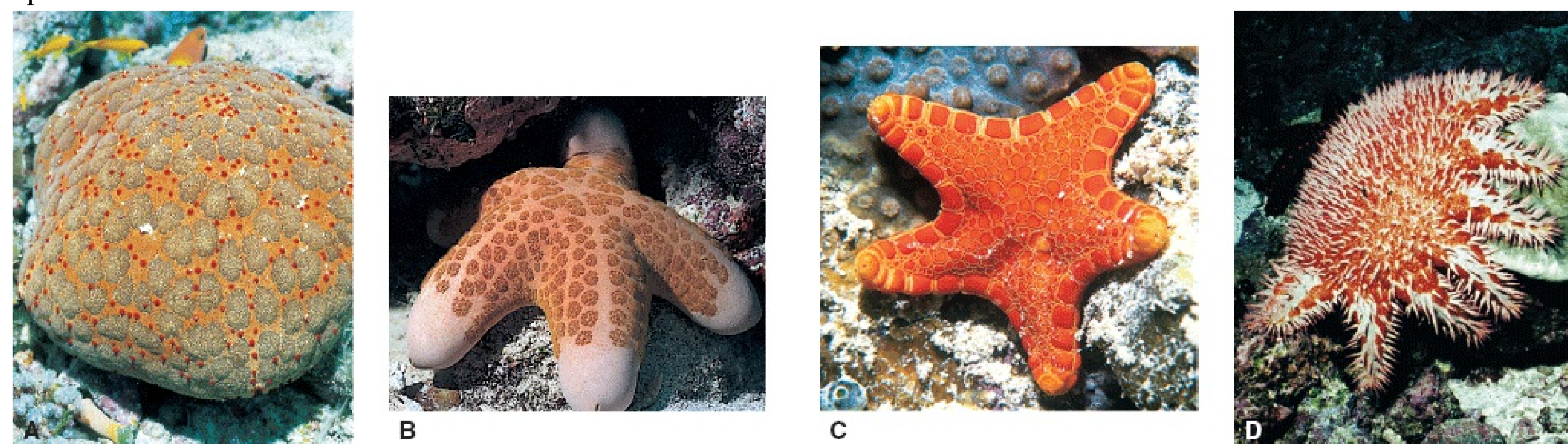


Figura 22.4 Algumas estrelas-do-mar (classe Asteroidea) do Pacífico. **A.** *Culcita navaeguineae* preda pólipos de corais e também come outros pequenos organismos e detritos. **B.** *Choriaster granulatus* vasculha por animais mortos em recifes de áreas rasas do Pacífico. **C.** *Tosia queenslandensis* do Sistema da Grande Barreira de Corais pasta organismos incrustantes. **D.** *Acanthaster planci* é um importante predador de corais (ver adiante).

Devido ao aspecto espinhoso de sua estrutura, os equinodermos não são frequentemente comidos por outros animais – exceto outros equinodermos (estrelas-do-mar). Alguns peixes têm dentes fortes e outras adaptações que os capacitam a predar equinodermos. Uns poucos mamíferos, como as lontras marinhas, alimentam-se de ouriços. Ao redor do mundo, os humanos apreciam gônadas de ouriços-do-mar, cruas ou assadas sobre metades da carapaça. A *trepang*, a parede do corpo cozida e rica em proteínas de certas espécies grandes de pepinos-do-mar, é uma especialidade em muitos países do leste asiático. Infelizmente, a pesca intensiva dos pepinos, frequentemente ilegal, tem diminuído suas populações em muitas áreas tropicais. No entanto, métodos de aquacultura estão sendo desenvolvidos e a criação de pepinos-do-mar tem se tornando cada vez mais comum pelo mundo. Há criações no Alasca, na Austrália, na China, no Japão, nas Filipinas, na Nova Caledônia, na Nova Zelândia e no México, bem como em outros lugares.

As estrelas-do-mar comem uma variedade de moluscos, crustáceos e outros invertebrados. Em algumas áreas, elas podem desempenhar um importante papel ecológico como um carnívoro de topo em uma comunidade. Seu principal impacto econômico é sobre ostras e outros bivalves. Uma única estrela pode comer até uma dúzia deles em um dia. Para limpar os bancos de mariscos dessas pragas, cal virgem é às vezes espalhada sobre áreas onde elas abundam. A cal danifica a epiderme delicada, destruindo as brânquias dérmicas e, finalmente, o próprio animal. Infelizmente, outros invertebrados de corpo mole são também afetados. Contudo, as ostras permanecem com suas conchas hermeticamente fechadas até que a cal seja degradada.

Características do filo Echinodermata

- **Sistema hidrovascular** único, derivado do celoma, estende-se a partir da superfície do corpo como uma série de projeções em forma de tentáculos (**pódios ou pés tubulares**), protraídos pelo aumento da pressão sobre o fluido existente dentro deles; abertura para o exterior (**madreporito** ou **hidroporo**)

geralmente presente

- Vivem em *habitats* marinhos
- Táxons de vida livre
- Corpo sem segmentação (não metamerizado), com **simetria pentarradial**; corpo arredondado, cilíndrico ou em forma de estrela, com cinco ou mais áreas radiais, ou **ambulacros**, alternando-se com áreas interambulacrais; cabeça ausente
- Corpo triploblástico
- Celoma amplo, formando a cavidade perivisceral e a cavidade do sistema hidrovascular; celoma do tipo enterocélico; fluido celômico com amebócitos
- **Endoesqueleto** de **ossículos calcários dérmicos** com **espinhos** ou de **espículas** calcárias na derme; coberto com epiderme (ciliada, na maioria); **pedicelárias** (em alguns)
- Sistema digestivo geralmente completo; axial ou convoluto; ânus ausente em ofiuroides
- Elementos esqueléticos conectados por ligamentos de tecido colagenoso mutável sob controle nervoso, ligamentos podem ser travados em uma postura rígida ou relaxados para permitir movimento livre à vontade; locomoção por **pés tubulares**, que se projetam de **áreas ambulacrais**, por movimento de espinhos ou dos braços, os quais se projetam a partir do disco central do corpo
- Sistema nervoso composto de anel circum-oral e nervos radiais; geralmente duas ou três redes localizadas em diferentes níveis no corpo, variando em graus de desenvolvimento de acordo com o grupo
- **Sem cérebro**; poucos órgãos sensoriais especializados; sistema sensorial de receptores químicos e táteis, pés ambulacrais, tentáculos terminais, fotorreceptores e estatocistos
- Grande capacidade de realizar autotomia e, depois, regeneração de partes perdidas; reprodução assexuada por fragmentação em alguns
- Sexos separados (exceto uns poucos hermafroditas) com gônadas grandes, ímpares em holoturoides, mas múltiplas na maioria; ductos simples, sem aparelho copulador elaborado nem estruturas sexuais secundárias. Fertilização geralmente externa; ovos incubados em alguns; desenvolvimento através de **estágios larvais bilaterais livre-nadantes** (alguns com desenvolvimento direto); metamorfose para forma adulta ou subadulta radial; clivagem radial e desenvolvimento regulativo
- Órgãos excretores ausentes
- Respiração através de **pápulas, pés tubulares, árvore respiratória** (holoturoides) e **bursas** (ofiuroides)
- Sistema circulatório **(sistema hemal)** muito reduzido, participando pouco ou nada da circulação, e envolto por extensões celomáticas **(seios periemais)**; circulação principal dos fluidos corporais (fluidos celômicos) por cílios peritoneais

Os equinodermos têm sido amplamente usados em estudos de desenvolvimento porque seus gametas são geralmente abundantes e fáceis de obter e criar em laboratório. Os cientistas podem seguir os estágios embrionários com grande exatidão. Nós sabemos mais a respeito da biologia molecular do desenvolvimento do ouriço-do-mar do que da maioria de qualquer outro sistema embrionário. A partenogênese artificial foi observada pela primeira vez em ovos de ouriço-do-mar, quando foi descoberto que, por tratar ovos com água do mar hipertônica ou submetê-los a diversos outros estímulos, o desenvolvimento acontecia sem esperma.

Classe Asteroidea

As estrelas-do-mar ilustram muito bem as características básicas da estrutura e função dos equinodermos. Há cerca de 1.500 espécies atuais, e são fáceis de obter. Assim, trataremos delas primeiro e, depois, comentaremos sobre as diferenças principais mostradas pelos outros grupos.

As estrelas-do-mar são comuns ao longo da linha da costa, onde grandes números delas podem agregar-se sobre rochas. Às vezes elas se seguram de uma forma tão firme ao substrato que são difíceis de desalojar sem arrebentar alguns pés tubulares. Elas também vivem em substratos lamosos ou arenosos e entre recifes de coral. Elas são frequentemente coloridas de forma brilhante, com tamanho variando de 1 cm até quase 1 m em diâmetro. *Asterias* (Gr. *asteros*, uma estrela, ver foto no início deste capítulo) é um gênero comum na costa leste dos EUA, e é frequentemente estudada em laboratórios de zoologia.

Pisaster (Gr. *pisos*, uma ervilha, + *asteros*, estrela) é comum na costa oeste dos EUA, como é *Dermasterias* (Gr. *dermatos*, pele, couro, + *asteros*, estrela).

Forma e função

Caracteres externos. As estrelas-do-mar têm um disco central que se funde gradualmente com os braços, os quais se afilam em direção a suas extremidades (raios). O corpo é um tanto quanto achatado, flexível e coberto com uma epiderme pigmentada e ciliada. A boca localiza-se no lado inferior ou oral do centro do disco, circundada por uma membrana peristomial flácida. Um **ambulacro** (L. *ambulacrum*, caminho coberto, beco, caminho ladeado por árvores plantadas), ou **área ambulacrária**, percorre a superfície oral de cada braço desde a boca até a extremidade do braço. Tipicamente, as estrelas-do-mar têm cinco braços, mas podem ter mais (Figura 22.4D), e há tantas áreas ambulacrais quantos forem os braços. Existe um **sulco ambulacral** ao longo do meio de cada área ambulacrária, o qual é ladeado por fileiras de **pés ambulacrais** (Figura 22.5). Estes, por sua vez, são geralmente protegidos por **espinhos** móveis. Um **nervo radial** grosso está presente no centro de cada sulco (Figura 22.6C), entre as fileiras de pés. O nervo está localizado bem superficialmente, coberto apenas pela fina epiderme. Internamente ao nervo estão uma extensão do celoma e o canal radial do sistema hidrovascular, todos eles externos aos ossículos subjacentes (Figura 22.6C). Em todas as outras classes de equinodermos atuais, exceto crinoides, essas estruturas são cobertas por ossículos ou outros tecidos dérmicos; assim, sulcos ambulacrais em asteroides e crinoides são ditos *abertos*, e aqueles dos outros grupos são considerados *fechados*.

A superfície aboral é geralmente rugosa e espinhosa, embora os espinhos de muitas espécies sejam achatados, de modo que a superfície pareça lisa (Figura 22.4C). Ao redor das bases dos espinhos, posicionam-se grupos de **pedicelárias** diminutas semelhantes a pinças, com minúsculas mandíbulas movimentadas por músculos (Figura 22.7). Essas mandíbulas mantêm a superfície do corpo livre de detritos, protegem as pápulas e, às vezes, ajudam na captura de alimento. As **pápulas (brânquias dérmicas)** são projeções flácidas e delicadas da cavidade celômica, cobertas apenas com epiderme e revestidas internamente por peritônio; projetam-se para fora através de espaços entre os ossículos e participam da respiração (Figuras 22.6C e 22.7F). Ainda na superfície aboral, há um ânus quase imperceptível e um **madreporito** circular bastante evidente (Figura 22.5A), uma placa calcária perfurada que leva ao sistema hidrovascular.

Endoesqueleto. Abaixo da epiderme das estrelas-do-mar, há um endoesqueleto mesodérmico de pequenas placas calcárias, ou **ossículos**, unidas por tecido conjuntivo. Tal tecido é uma forma incomum de colágeno mutável, chamado **tecido conjuntivo mutável**, que está sob controle neurológico. O tecido conjuntivo mutável pode passar da forma "líquida" para a "sólida" muito rapidamente, quando estimulado pelo sistema nervoso. Tal característica dá aos equinodermos algumas propriedades mecânicas únicas, talvez a mais importante habilidade para o animal manter várias posturas sem esforço muscular. A partir dos ossículos, projetam-se espinhos e tubérculos que resultam na superfície espinhosa. Os ossículos são penetrados por uma malha de espaços, geralmente preenchidos por fibras e células dérmicas. Essa estrutura interna reticular é descrita como **estereoma**, e é própria dos equinodermos.

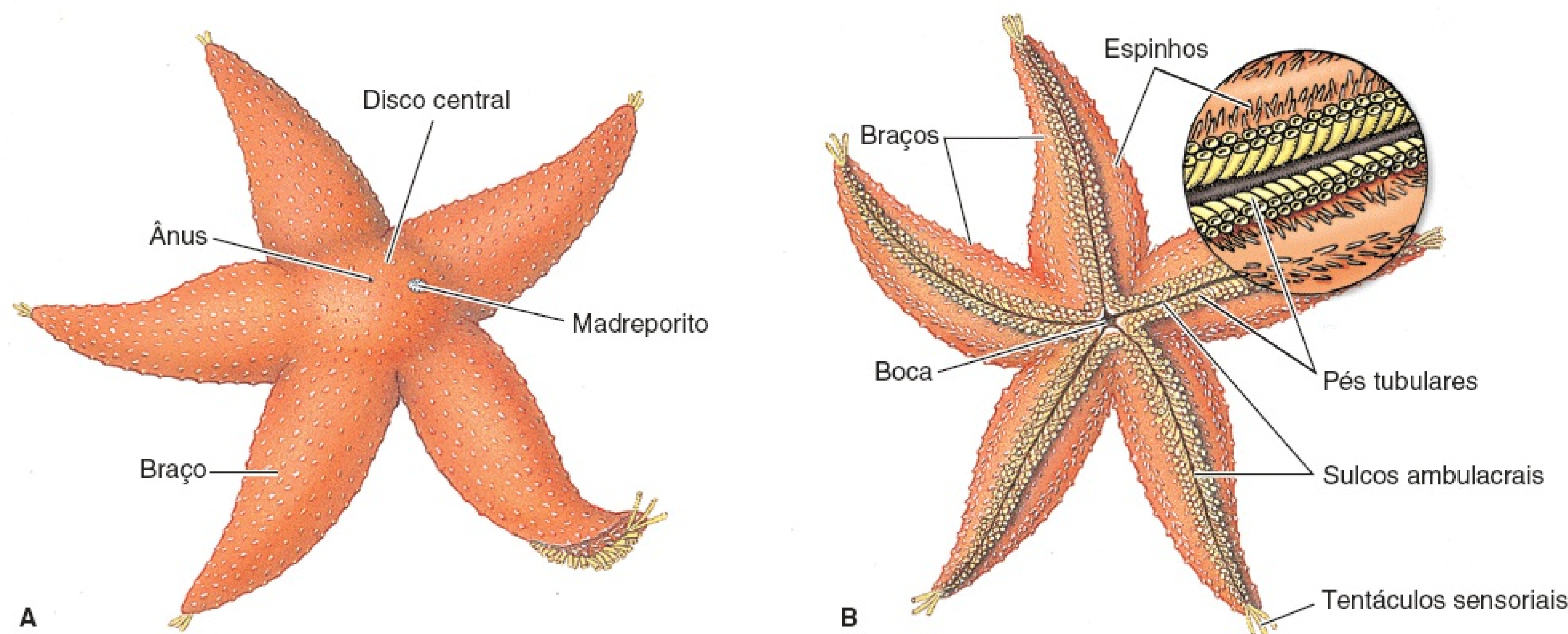


Figura 22.5 Anatomia externa de asteroide. **A.** Vista aboral. **B.** Vista oral.

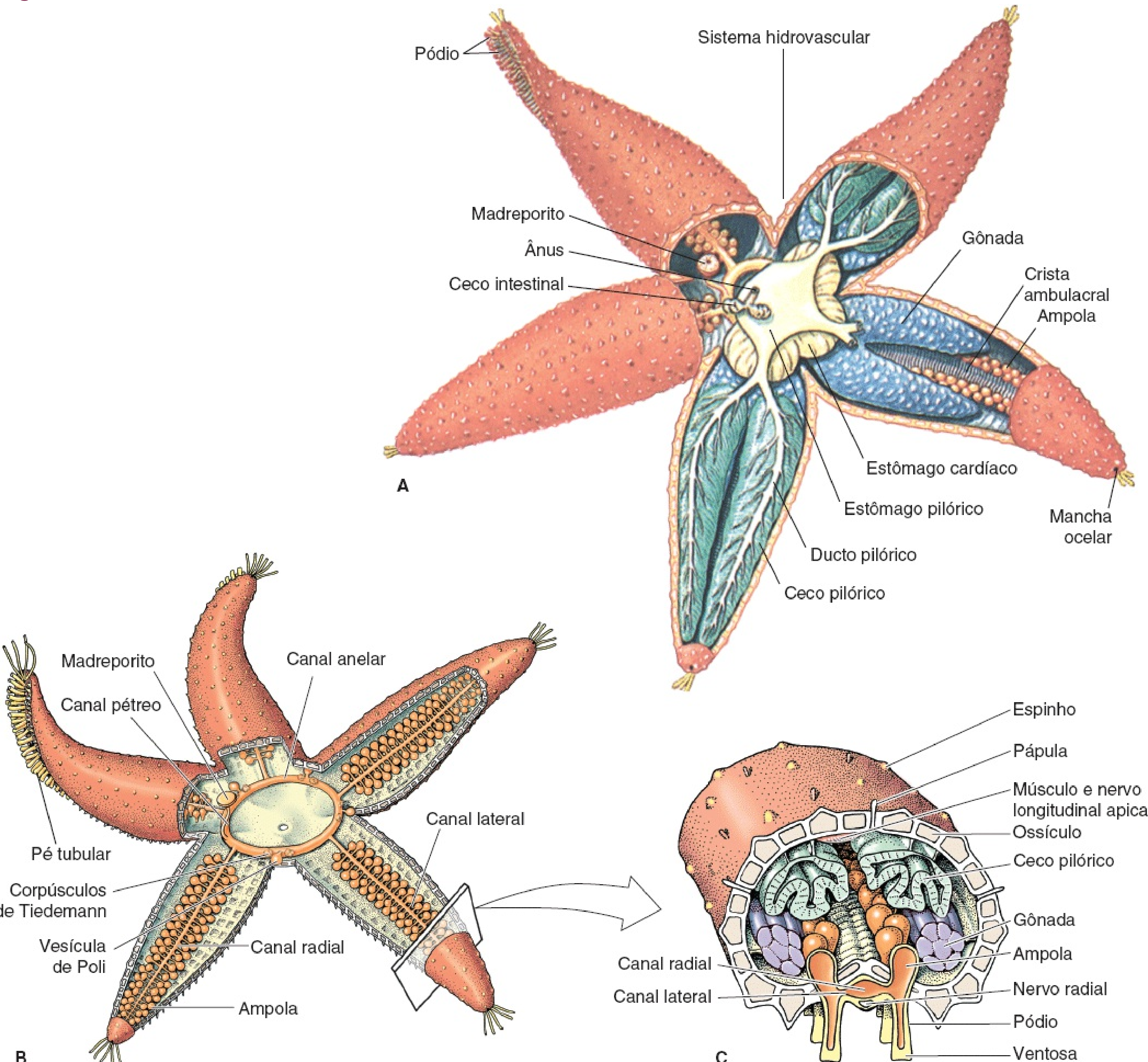


Figura 22.6 A. Anatomia interna de uma estrela-do-mar. **B.** Sistema hidrovascular. Os pódios penetram por entre os ossículos (vesículas de Poli estão ausentes em *Asterias*). **C.** Seção transversal do braço no nível das gônadas, ilustrando os sulcos ambulacrais abertos.

Os músculos da parede do corpo movem os braços e podem fechar os sulcos ambulacrais parcialmente ao aproximar suas margens.

Celoma, excreção e respiração. Compartimentos celômicos de larvas de equinodermos originam várias estruturas nos adultos, uma das quais é um espaçoso celoma visceral preenchido por líquido. Tal líquido contém amebócitos (celomócitos), banha órgãos internos e projeta-se para dentro das pápulas. Os cílios do revestimento peritoneal do celoma promovem a circulação do líquido na cavidade corporal bem como para o interior das pápulas. A troca dos gases respiratórios e a excreção de compostos nitrogenados, principalmente amônia, ocorrem por difusão através das finas paredes das pápulas e pés tubulares. Alguns produtos de excreção podem ser engolfados por celomócitos, os quais, por sua vez, passam para o meio externo através do epitélio das pápulas e/ou dos pés tubulares.

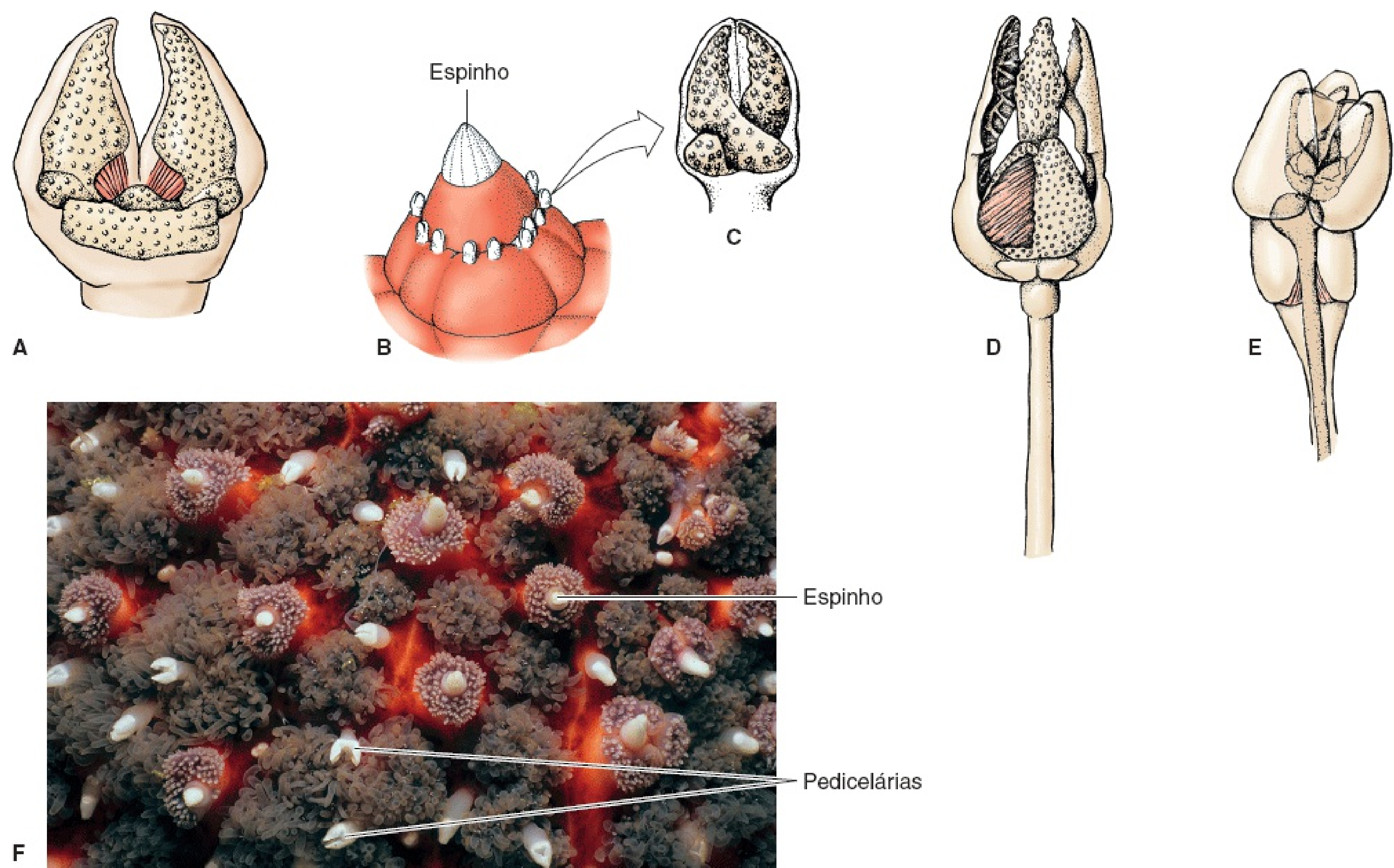


Figura 22.7 Pedicelárias de estrelas e ouriços-do-mar. **A.** Pedicelária do tipo pinça de *Asterias*. **B** e **C.** Pedicelárias do tipo tesoura de *Asterias*; o tamanho delas em relação ao espinho é mostrado em **B. D.** Pedicelária tridáctila de *Strongylocentrotus*. **E.** Pedicelária globífera de *Strongylocentrotus*. **F.** Vista próxima da superfície aboral da estrela *Pycnopodia helianthoides*. Note as grandes pedicelárias, bem como grupos de pequenas pedicelárias ao redor dos espinhos. Muitas pápulas de paredes finas também podem ser vistas.

Sistema hidrovascular. O sistema hidrovascular é outro compartimento celômico típico dos equinodermos. É um conjunto de canais e pés especializados que, junto com os ossículos dérmicos, formam um sistema hidráulico. Nas estrelas-do-mar, as funções primárias do sistema hidrovascular são locomoção e coleta de alimento, em adição à respiração e excreção.

Estruturalmente, o sistema hidrovascular abre-se para o meio externo através de pequenos poros do madreporito. O madreporito dos asteroides localiza-se na superfície aboral (Figura 22.5A) e leva ao **canal pétreo**, que desce para o **canal circular** ao redor da boca (Figura 22.6B). Os **canais radiais** partem do canal circular, cada um percorrendo o sulco ambulacral de cada braço. Também ligados ao canal circular existem quatro ou cinco pares de **corpúsculos de Tiedemann** e de uma a cinco **vesículas de Poli** (tais vesículas estão ausentes em algumas estrelas, como *Asterias*). Os corpúsculos de Tiedemann podem produzir celomócitos, e as vesículas de Poli são aparentemente para o armazenamento de líquido celômico e regulação da pressão interna dentro do sistema hidrovascular.

Uma série de pequenos **canais laterais**, cada um com uma válvula unidirecional, conecta o canal radial aos pés tubulares cilíndricos ao longo das laterais do sulco ambulacral de cada braço. O pé é um tubo muscular oco, a extremidade interna dele é um saco muscular, ou **ampola**, que fica dentro do celoma visceral (ver Figura 22.6A e 22.6C), e a extremidade externa geralmente tem uma **ventosa**. Algumas espécies são destituídas de ventosas. Os pés passam para o meio externo entre os ossículos do sulco ambulacral.

O sistema hidrovascular opera hidraulicamente e é um eficiente mecanismo locomotor. A pressão muscular é aplicada sobre o líquido celômico do interior dos pés tubulares para enrijecê-los para caminhar. A ampola no topo do pé serve como um reservatório de líquido. Cada pé tem tecido conjuntivo em suas paredes que mantém o cilindro em um diâmetro relativamente constante. A contração dos músculos da ampola força líquido para dentro do pé, distendendo-o. As válvulas dos

canais laterais impedem o refluxo do fluido para dentro dos canais radiais. Reversamente, a contração dos músculos longitudinais do pé o retrai, forçando o líquido de volta à ampola. A contração de músculos de um dos lados do pé dobra-o para esse lado. Os pequenos músculos da extremidade do pé tubular podem levantar a área central da ventosa, criando uma sucção quando a extremidade é aplicada a um substrato firme. Tem-se estimado que, combinando adesão por muco e sucção, um único pé pode exercer uma força que varia de 0,25 a 0,3 newton. A ação coordenada da totalidade ou de muitos dos pés tubulares é suficiente para manter o animal em uma superfície vertical ou sobre rochas. A capacidade de se locomover, enquanto firmemente aderido ao substrato, é uma clara vantagem para um animal que vive em um ambiente batido por ondas.

Sobre uma superfície mole, como lodo ou areia, ventosas são ineficientes (várias espécies que vivem sobre areia não têm ventosas), de modo que os pés tubulares são usados como pernas. A locomoção torna-se principalmente um processo de dar passadas. A maior parte das estrelas-do-mar pode deslocar-se apenas uns poucos centímetros por minuto, mas algumas muito ativas – *Pycnopodia* (Gr. *pyknos*, compacto, denso, + *pous*, *podos*, pé) (Figura 22.8B), por exemplo – podem se deslocar 75 a 100 cm por minuto. Quando invertida, uma estrela-do-mar curva seus braços até alguns pés tocarem o substrato e funcionarem como âncora; então ela lentamente rola o corpo.

Pés tubulares são inervados pelo sistema nervoso central (sistemas ectoneural e hiponeural). A coordenação nervosa capacita pés tubulares a se moverem em uma única direção, embora não em uníssono, de modo que a estrela pode avançar. Se o nervo radial de um braço é cortado, os pés desse braço perdem a coordenação, embora possam ainda funcionar. Se o anel nervoso circular for cortado, os pés em todo o braço irão se tornar descoordenados, e o movimento cessará.

Alimentação e sistema digestivo. A boca na superfície oral leva a um grande estômago no disco central por meio de um curto esôfago. A parte inferior (cardíaca) do estômago pode ser evertida através da boca durante a alimentação (Figura 22.9), e a eversão excessiva é impedida por ligamentos gástricos. A parte superior (pilórica) é menor e se conecta por ductos a um par de grandes **cecos pilóricos (glândulas digestivas)** em cada braço (Figura 22.6A). A digestão é principalmente extracelular, embora alguma digestão intracelular possa ocorrer no ceco. Um intestino curto parte aboralmente do estômago pilórico, e geralmente há poucos pequenos **cecos intestinais** saculiformes (Figura 22.6A). O ânus é muito pequeno, e, em algumas estrelas, faltam intestino e ânus.

Muitas estrelas-do-mar são carnívoras e alimentam-se de moluscos, crustáceos, poliquetas, equinodermos, outros invertebrados e, às vezes, pequenos peixes. As estrelas consomem uma ampla variedade de itens alimentares, mas muitas mostram ter preferências. Algumas selecionam estrelas-quebradiças, ouriços-do-mar ou bolachas-da-praia, as engolem inteiros e, depois, regurgitam ossículos e espinhos não digeríveis (Figura 22.8B). Algumas predam outras estrelas e, caso sejam pequenas comparativamente às suas presas, podem atacá-las e começar a comê-las pela extremidade de um dos braços.

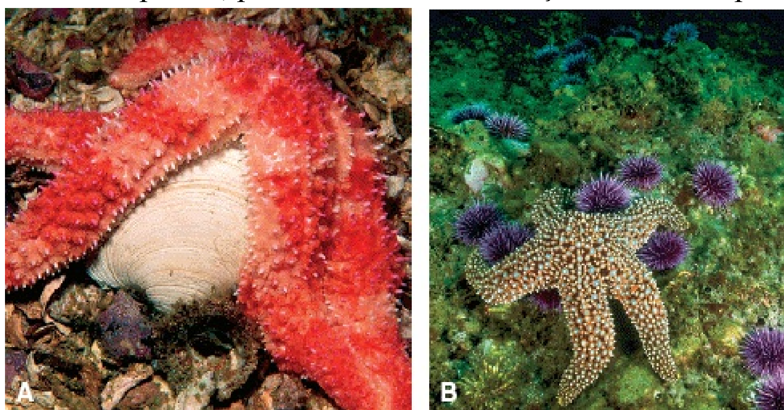


Figura 22.8 A. *Orthasterias koehleri* comendo um bivalve. **B.** Uma estrela-do-mar, *Pisaster ochraceus*, captura ouriços-do-mar roxos como presa.

Alguns asteroides alimentam-se intensamente de moluscos (Figura 22.8A), e *Asterias* é um predador significativo de ostras e outros bivalves de importância comercial. Ao comer um bivalve, uma estrela-do-mar enrola-se em torno da presa, aderindo seus pés às valvas para então exercer uma força ininterrupta, revezando o uso dos pés. Uma força de 12,75 newtons pode ser exercida. Isso equivaleria, *grosso modo*, a um homem tentando levantar um peso de aproximadamente 450 kg com uma das mãos. Em meia hora, os músculos adutores do bivalve fatigam e relaxam. Com uma pequena fresta disponível, a estrela intromete seu estômago flácido evertido para dentro do espaço entre as valvas e com ele envolve as partes moles do

bivalve para começar a digestão. Após alimentar-se, a estrela recolhe seu estômago para dentro, por contração dos músculos do estômago e relaxamento dos músculos da parede do corpo.

Algumas estrelas alimentam-se de pequenas partículas, seja inteiramente ou complementando a dieta carnívora. O plâncton e outras partículas orgânicas que entram em contato com a superfície do animal são transportados por cílios epidérmicos até os sulcos ambulacrais e de lá para a boca.

Sistema hemal. O assim chamado sistema hemal não é muito bem desenvolvido em asteroides, e sua função em todos os equinodermos não é clara. O sistema hemal tem pouco envolvimento com a circulação dos líquidos corporais. É um sistema de adelgaçamentos teciduais envolvendo seios sem revestimento e é, ele próprio, encerrado em outro compartimento celômico ou **canais periemais** (Figura 22.9). Uma pesquisa com ao menos uma estrela-do-mar mostra que nutrientes absorvidos aparecem no sistema hemal dentro de poucas horas após a alimentação e, finalmente, concentram-se nas gônadas e pódios. Assim, o sistema hemal parece atuar na distribuição de nutrientes digeridos. Ele também inclui um **complexo axial**, que filtra, por pressão, líquidos vasculares sanguíneos (Figura 22.9).

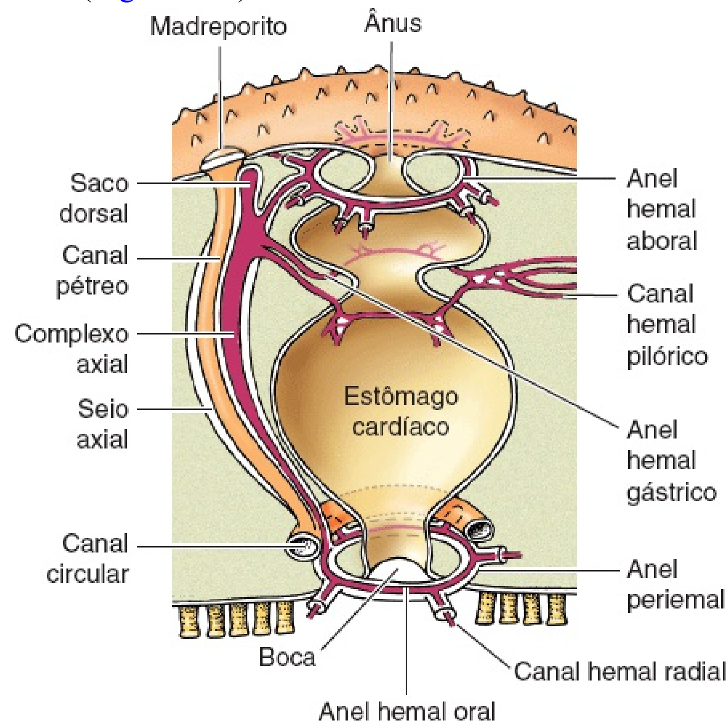


Figura 22.9 Sistema hemal de asteroides. O principal canal periemal é o seio axial de parede fina que envolve tanto o órgão axial como o canal pétreo. Outras características do sistema hemal são mostradas.

Desde 1963 tem havido numerosos registros do crescimento em números da estrela *Acanthaster planci* (Gr. *akantha*, espinho, + *asteros*, estrela) (Figura 22.4D), que estava danificando grandes áreas de recife de coral no oceano Pacífico. Essas estrelas comem pólipos de coral e, às vezes, formam grandes aglomerações ou "manadas". Há alguma evidência de que infestações da espécie tenham ocorrido no passado, mas um aumento na sua frequência, durante os últimos 40 anos, sugere que alguma atividade humana pode estar afetando essas estrelas-do-mar. Dos recifes registrados em 2002, 12% tiveram tais infestações, comparado com 1988, quando 10% as tiveram, resultando em extensivo dano. Os esforços para controlar esses organismos são muito dispendiosos e de eficácia questionável. A controvérsia continua, especialmente na Austrália, onde ela é exacerbada por extensa cobertura da imprensa.

Sistema nervoso. O sistema nervoso consiste em três unidades dispostas em diferentes níveis dentro do disco e dos braços. O principal deles é o sistema **oral (ectoneural)**, composto de um **anel nervoso** ao redor da boca e um **nervo radial** em cada braço. Ele parece coordenar os pés tubulares. Um sistema **profundo (hiponeural)** situa-se aboralmente ao sistema oral, e um sistema **aboral** consiste em um anel ao redor do ânus do qual partem nervos radiais ao longo do teto de cada braço. Um **plexo nervoso epidérmico**, ou rede nervosa, conecta livremente esses sistemas com a parede do corpo e estruturas relacionadas. O plexo epidérmico coordena respostas das brânquias dérmicas a estímulos táteis – o único caso conhecido em equinodermos em que a coordenação acontece através de uma rede nervosa.

Os órgãos sensoriais não são bem desenvolvidos. Os órgãos táteis e outras células sensoriais estão espalhados pela

superfície do corpo, e um ocelo ocorre na extremidade de cada braço. Suas reações são principalmente ao tato, temperatura, agentes químicos e diferenças de intensidade luminosa. As estrelas-do-mar são geralmente mais ativas à noite.

Sistema reprodutor, regeneração e autotomia. A maior parte das estrelas-do-mar tem sexos separados. Um par de gônadas situa-se em cada espaço inter-radial (Figura 22.6A). A fertilização é externa e ocorre no início do verão, quando óvulos e espermatozoides são liberados na água. Uma secreção de células neurossecretoras localizadas sobre os nervos radiais estimula a maturação e postura dos ovos de asteroides.

Os equinodermos podem regenerar partes perdidas. Os braços de estrelas-do-mar podem regenerar-se prontamente, mesmo se todos forem perdidos. As estrelas também têm o poder de autotomia e podem amputar um braço lesado próximo à base. A regeneração de um novo braço pode levar vários meses.

Algumas espécies podem regenerar uma nova estrela completa (Figura 22.10) a partir de um braço destacado do corpo. Para muitos asteroides regenerarem, o braço separado do corpo deve conter uma parte (cerca de 20%) do disco central. Em algumas espécies, contudo, a reprodução assexuada a partir de braços separados do corpo sem nenhum resquício do disco central é uma maneira comum de reprodução assexuada (p. ex., *Linckia*). Antigamente, pescadores costumavam matar as estrelas-do-mar que eles retiravam de seus bancos de ostras dividindo-as ao meio com uma machadinha – uma atividade infrutífera. Algumas estrelas reproduzem-se assexuadamente sob condições normais fendendo o disco central, cada parte regenerando o resto do disco e os braços perdidos.

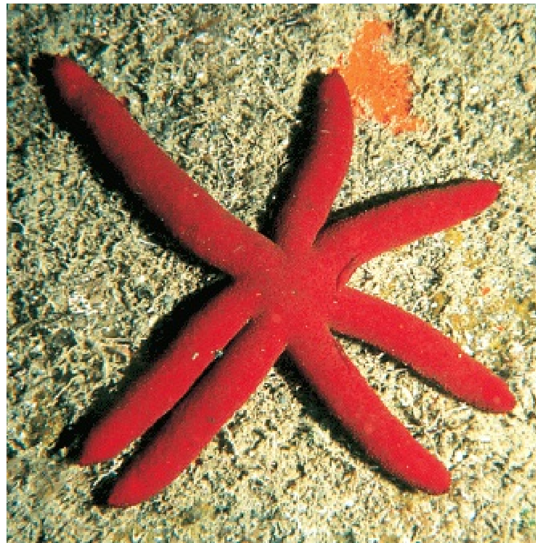


Figura 22.10 A estrela-do-mar do Pacífico, *Echinaster luzonicus*, pode reproduzir-se por divisão do disco seguida pela regeneração dos braços faltantes. O indivíduo mostrado aqui sem dúvida regenerou seis braços a partir do mais longo, visto no lado superior esquerdo.

Desenvolvimento. O desenvolvimento é bastante variado nas diferentes linhagens das estrelas-do-mar. Algumas espécies produzem massas de ovos bentônicas nas quais os jovens desenvolvem-se. Outras espécies produzem ovos que são incubados, ou sob a superfície oral do animal, ou em estruturas aborais especializadas, e o desenvolvimento é direto. Algumas espécies são vivíparas, incubando os jovens na gônada dos adultos. Contudo, a maior parte das estrelas produz larvas planctônicas livre-nadantes. Mesmo aqui há variação, e algumas espécies proveem seus jovens com suficiente vitelo para se desenvolver sem alimentação na coluna d’água, enquanto outras requerem um período prolongado de alimentação para ganhar energia suficiente para se metamorfosearem em um adulto.

A embriogênese mostra inicialmente um padrão deuterostômio ancestral típico (ver Figuras 8.8A e 8.19B). A gastrulação é por invaginação, e a extremidade anterior do arquêntero é separada para formar uma cavidade celômica que se expande em forma de U e preenche a blastocele. Cada perna do U, na parte posterior, é estreitada para formar uma vesícula separada, consequentemente originando os principais compartimentos celômicos do corpo (metaceles, chamadas **somatoceles** nos equinodermos). A porção anterior do U sofre subdivisão e forma as protoceles e mesoceles (chamadas **axoceles** e **hidroceles**, nos equinodermos) (Figura 22.11). A hidrocele esquerda dará origem ao sistema hidrovascular, e a axocele esquerda originará o canal pétreo e canais periemais. A axocele e a hidrocele direitas desaparecerão. A larva livre-nadante tem cílios arranjados em bandas e é chamada **bipinária** (Figura 22.12A). Tais tratos ciliados estendem-se para os braços larvais. Logo, a larva

desenvolve três braços adesivos e uma ventosa na sua extremidade anterior e passa a ser chamada de **braquiolária** (Figura 22.12B). Então, prende-se ao substrato, forma um pedúnculo temporário de fixação e sofre metamorfose.

A metamorfose envolve uma dramática reorganização de uma larva bilateral em um jovem radial. O eixo anteroposterior da larva é perdido, e o *que era o lado esquerdo torna-se a superfície oral e o lado direito da larva torna-se a superfície aboral* (ver Figura 22.11). De forma correspondente, a boca e o ânus larvais desaparecem e novos se formam no que era originalmente os lados esquerdo e direito, respectivamente. A porção do compartimento celômico anterior do lado esquerdo expande-se para formar o canal anelar circular do sistema hidrovascular ao redor da boca, então ele desenvolve ramos para formar os canais radiais. À medida que os primeiros braços curtos e grossos e os primeiros pódios aparecem, o animal destaca-se de seu pedúnculo e começa a vida como uma jovem estrela-do-mar. Diversos genes regulatórios encontrados nos animais bilaterais são conservados nos equinodermos e têm funções surpreendentemente similares. Por exemplo, o *Distal-less* e seu homólogo nos vertebrados regulam o crescimento de membros nesses animais; seu homólogo nos equinodermos é ativo no desenvolvimento dos pés tubulares.

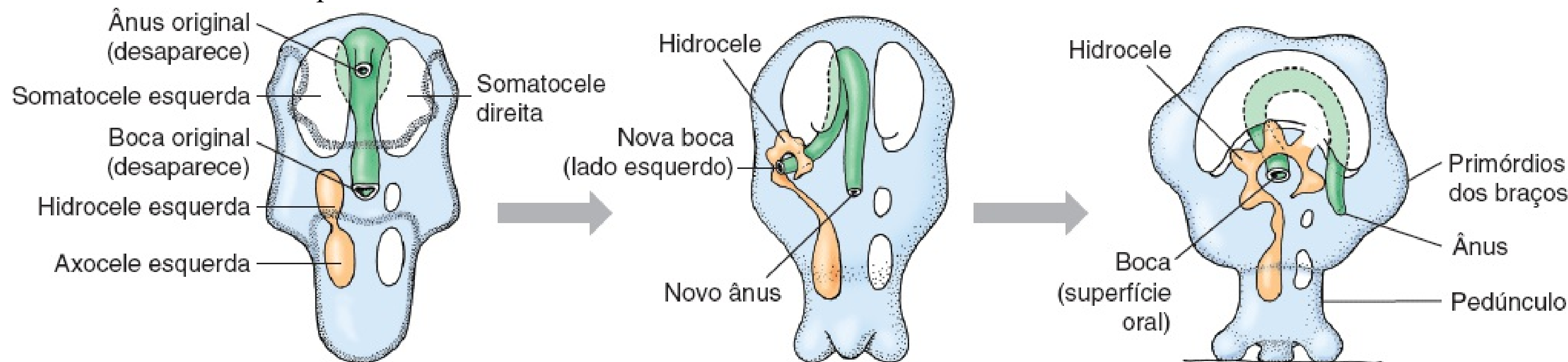


Figura 22.11 Metamorfose de asteroide. A somatocele esquerda transforma-se no celoma oral, e a somatocele direita, no celoma aboral. A hidrocele esquerda transforma-se no sistema hidrovascular, e a axocele esquerda, no canal pétreo e canais periemais. Axocele e hidrocele direitas são perdidas.

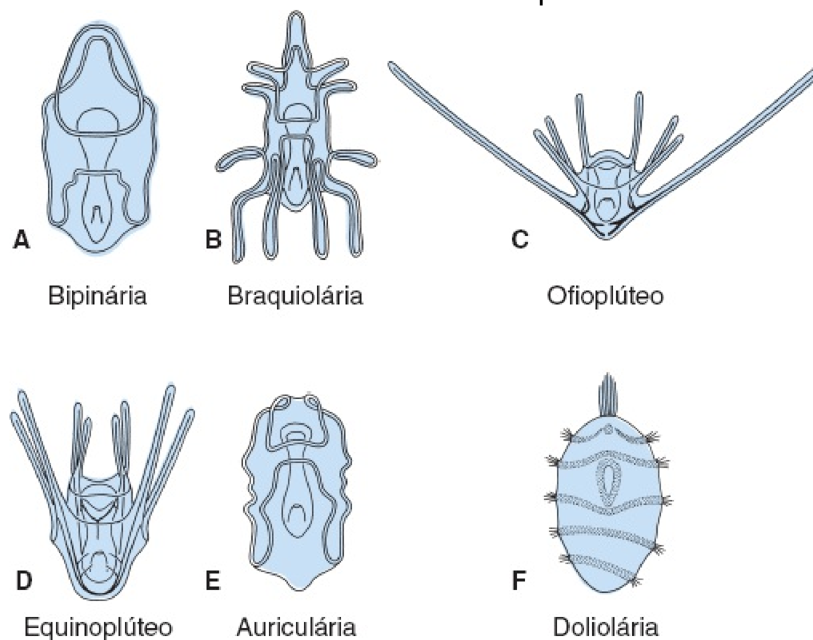


Figura 22.12 Larvas de equinodermos. **A.** Bipinária de asteroides. **B.** Braquiolária de asteroides. **C.** Ofioplúteo de ofiuroides. **D.** Equinoplúteo de equinoides. **E.** Auriculária de holoturoides. **F.** Doliolária de crinoides.

Margaridas-do-mar. Esses animais diminutos e estranhos (menos de 1 cm de diâmetro) (Figura 22.13) foram descobertos vivendo em águas de mais de 1.000 m de profundidade ao largo da Nova Zelândia. Eles foram originalmente descritos (1986) como uma nova classe de equinodermos denominada Concentricycloidea. Somente três espécies são conhecidas até hoje. Muitos zoólogos concordam que elas são asteroides Spinulosida altamente derivados. A análise filogenética do DNAr coloca-as em Asteroidea.

As margaridas-do-mar são pentarradiais em simetria, mas sem braços. Seus pés tubulares dispõem-se na periferia do disco em vez de ao longo de áreas ambulacrais, como nos outros equinodermos. Seu sistema hidrovascular inclui dois canais

circulares concêntricos; o externo pode representar canais radiais, visto que pés tubulares originam-se deles. Um hidroporo, homólogo ao madreporito, conecta o canal circular interno à superfície aboral. Uma espécie é desprovida de trato digestivo; sua superfície oral é coberta por um **véu** membranoso, através do qual parece absorver nutrientes. A outra espécie tem um estômago saciforme raso, mas carece de intestino ou ânus.

Classe Ophiuroidea

As estrelas-quebradiças são as maiores dos grandes grupos de equinodermos, com mais de 2.000 espécies vivas, e são provavelmente os mais abundantes também. Elas existem em grande quantidade em todos os tipos de *habitats* bentônicos marinhos, chegando mesmo a formar verdadeiros “tapetes” em profundidades marinhas abissais de muitas áreas.

Forma e função

Apesar de terem cinco braços, os ofiuroides são surpreendentemente diferentes dos asteroides. Os braços de ofiuroides são afilados e bastante discerníveis em relação ao disco central (Figura 22.14). Eles não têm pedicelárias nem pápulas, e seus sulcos ambulacrais são fechados e cobertos com ossículos braquiais. Os pés tubulares são desprovidos de ventosas; eles ajudam na alimentação e têm um uso limitado na locomoção. Ao contrário dos asteroides, o madreporito dos ofiuroides localiza-se na superfície oral, sobre um dos escudos orais (Figura 22.15). Os pés tubulares são desprovidos de ampolas, e a força para a protrusão de um pé é gerada por uma porção muscular proximal do pé.

Cada braço articulado consiste em uma coluna de ossículos articulados (chamados de **vértebras**), conectados por músculos e cobertos por placas. A locomoção é feita pelo movimento dos braços. Estes são movimentados para frente em pares e apoiados no substrato, enquanto um (qualquer um) é estendido para frente ou rebocado atrás, e o animal é puxado ou empurrado de modo espasmódico.

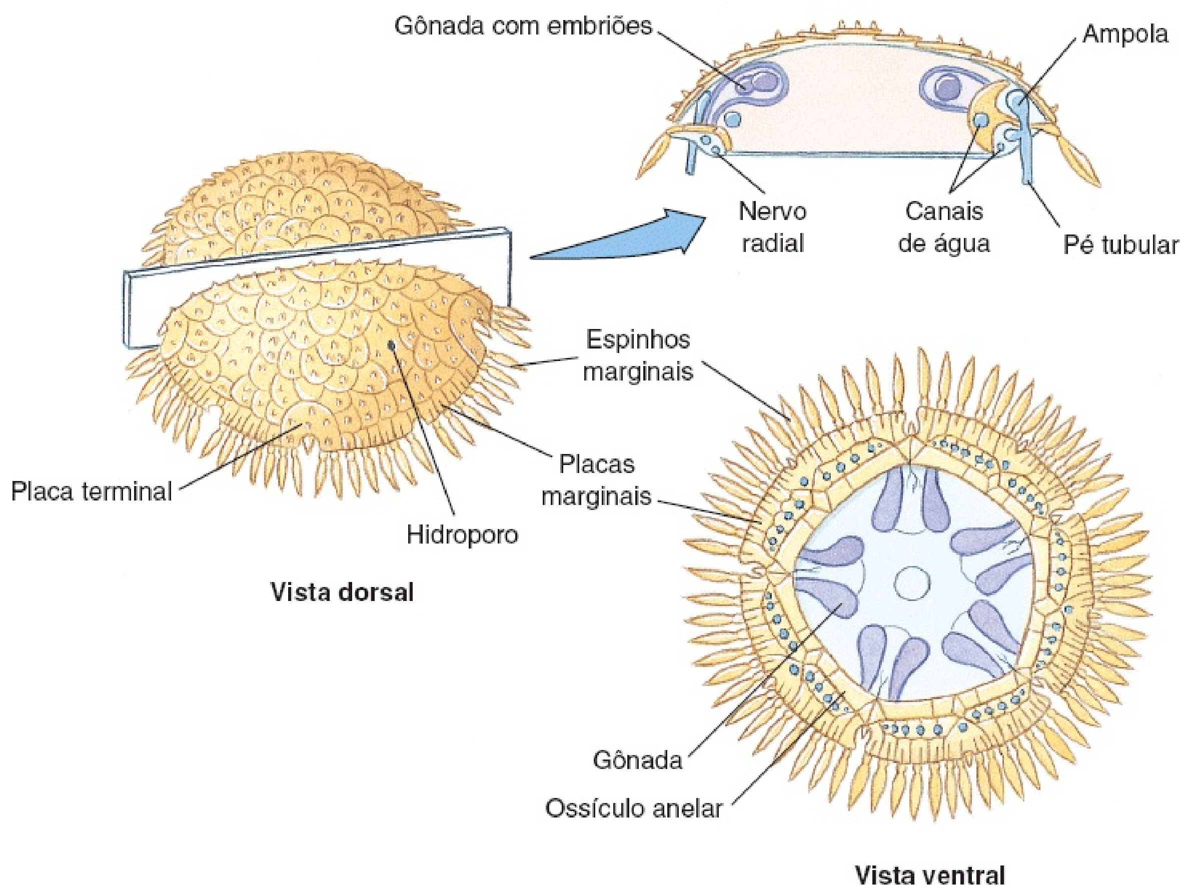


Figura 22.13 Xyloplax spp. são equinodermos discoides bizarros. Com seus pés tubulares ao longo da margem, são os únicos equinodermos em que essas estruturas não se distribuem ao longo de áreas ambulacrais.

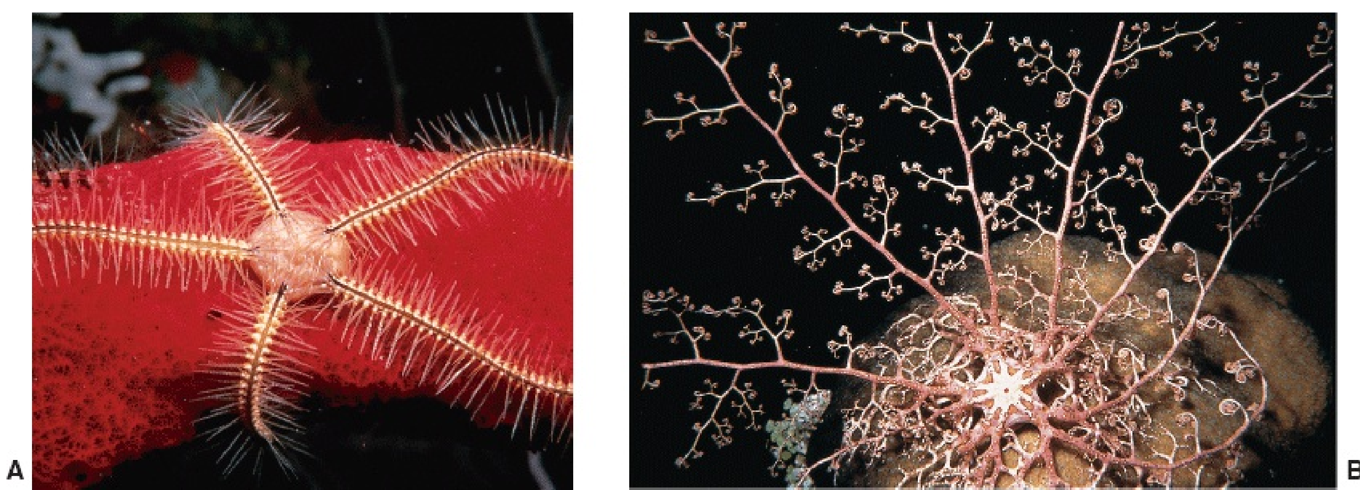


Figura 22.14 A. Ofiuroide *Ophiothrix suensonii* (classe Ophiuroidea) em uma esponja vermelha de Belize. Os ofiuroides não usam seus pés tubulares para locomoção; ao contrário, deslocam-se rapidamente (para um equinodermo) por meio de seus braços. **B.** Vista oral do ofiuroide *Astrophyton muricatum*. Esse equinodermo distende seus braços multirramificados para filtrar seu alimento, geralmente à noite.

Cinco placas móveis que servem como mandíbulas dispõem-se ao redor da boca (Figura 22.15). Não existe ânus. Sua pele é coriácea, com placas dérmicas e espinhos arranjados em padrões característicos. Os cílios da superfície são pouco frequentes.

Os órgãos viscerais estão confinados ao disco central, visto que seus braços são demasiadamente delgados para contê-los (Figura 22.16). O estômago é saciforme, e não há intestino. O material não digerível é dispensado através da boca.

Cinco pares de invaginações chamadas **bursas** abrem-se na superfície oral pelas fendas genitais localizadas junto às bases dos braços. A água circula para dentro e para fora dessas bolsas para troca de gases. Na parede celômica de cada bursa há pequenas gônadas que descarregam suas células sexuais maduras dentro da bursa. Os gametas passam através das fendas genitais para a água, onde ocorre a fertilização (Figura 22.17A).

Os sexos são geralmente separados; uns poucos ofiuroides são hermafroditas. Alguns incubam seus jovens nas bursas; os jovens deixam-nas através das fendas genitais ou pela ruptura da parede aboral do disco. Muitas espécies produzem uma larva livre-nadante chamada ofioplúteo, e suas bandas ciliadas estendem-se por sobre os belos e delicados braços larvais (Figura 22.12C). Durante a metamorfose para a forma jovem, não há uma fase temporariamente fixa, como acontece em asteroides.

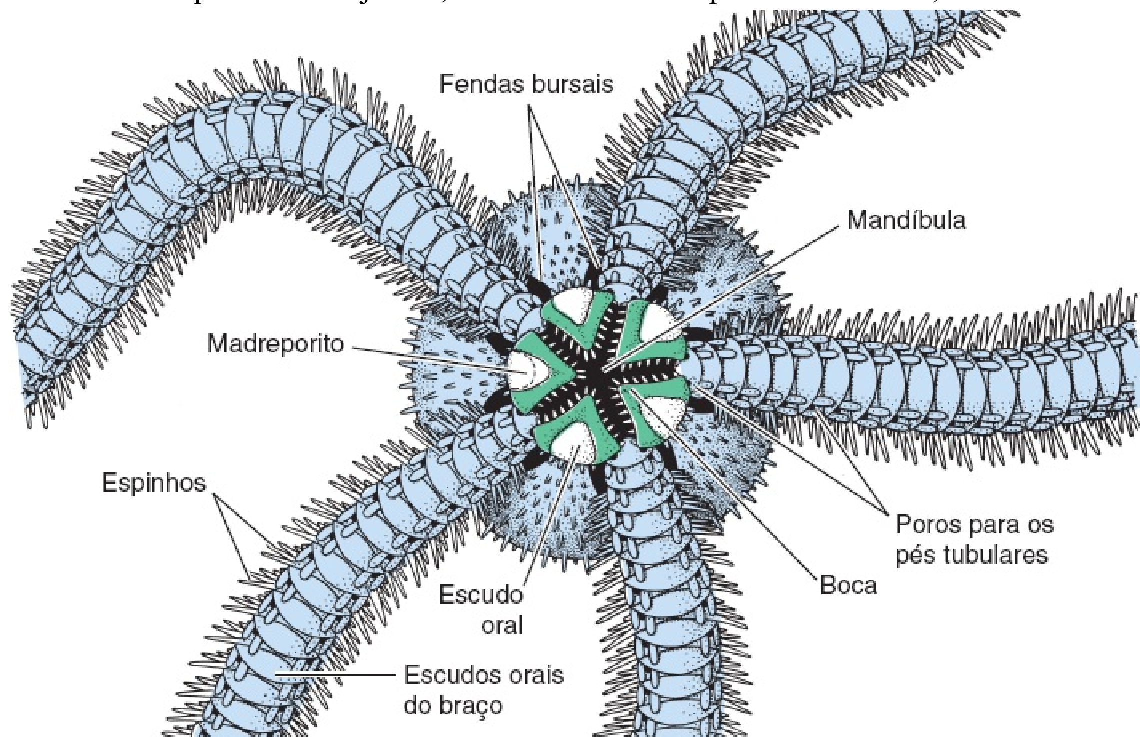


Figura 22.15 Vista oral do ofiuroide *Ophiothrix*.

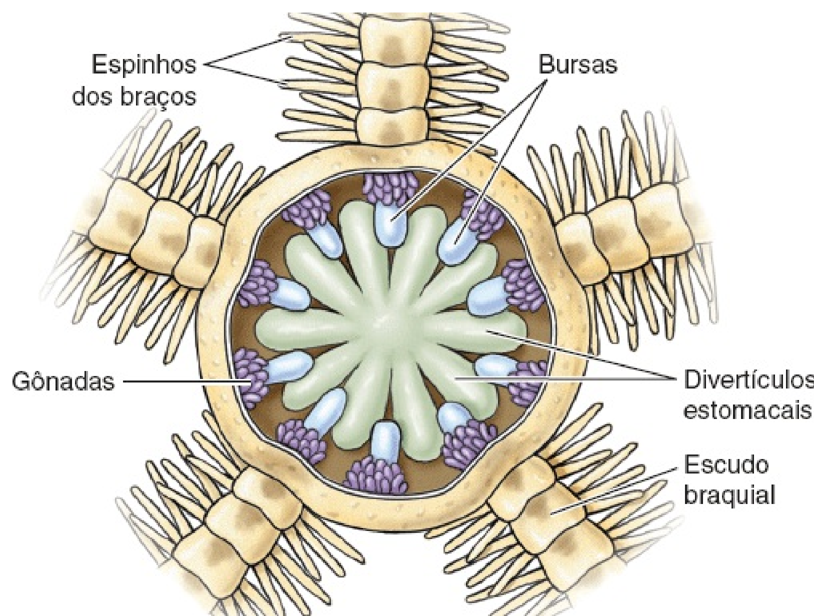


Figura 22.16 Ofiuroide com a parede do disco aboral removida para mostrar as estruturas internas principais. As bursas são vesículas cheias de líquidos nas quais, constantemente, circula água para promover a respiração. Elas também servem como câmaras incubadoras. Elas são mostradas apenas as bases dos braços.

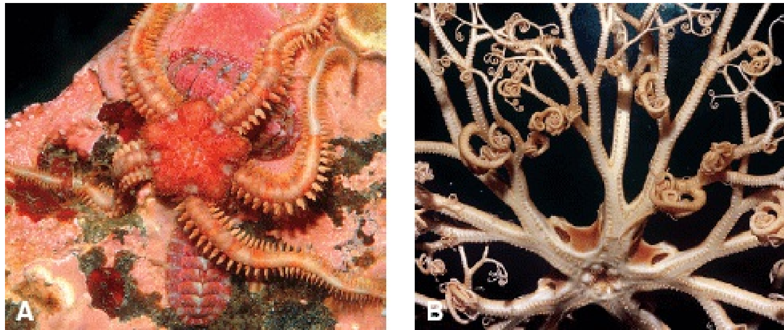


Figura 22.17 A. Esse ofiuroide, *Ophiopholis aculeata*, choca os ovos em suas bursas. Os braços foram quebrados e encontram-se em regeneração. **B.** Vista oral do ofiuroide *Gorgonocephalus eucnemis*, mostrando simetria pentarradial.

Os sistemas ambulacrais, nervoso e hemal são semelhantes àqueles das estrelas-do-mar. Cada braço contém um celoma reduzido, um nervo radial e um canal radial do sistema hidrovascular.

Comportamento e ecologia

As estrelas-quebradiças tendem a ser furtivas, vivendo sobre substratos duros em locais onde pouca ou nenhuma luz penetra. Elas são frequentemente fototrópicas negativas e insinuam-se para dentro de pequenas frestas entre rochas, tornando-se mais ativas à noite. Normalmente, ficam inteiramente expostas na escuridão permanente do mar profundo. Os ossículos dos braços de ao menos alguns ofiuroides fotossensíveis apresentam uma adaptação notável à fotorrecepção. As estruturas diminutas e arredondadas na sua superfície aboral servem como microlentes, focando a luz sobre feixes de nervos logo abaixo delas. As espécies aparentadas que são indiferentes à luz não têm tais estruturas.

Os ofiuroides alimentam-se de diversas pequenas partículas, quer coletando alimento do fundo do mar quer comendo suspensões. Os pés tubulares são importantes para levar o alimento à boca. Alguns ofiuroides distendem seus braços para dentro da água e capturam partículas em suspensão que aderem a fios de muco secretados entre os espinhos braquiais. Os ofiuroides gorgonocefalídeos posicionam-se sobre corais, estendendo seus braços ramificados para capturar plâncton (Figura 22.17B).

Alguns ofiuroides são carnívoros e ao menos uma espécie é um especialista em predar peixes, que assume uma postura de emboscada com o disco central mantido destacado do substrato. Quando um peixe insuspeito entra no “abrigo” sob o disco central, a estrela se torce abruptamente para prender o peixe em um cilindro espiral formado pelos braços espinhosos.

A regeneração e a autotomia são inclusive mais pronunciadas em ofiuroides que em estrelas-do-mar. Muitos parecem muito frágeis, destacando um braço ou mesmo dispensando parte do disco na mais leve provocação. Alguns podem reproduzir-se assexuadamente por fissão do disco; cada novo indivíduo então regenera as partes faltantes.

Alguns ofiuroides comuns ao longo da costa dos EUA são *Amphipholis* (Gr. *amphi*, ambos os lados de, + *pholis*, escama córnea) (vivíparos e hermafroditas), *Ophioderma* (Gr. *ophis*, serpente, + *dermatos*, pele), *Ophiothrix* (Gr. *ophis*, serpente, + *thrix*, cabelo) e *Ophiura* (Gr. *ophis*, serpente, + *oura*, cauda) (ver Figura 22.14). A estrela-de-cesta *Gorgonocephalus* (Gr. *Gorgo*, nome de um monstro-fêmea de aspecto terrível, + *kephalē*, cabeça) (Figura 22.17B) e *Astrophyton* (Gr. *asteros,* estrela, + *phyton*, criatura, animal) (Figura 22.14B) têm braços que se ramificam repetidamente. A maioria dos ofiuroides é desbotada, mas alguns são atraentes, com padrões de cores brilhantes (Figura 22.17A).

Classe Echinoidea

Há cerca de 950 espécies atuais de equinoides, as quais geralmente têm um corpo compacto encerrado em uma testa ou carapaça de endoesqueleto. Os ossículos dérmicos, que se apresentam como placas apertadamente encaixadas entre si, formam uma testa. Aos equinoides faltam braços, mas a testa reflete o plano pentâmero típico dos equinodermos com suas cinco áreas ambulacrais. Estas são visíveis como cinco faixas “espinhosas” na Figura 22.18E. Um exame mais próximo do arranjo dos pés tubulares na Figura 22.19 também revela as regiões ambulacrais. A mais notável modificação do plano corporal ancestral é que a superfície oral, que tem os pés tubulares e está toda voltada para o substrato nas estrelas-do-mar, expandiu-se em direção à superfície aboral, de modo que as áreas ambulacrais estendem-se até uma área próxima ao ânus **(periprocto)**.

A maioria das espécies atuais de ouriços-do-mar é “regular”; têm forma hemisférica, simetria radial e espinhos de comprimento médio a longo (Figuras 22.18 e 22.19). As bolachas-da-praia (Figura 22.20) e os ouriços-coração (Spatangoida) (Figura 22.21) são “irregulares” porque os membros de suas ordens tornam-se secundariamente bilaterais; seus espinhos são geralmente muito curtos. Os ouriços regulares movem-se por meio de pés tubulares, com alguma ajuda dos espinhos, e os irregulares movem-se principalmente por meio de seus espinhos (Figura 22.20). Alguns equinoides são bastante coloridos, e alguns têm testas bastante reduzidas. Esses ouriços “testa mole” frequentemente têm coloração de advertência brilhante, e suas pedicelárias descarregam toxinas dolorosas.

Os equinoides têm uma ampla distribuição em todos os oceanos, desde as regiões entremarés até o mar profundo. Os ouriços regulares frequentemente preferem substratos duros ou rochosos, enquanto as bolachas-da-praia e os ouriços Spatangoida preferem cavar substratos arenosos. Ao longo de uma ou de ambas as costas da América do Norte distribuem-se gêneros comuns de ouriços regulares (*Arbacia* [Gr. *Arbakēs*, primeiro rei de Media], *Strongylocentrotus* [Gr. *strongylos*, redondo, compacto, + *kentron*, ponta, espinho] [Figura 22.19], *Lytechinus* [Gr. *lytos*, dissolvível, quebrado, + *echinos*, ouriço-do-mar]) e bolachas-da-praia (*Dendraster* [Gr. *dendron*, árvore, pau, + *asteros*, estrela] e *Echinarachnius* [Gr. *echinos*, ouriço-do-mar, + *arachnē*, aranha]). A região das Índias Ocidentais–Flórida é rica em equinodermos, incluindo equinoides, dentre os quais *Diadema* (Gr. *diadeō*, vendar) com seus longos espinhos delgados e afiados é um exemplo notável (Figura 22.18D; ver boxe a seguir).

Figura 22.18 Diversidade em ouriços-do-mar regulares (classe Echinoidea). **A.** Ouriço *Eucidaris metularia*, do Mar Vermelho. Membros dessa ordem têm muitos caracteres ancestrais e sobrevivem desde a Era Paleozoica. Eles podem ser os que mais lembram o ancestral comum de todos os outros equinoides vivos. **B.** O ouriço *Heterocentrotus mammilatus*. Os espinhos grandes e triangulares desses ouriços foram, no passado, usados para escrever sobre lousas. **C.** Espinhos aborais do ouriço da região entremarés, *Colobocentrotus atratus*, são achatados e na forma de cogumelo, enquanto os espinhos marginais são em forma de cunha, dando ao animal a forma hidrodinâmica para suportar o impacto das ondas. **D.** *Diadema antillarum* é uma espécie comum das Índias Ocidentais e Flórida. **E.** *Astropyga magnifica* é um dos mais espetacularmente coloridos ouriços-do-mar.

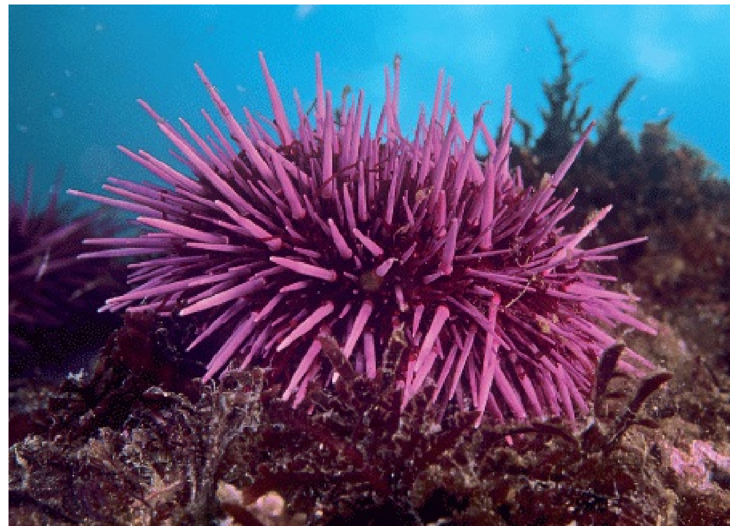


Figura 22.19 Ouriço-do-mar púrpura, *Strongylocentrotus purpuratus*, espécie comum em áreas ao longo da costa pacífica da América do Norte sob forte ação de ondas.

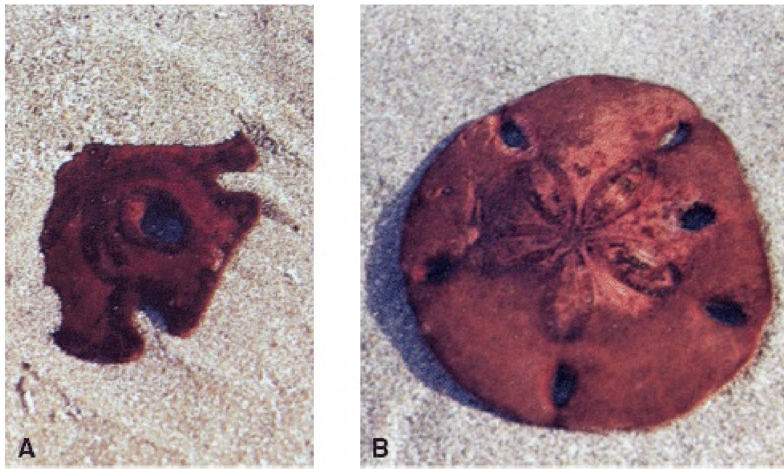


Figura 22.20 Duas espécies de bolachas-da-praia. **A.** *Encope grandis* como normalmente é encontrada cavando próximo à superfície de areia entremarés. **B.** Removida da areia. Os espinhos curtos e petaloides da superfície aboral de *Encope micropora* são facilmente observados.

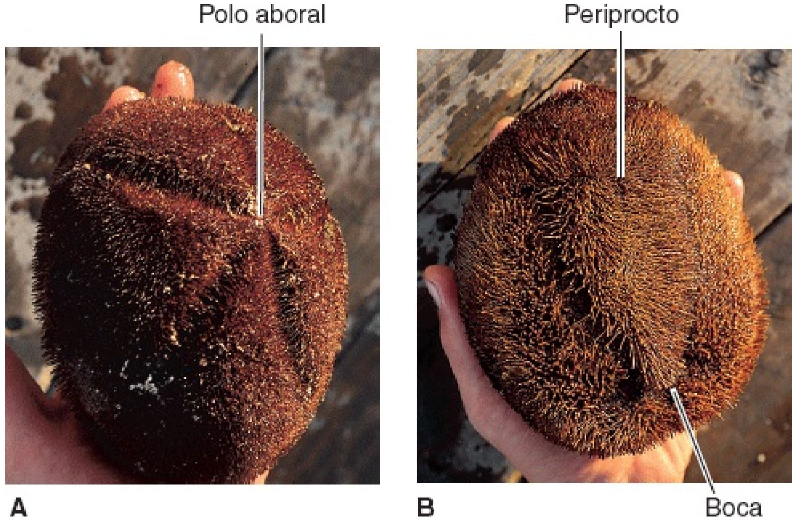


Figura 22.21 Ouriço irregular *Meoma*, um dos maiores ouriços-coração (sua testa chega a 18 cm). *Meoma* ocorre nas Índias Ocidentais e do golfo da Califórnia às ilhas Galápagos. **A.** Vista aboral. A área ambulacral anterior não é modificada como um petaloide nos ouriços-coração, embora o seja nas bolachas-da-praia. **B.** Vista oral. Note a boca encurvada na extremidade anterior e o periprocto na extremidade posterior.

Diadema antillarum não é hoje proeminente como já foi um dia. Em janeiro de 1983, uma epidemia varreu a área do Caribe e das Florida Keys. Sua causa nunca foi determinada, mas ela dizimou a população de *Diadema*, restando menos de 5% dos números originais. Outras espécies de ouriços não foram afetadas. Contudo, vários tipos de algas anteriormente consumidas intensamente por *Diadema* aumentaram muito sobre os recifes, e as populações de *Diadema* não se recuperaram. Essa abundância de algas tem tido um efeito desastroso sobre os recifes de coral ao redor da Jamaica. Os peixes herbívoros ao redor da ilha têm sido cronicamente sobrepescados, nada restando para controlar o crescimento das algas após o declínio de *Diadema*. Os recifes de coral ao redor da Jamaica foram amplamente destruídos. Uma recuperação modesta das populações de *Diadema* está ocorrendo em algumas partes do Caribe.

Forma e função

Em geral, uma testa de equinoide é um esqueleto compacto de 10 fileiras duplas de placas dotadas de espinhos rígidos e móveis (Figura 22.22). As placas estão firmemente suturadas. Durante os períodos de crescimento rápido, pode haver um descompasso do crescimento das placas em relação ao crescimento dos tecidos moles, produzindo suturas algo frouxas. Os cinco pares de fileiras ambulacrais são homólogos aos cinco braços das estrelas-do-mar e têm poros (Figura 22.22B) através dos quais longos pés tubulares se distendem. As placas têm pequenos tubérculos sobre os quais as extremidades arredondadas dos espinhos articulam-se como juntas esferoidais. Os espinhos são movimentados por pequenos músculos posicionados ao redor das bases.

Há vários tipos de pedicelárias, as mais comuns sendo aquelas com três mandíbulas montadas sobre longos pedúnculos

(Figura 22.7D e E). As pedicelárias ajudam a manter o corpo limpo, especialmente por impedir que larvas marinhas se assentem na sua superfície. As de muitas espécies têm glândulas de veneno, e suas toxinas paralisam pequenas presas.

Cinco dentes convergentes circundam a boca de ouriços regulares. Em alguns ouriços-do-mar, brânquias ramificadas (pés tubulares modificados) circundam o peristômio (região ao redor da boca). Os poros genitais e madreporito estão localizados, aboralmente, na região do periprocto em torno do ânus (Figura 22.22). As bolachas-da-praia também têm dentes, e a boca localiza-se aproximadamente no centro da superfície oral, mas o ânus mudou para a margem posterior, ou mesmo para a superfície oral do disco, de modo que um eixo anteroposterior e uma simetria bilateral podem ser reconhecidos. A simetria bilateral é mais acentuada nos ouriços Spatangoida, com o ânus posicionado próximo à extremidade posterior na superfície oral e a boca afastada do polo oral em direção à extremidade anterior (Figura 22.21).

Dentro da testa (Figura 22.22), encontram-se o sistema digestivo convoluto e um mecanismo mastigador complexo (em ouriços regulares e bolachas-da-praia), chamado **lanterna de Aristóteles** (Figura 22.23), ao qual os dentes estão ligados. Um **sifão** ciliado conecta o esôfago ao intestino e permite desviar a água do estômago para concentrar o alimento para digestão no intestino. Os ouriços-do-mar são onívoros em sua maioria, mas sua dieta primária consiste na maior parte de algas e outro material orgânico, que eles pastam com os dentes. As bolachas-da-praia têm espinhos claviformes curtos que movem a areia, junto com o material orgânico a ela misturado, por sobre a superfície aboral e dali para baixo, dos lados. As partículas alimentícias diminutas caem por entre os espinhos, e os tratos ciliados da superfície oral as levam para a boca.

Figura 22.22 A. Estrutura interna de um ouriço-do-mar; sistema hidrovascular em cor bronze. **B.** Detalhe de parte do endoesqueleto.

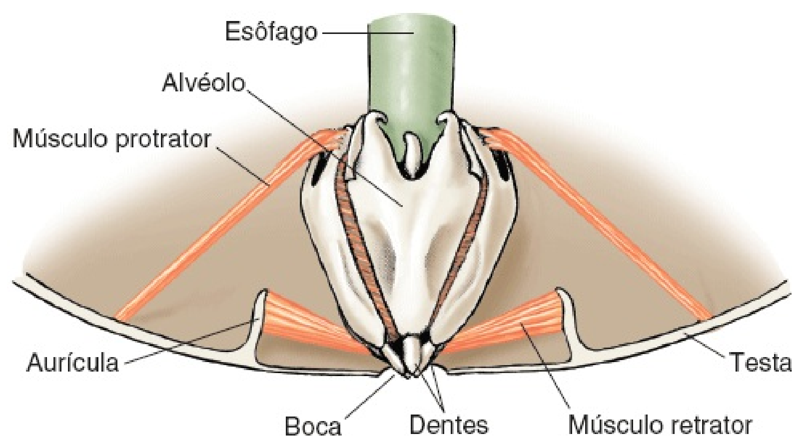


Figura 22.23 Lanterna de Aristóteles, um mecanismo complexo usado pelos ouriços-do-mar para mastigar o alimento. Cinco pares de músculos retratores puxam a lanterna e os dentes para dentro da testa; cinco pares de

músculos protratores empurram a lanterna para baixo e expõem os dentes. Os outros músculos produzem uma variedade de diferentes movimentos. Somente as partes esqueléticas e os músculos mais importantes são mostrados neste diagrama.

Os sistemas hemal e nervoso são basicamente similares àqueles dos asteroides. Os sulcos ambulacrais são fechados, e os canais radiais ambulacrais correm logo abaixo da carapaça, um em cada área ambulacral (Figura 22.22). As ampolas dos pés estão posicionadas internamente à testa, e cada ampola geralmente se comunica com seu respectivo pé por *dois* canais através dos poros da placa ambulacral; consequentemente, tais poros são pareados.

As brânquias peristomiais, se presentes, são de pouca importância na troca gasosa respiratória, com essa função sendo realizada principalmente por outros pódios. Embora as brânquias pareçam prover algum oxigênio para os músculos associados à lanterna de Aristóteles, elas parecem funcionar primariamente para acomodar mudanças de pressão no celoma da faringe durante os movimentos de alimentação do complexo da lanterna. Nos ouriços irregulares, os pódios respiratórios têm paredes finas, são achatados ou lobulados, e arranjados em áreas ambulacrais chamadas **petaloides** na superfície aboral. Os petaloides formam o que parece ser uma flor no topo floral das bolachas-da-praia (ver Figura 22.20). Os ouriços irregulares também têm pódios curtos com ventosas e que passam por poros únicos nas áreas ambulacrais e, às vezes, áreas interambulacrais; esses pódios atuam na manipulação do alimento.

Os sexos são separados, e ambos óvulos e espermatozoides são liberados no mar para fertilização externa. Alguns, como certos ouriços Cidaroida, incubam seus jovens em depressões entre os espinhos. **Larvas equinoplúteas** (Figura 22.12D) de ouriços não incubadores podem viver no plâncton por vários meses e, então, sofrem metamorfose tornando-se jovens ouriços (ver Figura 8.10).

Classe Holothuroidea

Em um filo caracterizado por animais excêntricos, a classe Holothuroidea (veja pepinos-do-mar) contém membros que, tanto do ponto de vista estrutural como fisiológico, estão entre os mais estranhos. Esses animais têm uma semelhança notável com os vegetais dos quais receberam o nome (Figura 22.24). Comparados com outros equinodermos, os holoturoides são bastante alongados no eixo oral-aboral, e os ossículos são bastante reduzidos na maioria; consequentemente, esses animais têm corpo mole. Algumas espécies rastejam sobre o fundo, outras são encontradas sob rochas e algumas são cavadoras.



Figura 22.24 Pepinos-do-mar (classe Holothuroidea). **A.** Comum ao longo da costa pacífica da América do Norte, *Parastichopus californicus* cresce até 50 cm de comprimento. Seus pés tubulares do lado dorsal estão reduzidos a papilas e verrugas. **B.** Em acentuado contraste com a maior parte dos pepinos-do-mar, os ossículos da superfície de *Psolus chitonoides* formam uma armadura de placas. A superfície ventral é uma sola achatada, mole e rastejante, e a boca (circundada por tentáculos) e o ânus voltam-se para o lado dorsal. **C.** Pés tubulares são encontrados em todas as áreas ambulacrais de *Cucumaria miniata*, mas são mais bem desenvolvidos no seu lado ventral, mostrado aqui.

Há aproximadamente 1.150 espécies atuais de holoturoides. As espécies comuns existentes ao longo da costa leste da América do Norte são *Cucumaria frondosa* (L. *cucumis*, pepino), *Sclerodactyla briareus* (Gr. *skleros*, duro, + *daktylos*, dedo) (ver Figura 22.26), e a translúcida e cavadora *Leptosynapta* (Gr. *leptos*, delgada, + *synapsis*, agregada). Ao longo da costa do Pacífico, há várias espécies de *Cucumaria* (Figura 22.24C) e *Parastichopus* (Gr. *para*, ao lado, + *stichos*, linha ou

fileira, + *pous*, *podos*, pé) (Figura 22.24A) de um extraordinário marrom-avermelhado e com papilas muito grandes.

Forma e função

A parede do corpo é geralmente coriácea, com ossículos diminutos embutidos nela (Figura 22.25), embora umas poucas espécies tenham ossículos grandes, formando uma armadura dérmica (Figura 22.24B). Devido à forma corporal alongada dos pepinos-do-mar, eles tipicamente se deitam sobre um dos lados. A parede corporal contém músculos circulares e longitudinais ao longo dos ambulacros.

Em algumas espécies, os pés tubulares locomotores estão igualmente distribuídos pelas cinco áreas ambulacrais (Figura 22.24C) ou espalhados por todo o corpo, mas muitas têm pés tubulares bem desenvolvidos apenas nas áreas ambulacrais normalmente voltadas para o substrato (Figura 22.24A e B). Assim, uma simetria bilateral secundária está estabelecida, muito embora de origem bem diferente daquela dos ouriços irregulares. O lado voltado para o substrato tem três áreas ambulacrais e é denominado **sola**; pés das áreas ambulacrais dorsais, se presentes, geralmente são desprovidos de ventosas e podem ser modificados em papilas sensoriais. Todos os pés tubulares , exceto os tentáculos orais, podem faltar em espécies cavadoras. Os tentáculos orais são 10 a 30 pés tubulares modificados e retráteis, dispostos ao redor da boca.

A cavidade celomática dos pepinos-do-mar é espaçosa, preenchida de líquido e com muitos celomócitos. O celoma cheio de líquido agora serve como um esqueleto hidrostático. Os ossículos dérmicos são pequenos e não conectados uns aos outros, de modo que não mais formam um endoesqueleto.

O sistema digestivo esvazia-se posteriormente em uma **cloaca** muscular (Figura 22.26). Uma **árvore respiratória** composta de dois tubos longos altamente ramificados também se abre na cloaca, que bombeia água do mar para dentro dela. A árvore respiratória serve tanto para a respiração como para a excreção e não está presente em nenhum outro grupo de equinodermos atuais. As trocas gasosas também ocorrem através da parede do corpo e dos pés tubulares.

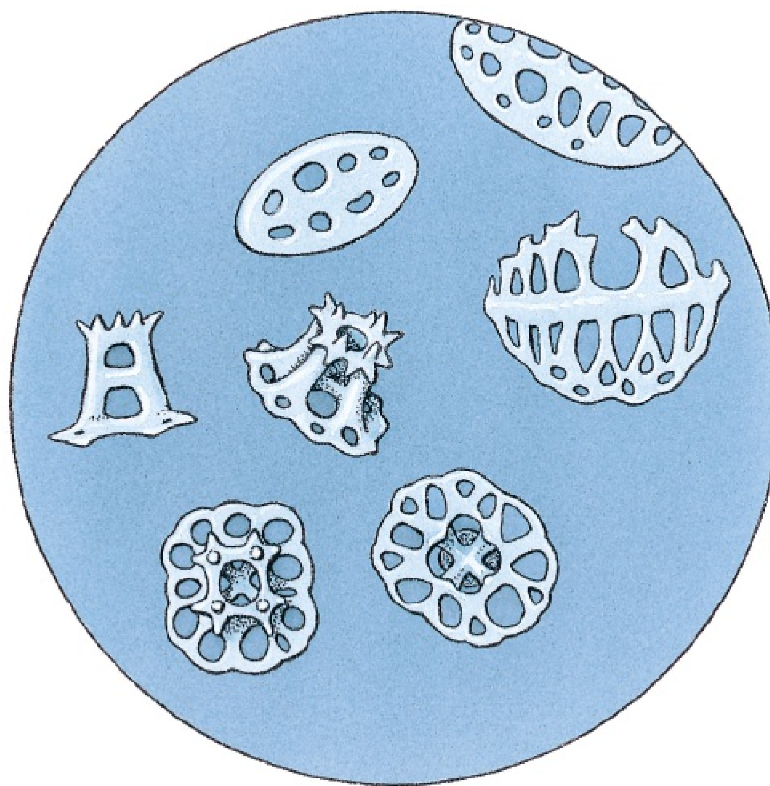


Figura 22.25 Ossículos de pepinos-do-mar são geralmente corpúsculos microscópicos enterrados na derme coriácea. Eles podem ser extraídos desse tecido com água sanitária e são características taxonômicas importantes. Os ossículos mostrados aqui, em forma de placas e botões, são de *Holothuria difficilis*. Eles ilustram a estrutura reticulada (estereoma) observada nos ossículos de todos os equinodermos em algum estágio de seu desenvolvimento (250×).

O sistema hemal é mais desenvolvido em holoturoides que em outros equinodermos. O sistema hidrovascular é peculiar pelo fato de o madreporito situar-se livre dentro do celoma.

Os sexos são geralmente separados, mas alguns holoturoides são hermafroditas. Entre os equinodermos, apenas os pepinos têm uma única gônada. A gônada é geralmente na forma de um ou dois conjuntos de túbulos que se unem ao gonoduto.

A fertilização é externa, e a larva livre-nadante é chamada de **auriculária** (Figura 22.12E). Algumas espécies incubam seus jovens dentro ou em algum lugar do corpo.

Figura 22.26 Anatomia do pepino-do-mar *Sclerodactyla*. **A.** Vista interna. *Em vermelho*, sistema hemal. **B.** Vista externa.

Comportamento e ecologia

Os pepinos-do-mar são animais vagarosos, deslocando-se, em parte, por meio dos pés tubulares ventrais e, em parte, por ondas de contração da musculatura da parede do corpo. Muitas espécies sedentárias capturam partículas de alimento em suspensão que aderem ao muco produzido pelos tentáculos orais ou coletam-nas da superfície ao seu redor. Eles então enfiam seus tentáculos dentro da faringe, um após o outro, e retiram deles a comida capturada (Figura 22.27A). Outros rastejam sobre o substrato, explorando o fundo do mar com seus tentáculos (Figura 22.27B).

Os pepinos-do-mar têm um poder peculiar do que parece ser uma automutilação, mas que, na realidade, é um mecanismo de defesa. Quando irritadas ou submetidas a condições desfavoráveis, muitas espécies podem expulsar parte de suas vísceras com uma forte contração muscular, que pode ou romper a parede do corpo ou everter seu conteúdo pelo ânus. As partes perdidas são logo regeneradas. Certas espécies têm os túbulos cuvierianos, anexados à parte posterior da árvore respiratória e, quando expelidos, podem emaranhar um inimigo (Figura 22.27C). Esses túbulos tornam-se longos e pegajosos após sua expulsão, e alguns contêm toxinas.



Figura 22.27 A. *Eupentacta quinquesemita* estende seus tentáculos para coletar material particulado na água, depois os coloca, um a um, dentro da boca e retira o alimento aderido a eles. **B.** Tentáculos peltados de *Parastichopus californicus* são usados para coletar depósitos do fundo. **C.** *Bohadschia argus* expele seus túbulos de Cuvier, partes modificadas de sua árvore respiratória, quando é perturbado. Esses filamentos pegajosos, contendo toxina, desencorajam potenciais predadores.

Uma relação comensal interessante existe entre certos pepinos-do-mar e o peixe *Carapus*, que usa a cloaca e árvore respiratória do pepino como um abrigo.

Classe Crinoidea

Os crinoides incluem aproximadamente 625 espécies de lírios-do-mar e penas-do-mar (comatulídeos). Como os registros fósseis revelam, os crinoides já foram muito mais numerosos do que hoje. Eles diferem dos outros equinodermos por permanecerem presos ao substrato durante uma grande parte de suas vidas. Os lírios-do-mar têm um corpo em forma de flor no alto de um pedúnculo afixado (Figura 22.28). As penas-do-mar têm braços longos e bastante ramificados, e os adultos são de vida livre, embora possam permanecer no mesmo local por longos períodos (Figura 22.29). Durante a metamorfose, as penas-do-mar tornam-se sésseis e pedunculadas, mas, após alguns meses, destacam-se e tornam-se de vida livre. Muitos crinoides são crinoides de águas profundas, mas as penas-do-mar podem habitar águas rasas, especialmente nas regiões indo-pacífica e do Caribe e Índias Ocidentais, onde os maiores números de espécies ocorrem.

Forma e Função

O disco corporal, ou **cálice**, é coberto com uma pele grossa e flexível **(tégmen)** que contém placas calcárias. A epiderme é muito pouco desenvolvida. Cinco braços flexíveis ramificam-se para formar muitos outros braços, cada um com muitas **pínulas** laterais arranjadas como barbelas de uma pena de ave (Figura 22.28). Um cálice e braços formam a **coroa**. As formas sésseis têm um **pedúnculo** articulado longo, ligado à superfície aboral do corpo. Esse pedúnculo é composto de placas de aparência articulada e pode apresentar **cirros**. O madreporito, os espinhos e as pedicelárias estão ausentes.

Sua superfície superior (oral) contém uma boca, que se abre para dentro em um curto esôfago, do qual um longo intestino com divertículos continua aboralmente por uma certa distância e, então, faz uma volta completa para um **ânus**, que pode estar na ponta de um cone elevado (Figura 22.28B). Os **sulcos ambulacrais** são abertos e ciliados e servem para levar o alimento à boca (Figura 22.28B). Alguns pés tubulares sem ventosas margeiam os sulcos ambulacrais, que se estendem até as pínulas. Com a ajuda dos pés tubulares e de filamentos mucosos, os crinoides coletam pequenos organismos das águas circundantes.

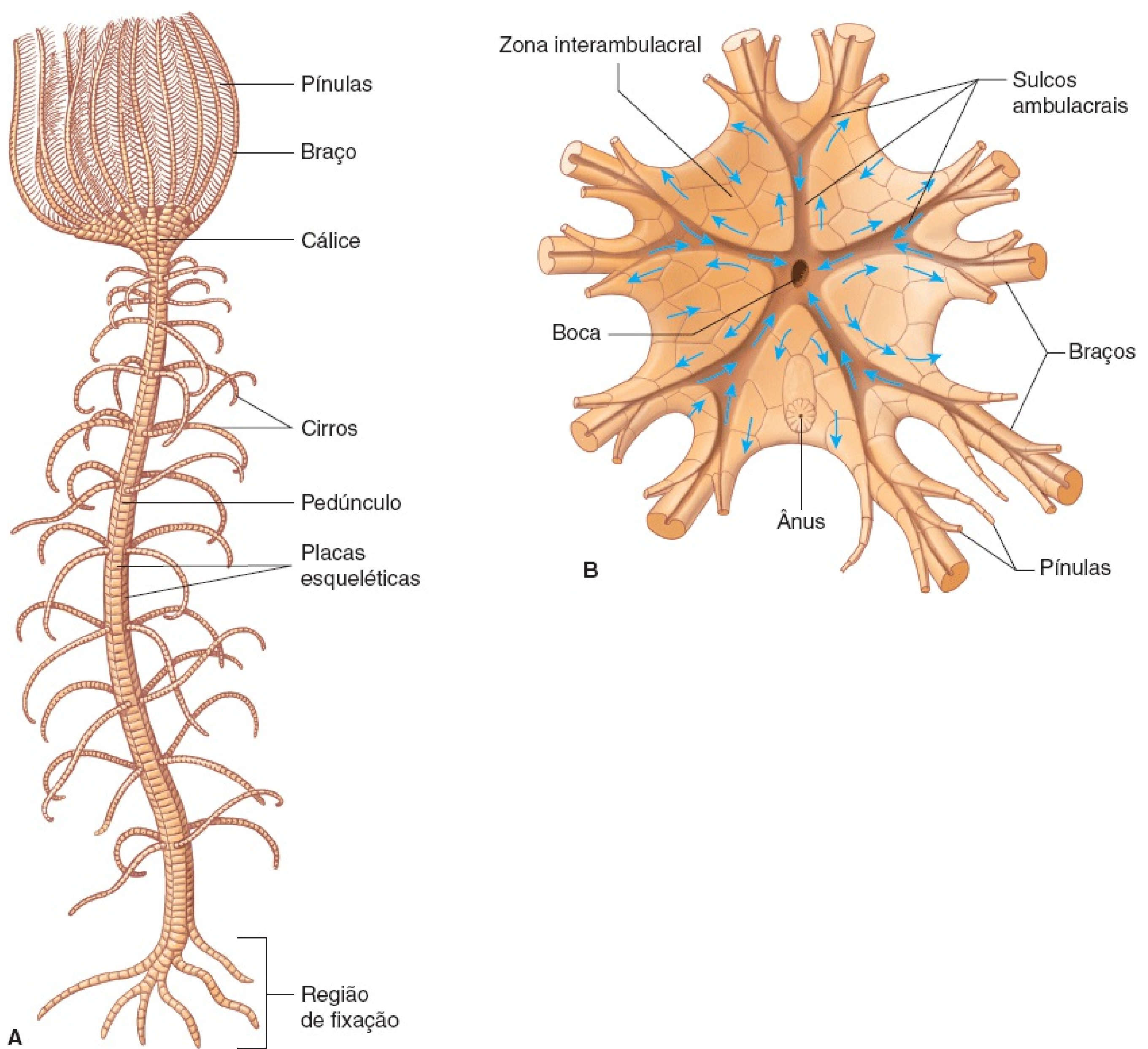


Figura 22.28 Estrutura de crinoide. **A.** Lírio-do-mar (crinoide pedunculado), com parte do pedúnculo. Crinoides atuais têm pedúnculos que raramente excedem 60 cm, mas nas formas fósseis atingiam até 20 m de comprimento. **B.** Vista oral do cálice de um crinoide, *Antedon*, mostrando a direção das correntes ciliares de alimentação. Os sulcos ambulacrais com pódios partem da boca e percorrem os braços e as pínulas ramificadas. As partículas de alimento que tocam os pódios são lançadas para dentro dos sulcos ambulacrais e conduzidas à boca, aderidas ao muco, por correntes ciliares poderosas. As partículas que caem sobre as áreas interambulacrais são, inicialmente, conduzidas por cílios em direção à boca, depois para fora até cair da borda, mantendo o disco oral limpo.



Figura 22.29 *Comantheria briareus* são crinoides encontrados nos recifes de coral do Pacífico. Eles estendem seus braços na água para coletar partículas de alimento, tanto durante o dia como à noite.

O sistema hidrovascular segue o plano básico de equinodermos. Contudo, o sistema funciona inteiramente usando o líquido celômico existente. Não há madreporito para permitir a troca de líquido com o meio externo. O sistema nervoso tem um anel oral e um nervo radial que corre ao longo de cada braço. As redes nervosas aboral e entoneural são bem mais desenvolvidas em crinoides que em muitos outros equinodermos. O sistema inerva os pés, que proliferam ao longo das pínulas, executando tanto a tomada de alimento como funções sensoriais. Os órgãos sensoriais adicionais são escassos e simples.

Os sexos são separados. As gônadas são massas simples de células na cavidade genital dos braços e pínulas. Os gametas são eliminados sem dutos através de uma ruptura nas paredes pinulares. A incubação ocorre em algumas formas. As larvas **doliolárias** (Figura 22.12F) são livre-nadantes por um certo tempo antes de se anexarem e se metamorfosearem.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Filogenia

Os equinodermos deixaram um extenso registro fóssil e evoluíram 26 formas anatomicamente distintas de corpo, as quais contam para definir as 20 classes reconhecidas atualmente. Muitas delas foram extintas pelo final da Era Paleozoica, e apenas cinco sobrevivem até hoje. Com base nas larvas bilaterais e nas formas fósseis bilateralmente simétricas descobertas recentemente, parece que os equinodermos ancestrais eram bilaterais e que seu celoma tinha três pares de compartimentos (trimérico ou tripartido). Dois clados principais dos equinodermos antigos desenvolveram-se, um bilateral e coletor de depósitos e o outro simétrico radialmente e coletor de suspensão.

Os ancestrais dos equinodermos existentes eram sésseis, tornaram-se radiais como uma adaptação a esse tipo de vida e, então, originaram grupos vágeis. A Figura 22.3 é consistente com tal hipótese para os táxons mais intimamente aparentados com as formas modernas. Ela mostra placas endoesqueléticas com estrutura estereômica e a presença de sulcos ciliados externos para a alimentação, como condições primordiais de um equinodermo (ou pré-equinodermo). Os carpoides extintos (Figura 22.30A) tinham ossículos estereômicos, mas não eram radialmente simétricos, e o *status* do seu sistema hidrovascular, se este já existia, é incerto. Os helicoplacoides fósseis (Figura 22.30B) mostram uma evidência de três sulcos ambulacrais verdadeiros, e a boca localizada lateralmente. Nós mostramos ambos os grupos como equinodermos que divergiram precocemente (Figura 22.3).

A fixação ao substrato através da superfície aboral teria sido selecionada em benefício da simetria radial, explicando a origem do subfilo Pelmatozoa, cujos membros atuais são os crinoides. Ambos Cystoidea (extintos) e Crinoidea eram primitivamente presos ao substrato por um pedúnculo aboral. Um ancestral que se tornou vágil e voltou seu lado oral para o substrato teria originado o subfilo Eleutherozoa.

A filogenia dentro de Eleutherozoa é controversa. A maioria dos pesquisadores concorda que equinoides e holoturoides formam um clado, mas as opiniões divergem quanto às relações entre ofiuroides e asteroides. A Figura 22.3 ilustra a visão de

que os ofiuroides originaram-se após o fechamento dos sulcos ambulacrais, mas esse esquema trata a evolução dos cinco raios ambulacrais (braços) nos ofiuroides e asteroides como eventos independentes. Por outro lado, se ofiuroides e asteroides formam um único clado, então os sulcos ambulacrais fechados devem ter sido perdidos nos asteroides, ou evoluído separadamente nos ofiuroides e no ancestral comum de equinoides e holoturoides.

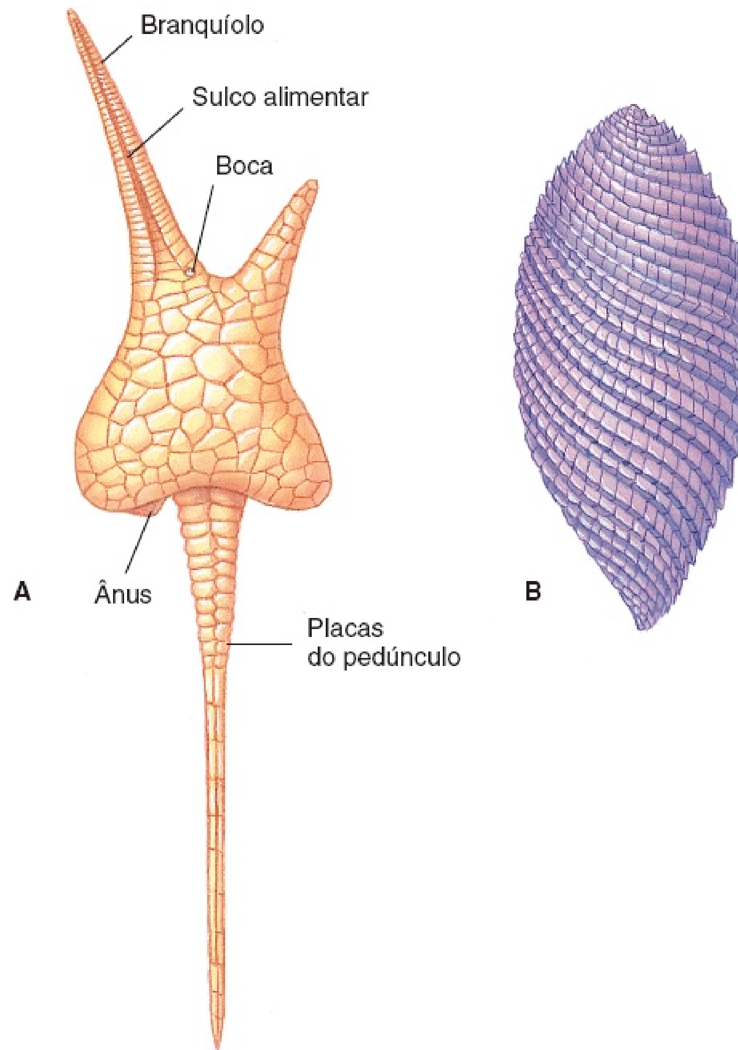


Figura 22.30 A. *Dendrocystites*, um carpoide (subfilo Homalozoa) com um braquíolo. Braquíolos são assim chamados para distinguir-se dos braços mais robustos dos asteroides, ofiuroides e crinoides. Os carpoides apresentavam alguns caracteres interpretados como sendo de cordados. **B.** *Helicoplacus*, um helicoplacoide, tinha três áreas ambulacrais e, aparentemente, um sistema hidrovascular. É o grupo-irmão dos equinodermos atuais.

Classificação do filo Echinodermata

Há cerca de 7.000 espécies atuais e 20.000 espécies extintas ou fósseis de Echinodermata. A classificação tradicional inclui todas as formas que se deslocam e que tinham a superfície oral voltada para o substrato no subfilo Eleutherozoa, o qual contém a maior parte das espécies atuais. O outro subfilo, Pelmatozoa, acomodava principalmente formas pedunculadas e a superfície oral voltada para cima; a maioria das classes extintas e os Crinoidea atuais pertencem a esse grupo. Embora outras classificações tenham sustentação consistente, a análise cladística fornece evidência de que os dois subfilos tradicionais são monofiléticos. A lista aqui apresentada inclui apenas os grupos com espécies atuais.

Subfilo Pelmatozoa (Gr. *pelmatos*, um pedúnculo, + *zōon*, animal). Corpo em forma de taça ou cálice com a superfície aboral conectada a um pedúnculo durante parte da vida ou toda a vida; superfície oral voltada para cima; sulcos ambulacrais abertos; madreporito ausente; boca e ânus sobre a superfície oral; várias classes fósseis mais a classe Crinoidea atual.

Classe Crinoidea (Gr. *krinon*, lírio + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **lírios-do-mar** e **penas-do-mar**. Cinco braços que se ramificam junto à base e com pínulas; sulcos ambulacrais ciliados na superfície oral com pés tubulares tentaculiformes para coleta de alimento; espinhos, madreporito e pedicelárias

ausentes. Exemplos: *Antedon*, *Comantheria* (Figura 22.29).

Subfilo Eleutherozoa (Gr. *eleutheros*, livre, não preso, + *zōon*, animal). Corpo em forma de estrela, globular, discoide, ou de pepino; superfície oral voltada para o substrato ou eixo oral-aboral paralelo ao substrato; corpo com ou sem braços; sulcos ambulacrais abertos ou fechados.

Classe Asteroidea (Gr. *aster*, estrela, + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **estrelas-do-mar**. Forma de estrela, com braços não muito diferenciados do disco central; sulcos ambulacrais abertos, com pés tubulares no lado oral; pés tubulares frequentemente com ventosas; ânus e madreporito aborais; pedicelárias presentes. Exemplos: *Orthasterias, Pisaster* (ver anteriormente). Esse grupo inclui os membros anteriormente colocados na **classe Concentricycloidea** (L. *cum*, juntos, + *centrum*, centro [com um centro comum], + Gr. *kyklos*, círculo, + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **lírios-do-mar**. Corpo discoide, com espinhos marginais, porém sem braços; placas esqueléticas concentricamente arranjadas; anel de pés sem ventosas, próximo à margem do corpo; hidroporo presente; trato digestivo presente ou ausente, sem ânus. Exemplo: *Xyloplax* (Figura 22.13).

Classe Ophiuroidea (Gr. *ophis*, serpente, + *oura*, cauda, + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **estrelas-quebradiças** e **estrelas-de-cestas**. Forma de estrela, com braços nitidamente demarcados em relação ao disco central; sulcos ambulacrais fechados, cobertos por ossículos; pés tubulares sem ventosas e não usados para locomoção; pedicelárias ausentes; ânus ausente. Exemplos: *Ophiura* (Figura 22.14A), *Gorgonocephalus* (Figura 22.17B).

Classe Echinoidea (Gr. *echinos*, ouriço-do-mar, ouriço-cacheiro, + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **ouriços-do-mar**, ***Clypeaster*** e **bolachas-da-praia**. Corpo mais ou menos globular ou discoide, sem braços; esqueleto compacto, ou testa, com placas que se encaixam firmemente; espinhos móveis; sulcos ambulacrais fechados; pés tubulares com ventosas; pedicelárias presentes. Exemplos: *Arbacia*, *Strongylocentrotus* (Figura 22.19), *Lytechinus*, *Mellita*.

Classe Holothuroidea (Gr. *holothourion*, pepino-do-mar, + *eidos*, forma, + *ea*, caracterizado por): **pepinos-do-mar**. Forma de pepino, sem braços; espinhos ausentes; ossículos microscópicos embutidos na parede muscular espessa; ânus presente; sulcos ambulacrais fechados; pés tubulares com ventosas; tentáculos circum-orais (pés tubulares modificados); pedicelárias ausentes; madreporito interno. Exemplos: *Sclerodactyla*, *Parastichopus*, *Cucumaria* (Figura 22.24C).

Diversificação adaptativa

A diversificação dos equinodermos tem sido limitada por seus caracteres mais importantes: simetria radial, sistema hidrovascular e endoesqueleto dérmico. Se seus ancestrais tinham um cérebro e órgãos sensoriais especializados, estes foram perdidos na adoção da simetria radial. Só recentemente os estudos de expressão gênica começaram a ajudar os pesquisadores a identificar estruturas como o eixo anteroposterior nos equinodermos adultos. A melhor evidência disponível atualmente sugere que a superfície oral é anterior e a aboral, posterior. Segundo essa hipótese, os braços representam zonas laterais de crescimento.

Os equinodermos diversificaram-se no *habitat* bentônico. Há muitas formas rastejantes que são filtradoras, herbívoras e comedoras de depósitos e carniça; formas pelágicas são muito raras. O sucesso relativo dos asteroides como predadores é impressionante e, provavelmente, atribuível a o quão eles exploraram o mecanismo hidráulico de seus pés tubulares.

O plano corporal básico dos equinodermos parece ter limitado seriamente suas oportunidades evolutivas para se tornarem parasitos. De fato, o mais móvel dos equinodermos, os ofiuroides, que são também os mais capacitados para inserir seus corpos em espaços pequenos, constituem o único grupo com número significativo de espécies comensais.

FILO HEMICHORDATA

Hemichordata (Gr. *hemi*, metade, + *chorda*, corda) incluem os animais marinhos que, antigamente, foram considerados como um subfilo dos cordados devido à presença de fendas faríngeas e de uma notocorda rudimentar. Entretanto, a assim chamada notocorda dos hemicordados é, na verdade, um divertículo bucal (denominado **estomocorda**, o que significa "corda oral") e não homólogo à notocorda dos cordados. Portanto, os hemicordados são classificados em um filo à parte.

Os hemicordados são criaturas bentônicas vermiformes, que vivem geralmente em águas rasas. Algumas espécies coloniais vivem em tubos que elas mesmas secretam. A maioria é sedentária ou séssil. Sua distribuição é, praticamente, cosmopolita, porém seus hábitos pouco conspícuos e corpo frágil dificultam sua coleta.

Características do filo Hemichordata

- Corpo dividido em **probóscide**, **colarinho** e **tronco**; **divertículo bucal** na parte posterior da probóscide
- Hábitos vágil e escavador nos Enteropneusta; pterobrânquios sésseis, a maioria colonial, vivendo em tubos secretados
- Vida livre
- Simétricos bilateralmente, corpo mole; vermiforme ou pequeno e compacto com estolão para fixação
- Triploblástico
- Bolsa celomática única na probóscide, mas bolsas pareadas no tronco e no colarinho
- Epiderme ciliada
- Sistema digestivo completo
- Músculos longitudinais e circulares na parede corporal em alguns
- Plexo nervoso subepidérmico espessado para formar os cordões nervosos dorsal e ventral, com um anel conectivo no colarinho; algumas espécies com **cordão nervoso dorsal** oco
- Neurônios sensoriais da probóscide, provavelmente, funcionam na quimiorrecepção
- Formam colônias por brotamento assexuado nos pterobrânquios; reprodução assexuada por fragmentação nos enteropneustos
- Sexos separados em Enteropneusta, com gônadas que se projetam para o interior da cavidade do corpo; larva tornária em alguns Enteropneusta
- Um único **glomérulo** conectado aos vasos sanguíneos pode ter funções excretoras e é considerado um metanefrídio
- Sistema respiratório e de alimentação por filtração de **fendas faríngeas** (poucas ou nenhuma nos pterobrânquios) liga a faringe ao meio externo
- Sistema circulatório formado por vasos dorsal e ventral e um coração dorsal

Existem duas classes. Os membros da classe Enteropneusta (Gr. *enteron*, intestino, + *pneustikos*, relativo à ou para a respiração) atingem de 20 mm a 2,5 cm de comprimento. Os membros da classe Pterobranchia (Gr. *pteron*, asa, + *branchia*, brânquias) são menores, geralmente de 1 a 12 mm, excluindo seu pedúnculo. Cerca de 75 espécies de enteropneustos e três pequenos gêneros de pterobrânquios são reconhecidos.

Os hemicordados têm o celoma tripartido.

Classe Enteropneusta

Os enteropneustos são animais vermiformes lentos, que vivem, geralmente, em galerias e sob pedras nos baixios lodosos das regiões entremarés. Os gêneros *Balanoglossus* (Gr. *balanos*, fruto do carvalho, + *glōssa*, língua) e *Saccoglossus* (Gr. *sakkos*, saco + *glōssa*, língua) são os mais comuns (Figura 22.31).

Forma e função

O corpo revestido por muco é dividido em três regiões distintas: uma probóscide em forma de língua, um colarinho curto e um tronco longo (protossomo, mesossomo e metassomo).

Probóscide. A probóscide é a parte ativa do animal. Ela vasculha o lodo, examina o ambiente circundante e coleta o alimento através de filamentos de muco na sua superfície. As partículas de alimento são transportadas para um sulco na borda do colarinho, e depois para a boca, na face ventral, por meio de cílios, sendo então engolidas. As partículas maiores podem ser rejeitadas por meio do fechamento da boca pela borda do colarinho (Figura 22.32). Além disso, para os coletores de depósitos descritos anteriormente, os enteropneustas também usam um órgão ciliado pré-oral e fendas branquiais para alimentação por filtração. Eles podem usar simultaneamente a alimentação por depósito e por filtração.

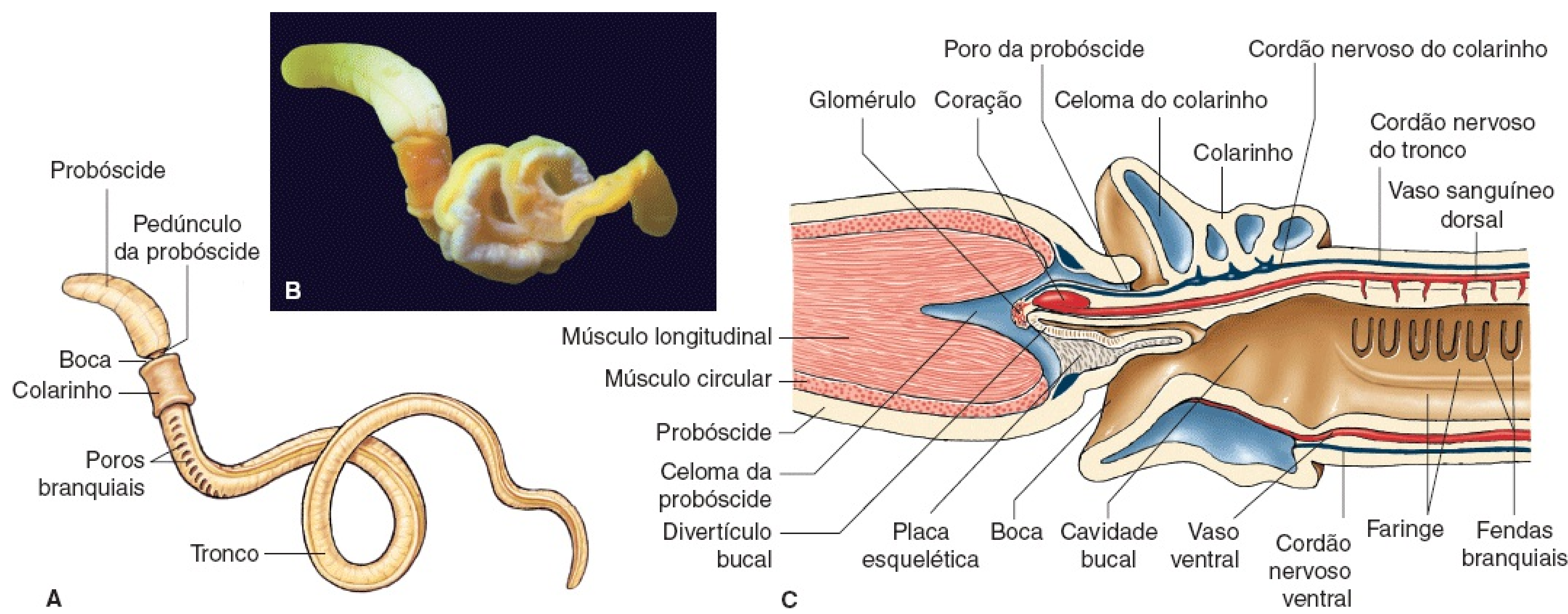


Figura 22.31 *Saccoglossus*, um enteropneusto (Hemichordata, classe Enteropneusta). **A.** Vista lateral externa. **B.** Animal vivo. **C.** Corte longitudinal através da extremidade anterior.

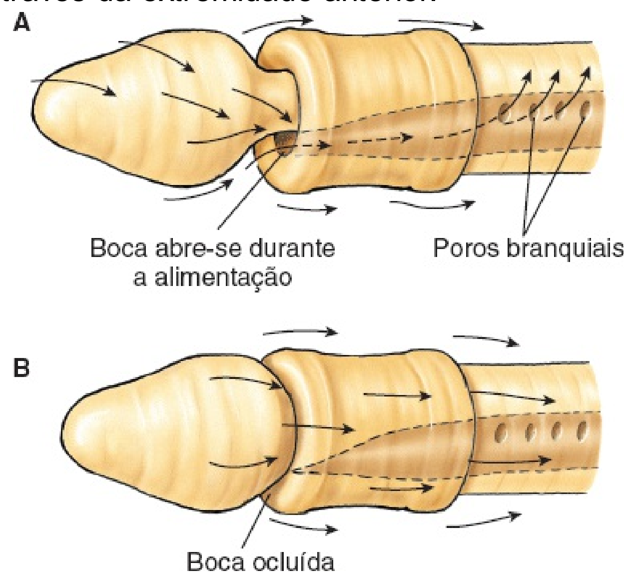


Figura 22.32 Correntes alimentares de hemicordados enteropneustos. **A.** Vista lateral de um enteropneusto com a boca aberta, mostrando a direção das correntes geradas pelos cílios na probóscide e no colarinho. As partículas do alimento são direcionadas para a boca e tubo digestivo. Partículas rejeitadas movem-se para a parte externa do colarinho. A água sai pelas fendas faríngeas. **B.** Quando a boca está fechada, todas as partículas são rejeitadas e passam pelo colarinho. Hemicordados não cavadores e alguns cavadores utilizam esse método alimentar.

Os habitantes de galerias usam suas probóscides para escavar, introduzindo-a no lodo ou na areia, deixando para os cílios e o muco o trabalho de empurrar a areia para trás. Eles também podem ingerir a areia e o lodo conforme cavam, extraindo o seu conteúdo orgânico. Constroem galerias em forma de U revestidas por muco, geralmente com duas aberturas entre 10 e 30 cm de distância, com a base do U a 50 ou 75 cm abaixo da superfície. Podem projetar a probóscide para fora da abertura anterior a fim de capturar o alimento. A defecação é feita pela abertura posterior e evidenciada pelo acúmulo de fezes na forma de característicos montículos espiralados, uma pista certa para denunciar a localização das galerias.

Na região posterior da probóscide existe um pequeno saco celômico (a protocele), no qual se estende o **divertículo bucal**, uma evaginação estreita do tubo digestivo em fundo cego, que se estende para a frente, na direção da região da boca, e que foi anteriormente considerada uma notocorda. Um canal estreito liga a protocele a um **poro na probóscide** e ao meio externo (Figura 22.31C). As cavidades celômicas pareadas, no colarinho, também se abrem em poros. A probóscide e o colarinho podem ser enrijecidos para auxiliar na escavação através da entrada de água pelos poros nos sacos celômicos. A contração da musculatura do corpo força, então, o excesso de água para fora através das fendas branquiais, reduzindo a

pressão hidrostática e permitindo ao animal mover-se para a frente.

Sistema branquial. Uma fileira de **poros branquiais** localiza-se dorsolateralmente em cada lado do tronco, logo atrás do colarinho (Figura 22.32A). Os poros abrem-se a partir de uma série de câmaras branquiais, que, por sua vez, conectam-se a uma série de **fendas branquiais** em forma de U nas laterais da faringe (Figura 22.31C). Não há brânquias nas fendas branquiais, mas alguma troca de gases respiratórios ocorre no epitélio branquial vascular, bem como na superfície do corpo. As correntes ciliares mantêm um suprimento fresco de água que se move da boca através da faringe e das fendas e câmaras branquiais para o exterior.

Alimentação e sistema digestivo. Os hemicordados alimentam-se por meio da ação dos cílios e do muco. O alimento é capturado pelo muco na probóscide e no colarinho. Os cílios movem o alimento para a boca na região ventral, faringe e esôfago e, posteriormente, para o intestino onde ocorrem a digestão e a absorção.

Sistemas circulatório e excretor. Um vaso mediano dorsal transporta o sangue incolor para frente sobre o intestino. No colarinho, esse vaso expande-se em um seio e uma vesícula cardíaca, acima do divertículo bucal. O sangue penetra, então, em uma rede de seios sanguíneos denominada **glomérulo**, que circunda parcialmente essas estruturas (Figura 22.31C). O glomérulo tem função excretora e é homólogo ao complexo axial dos equinodermos. O sangue segue para a região posterior através de um vaso ventral, localizado abaixo do intestino, passando através de extensos seios para o intestino e para a parede do corpo.

Sistemas nervoso e sensorial. O sistema nervoso é formado, principalmente, por uma rede subepitelial, ou plexo, de células nervosas e fibras, ao qual os processos das células epiteliais se conectam. Os espessamentos dessa rede formam os cordões nervosos dorsal e ventral, que se unem posteriormente ao colarinho por um anel conectivo. O cordão dorsal prossegue para o interior do colarinho, suprindo o plexo da probóscide com numerosas fibras. O cordão nervoso dorsal **(neurocorda)** é formado por uma invaginação do ectoderma e é oco em algumas espécies. Essa similaridade notável com o padrão dos cordados é tomada como evidência de homologia com o cordão nervoso dorsal dos Chordata, porém nem todos os pesquisadores aceitam tal interpretação. A neurocorda contém células nervosas gigantes com processos que correm para o tronco. Esse sistema de plexos nervosos é muito similar àquele dos cnidários e equinodermos.

Os receptores sensoriais incluem as células neurossensoriais por toda a epiderme (especialmente na probóscide, onde existe um órgão ciliado pré-oral que pode ser quimiorreceptor) e células fotorreceptoras.

Sistema reprodutor e desenvolvimento. Nos enteropneustos, os sexos são separados. Embora a maioria das espécies tenha apenas reprodução sexuada, ao menos uma espécie passa por reprodução assexuada. Uma fileira de gônadas dorsolaterais localiza-se em cada lado da porção anterior do tronco. A fecundação é externa e, em algumas espécies, desenvolve-se uma larva **tornária** ciliada. Em certos estágios, essa larva é tão parecida com a larva bipinária dos equinodermos que, no passado, foi considerada uma larva equinoderma (Figura 22.33). *Saccoglossus*, comum nas águas americanas, apresenta desenvolvimento direto sem o estágio de tornária.

Classe Pterobranchia

O plano básico da classe Pterobranchia é semelhante àquele do Enteropneusta, mas determinadas diferenças estruturais refletem o modo de vida sedentário dos pterobrânquios. O primeiro pterobrânquio registrado foi coletado pela famosa expedição *Challenger* realizada entre 1872 e 1876. Apesar de ter sido incluído entre Polyzoa (Entoprocta e Ectoprocta), posteriormente suas afinidades com os hemicordados foram reconhecidas. São conhecidos apenas três gêneros (*Atubaria*, *Cephalodiscus* e *Rhabdopleura*).

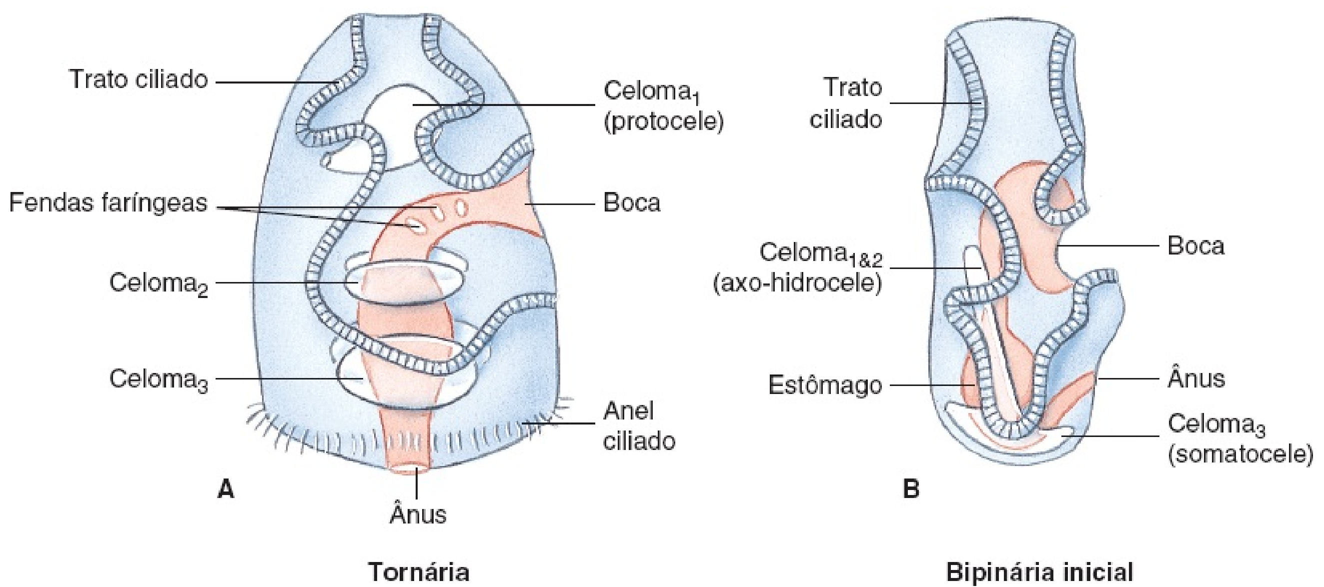


Figura 22.33 Comparação entre **A**, uma tornária de hemicordado, e **B**, uma bipinária de equinodermo.

Os pterobrânquios são animais pequenos, geralmente entre 1 e 7 mm de comprimento, embora o pedúnculo possa ser mais longo. Muitos espécimes de *Cephalodiscus* (Gr. *kephalē*, cabeça + *diskos*, disco) (Figura 22.34) vivem juntos em tubos de colágeno que, frequentemente, formam um sistema anastomosado. No entanto, os zooides não se comunicam e vivem independentemente nos tubos. Através de aberturas nesses tubos, eles distendem suas coroas de tentáculos. Eles se fixam às paredes dos tubos por pedúnculos extensíveis que podem puxar o animal de volta para o interior quando necessário.

O corpo de *Cephalodiscus* é dividido nas três regiões características dos hemicordados – probóscide, colarinho e tronco. Existe apenas um par de fendas branquiais e o tubo alimentar é em forma de U, com o ânus próximo à boca. A probóscide é em forma de escudo. Na base da probóscide existem de cinco a nove pares de braços ramificados com tentáculos, os quais, à semelhança do que ocorre no lofóforo, contêm um prolongamento do compartimento celômico do mesossomo. Os sulcos ciliados nos tentáculos e braços coletam o alimento. Algumas espécies são dioicas e outras monoicas. A reprodução assexuada por brotamento também pode ocorrer.

Em *Rhabdopleura* (Gr. *rhabdos*, bastão + *pleura*, costela, flanco), menor do que *Cephalodiscus*, os indivíduos permanecem agrupados para formar uma colônia de zooides conectados por um estolão e protegidos no interior de tubos secretados (Figura 22.35). Nessas formas, o colarinho tem dois braços ramificados. Não existem fendas branquiais ou glomérulos. Os novos indivíduos são produzidos por brotamento a partir de um estolão basal rastejante que se ramifica no substrato. Nenhum pterobrânquio tem um cordão nervoso tubular no colarinho, mas, em todos os demais aspectos, seu sistema nervoso é similar ao dos Enteropneusta.

Os graptólitos fósseis da Era Paleozoica Média são incluídos frequentemente em uma classe extinta de Hemichordata. Eles são importantes fósseis indicadores dos estratos geológicos Ordoviciano e Siluriano. A inclusão dos graptólitos entre os hemicordados tem sido muito controversa, mas a descoberta de um organismo que parece ser um graptólito vivo confere um forte apoio a essa hipótese. Esse organismo tem sido descrito como uma nova espécie de pterobrânquio, denominada *Cephalodiscus graptolitoides*.

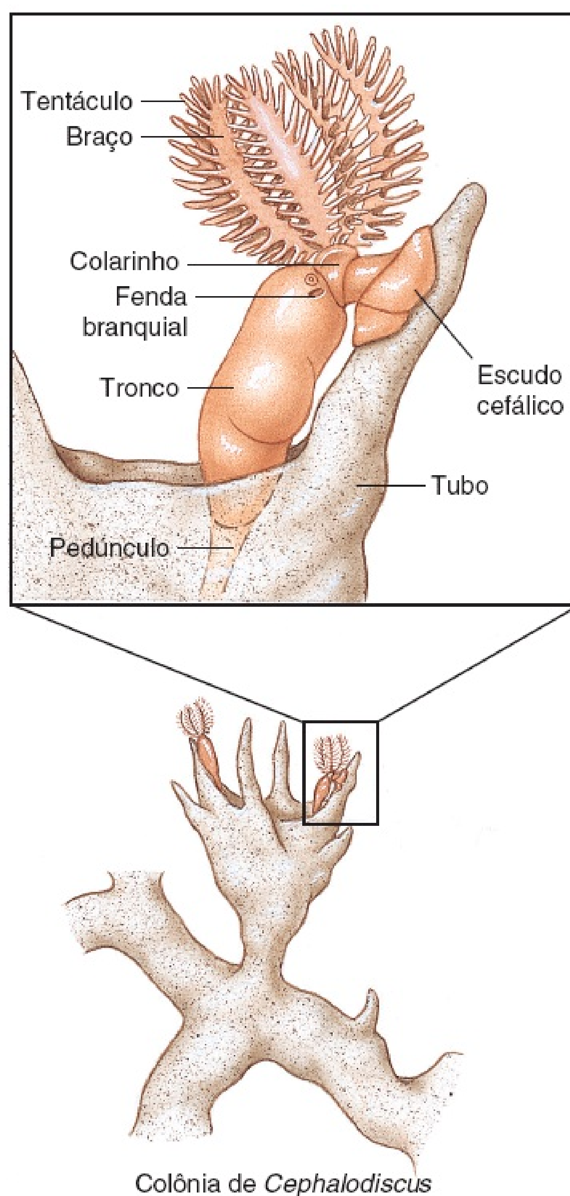


Figura 22.34 *Cephalodiscus*, um hemicordado pterobrânquio. Essas formas diminutas (5 a 7 mm) vivem em tubos onde podem deslocar-se livremente. Tentáculos ciliados direcionam as correntes de alimento e água para a boca.

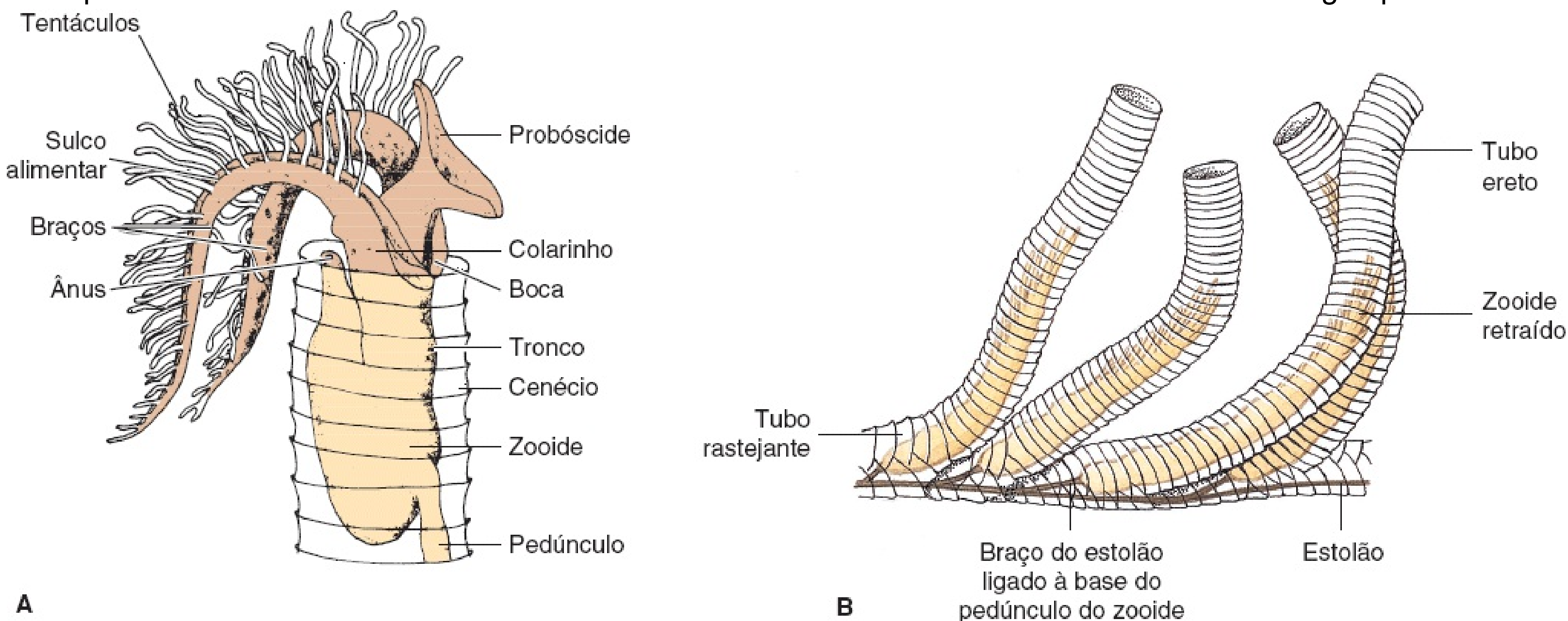


Figura 22.35 A. *Rhabdopleura*, um hemicordado pterobrânquio em seu tubo. Os indivíduos habitam tubos ramificados conectados por estolões e protraem os tentáculos ciliados para se alimentar. **B.** Porção de uma colônia.

FILOGENIA E DIVERSIFICAÇÃO ADAPTATIVA

Há muito tempo, a filogenia dos hemicordados é tida como enigmática. Os hemicordados compartilham características tanto com os equinodermos, como com os cordados. Com os cordados, eles compartilham as fendas faríngeas. Se os hemicordados são o táxon-irmão dos equinodermos, como descrito pela hipótese Ambulacraria (ver Figura 22.1), então as fendas branquiais são uma característica ancestral dos deuterostômios. Presume-se que as fendas branquiais foram perdidas nos hemicordados pterobrânquios e na linhagem ancestral de todos os equinodermos, embora alguns pesquisadores encontrem evidência de fendas branquiais nos equinodermos carpoides extintos. Assim, a perda dessas fendas ocorreu antes de linhagens com membros atuais se ramificarem a partir daquelas de outros equinodermos (Figura 22.3).

A hipótese Ambulacraria une os equinodermos e hemicordados com base em um sistema nervoso epidérmico difuso compartilhado. Portanto, é improvável que o cordão nervoso dorsal curto, um tanto oco, na zona do colarinho dos hemicordados seja homólogo ao cordão nervoso dorsal oco dos cordados.

Um outro caráter filogeneticamente importante é o celoma tripartido compartilhado por hemicordados e equinodermos. Essa característica é adotada, atualmente, para caracterizar os membros de Ambulacraria. O reexame do desenvolvimento das cavidades celômicas de lofoforados e quetognatos indica que, nesses animais, tais cavidades não são homólogas àquelas dos Ambulacraria. O divertículo bucal no teto da boca dos hemicordados, considerado por muito tempo homólogo à notocorda dos cordados, é, atualmente, aceito como uma sinapomorfia dos próprios hemicordados.

A embriogênese inicial dos hemicordados é notavelmente semelhante àquela dos equinodermos, e a larva tornária, nos seus estágios iniciais, é quase idêntica à larva bipinária dos asteroides, sugerindo que os equinodermos formem o grupo-irmão dos hemicordados (ver Figura 22.1). A análise da sequência do DNAr 18S sugere que Enteropneusta não é um grupo monofilético e que os hemicordados são o grupo-irmão de equinodermos.[1] Essa análise coloca os Chordata como táxon-irmão de equinodermos mais o clado dos hemicordados, e outros, dentro do clado Deuterostomia.

Resumo

Os vermes-seta (filo Chaetognatha) são um pequeno grupo, mas um importante componente do plâncton marinho. Eles têm um celoma bem desenvolvido e são predadores eficientes, que capturam outros organismos planctônicos com os dentes e os espinhos quitinosos ao redor da boca. O filo Xenoturbellida acomoda duas espécies de deuterostômios vermiformes com corpos relativamente simples, incluindo um intestino cego.

O filo Equinodermata possui muitas características típicas da divisão Deuterostomia do reino animal. Os equinodermos constituem um importante grupo marinho e são bastante distintos dos outros filos animais. Eles têm simetria pentarradial, mas derivaram de ancestrais bilaterais.

As estrelas-do-mar (classe Asteroidea) podem ser usadas para ilustrar os equinodermos. Elas geralmente têm cinco braços, que se fundem gradualmente com o disco central. Como outros equinodermos, as estrelas são desprovidas de cabeça e têm poucos órgãos sensoriais especializados. A boca está voltada para o substrato. Elas têm ossículos dérmicos estereômicos, pápulas respiratórias e sulcos ambulacrais abertos. Muitas estrelas têm pedicelárias. O sistema hidrovascular é um sistema hidráulico elaborado, embriologicamente derivado de um dos compartimentos celômicos. Ao longo das áreas ambulacrais, ramos do sistema hidrovascular (os pés tubulares) são importantes na locomoção, obtenção de alimento, respiração e excreção. Muitas estrelas-do-mar são predadoras, enquanto outras alimentam-se de pequenas partículas. Os sexos são separados, e o sistema reprodutor é simples. A larva bilateral e livre-nadante passa por uma fase fixa ao substrato, em seguida transforma-se em um jovem radialmente simétrico e, finalmente, liberta-se e passa a ser um adulto vágil.

Os braços da estrela-quebradiça (classe Ophiuroidea) são delgados e nitidamente distintos do disco central. Elas não têm pedicelárias ou ampolas, e os sulcos ambulacrais são fechados. Os pés tubulares não têm ventosas, e o madreporito está na superfície oral. Elas rastejam por meio do movimento dos braços, e seus pés tubulares atuam na obtenção de alimento.

Os ossículos dérmicos da maioria dos ouriços-do-mar (classe Echinoidea) são placas firmemente ajustadas, o corpo é compacto e não há braços. As áreas ambulacrais são fechadas e estendem-se em direção ao polo aboral. Os ouriços-do-mar deslocam-se por meio dos pés tubulares ou espinhos. Alguns ouriços (bolachas-da-praia e ouriços-coração) retornam para a simetria bilateral quando adultos.

Os ossículos dérmicos nos pepinos-do-mar (classe Holothuroidea) são diminutos; portanto, a parede do corpo é mole.

Suas áreas ambulacrais também são fechadas e prolongam-se para o polo aboral. Os holoturoides são bastante alongados no eixo oral-aboral e deitam-se sobre um dos lados do corpo. Como certas áreas ambulacrais posicionam-se caracteristicamente contra o substrato, os pepinos também sofreram algum retorno à simetria bilateral. Os pés tubulares ao redor da boca são modificados em tentáculos, com os quais coletam o alimento. Eles têm uma árvore respiratória interna, e seu madreporito dependura-se livre no celoma.

Os lírios-do-mar e as penas-do-mar (classe Crinoidea) são o único grupo de equinodermos atuais, além dos asteroides, com sulcos ambulacrais abertos. Eles realizam filtração empregando cílios e muco, e mantêm a superfície oral voltada para cima.

As margaridas-do-mar (antiga classe Concentricycloidea) formam um grupo enigmático, atualmente colocado na classe Asteroidea. São animais de corpo circular, têm pés tubulares marginais e dois canais circulares concêntricos em seu sistema hidrovascular.

Os ancestrais dos equinodermos tinham simetria bilateral, mas provavelmente evoluíram para um estágio séssil que se tornou radialmente simétrico e, então, originou as formas de vida livre.

Os membros do filo Hemichordata são vermes marinhos que, no passado, foram classificados como cordados, porque o seu divertículo bucal era considerado como sendo homólogo à notocorda. Como os cordados, a maioria tem fendas branquiais pareadas. As divisões do corpo (probóscide, colarinho e tronco) contêm os compartimentos celômicos típicos dos deuterostômios (protocele, mesocele e metacele). A classe Enteropneusta dos hemicordados inclui coletores por depósito e filtração, bem como vermes cavadores que capturam alimento usando o muco e os cílios de sua probóscide. Os membros da classe Pterobranchia vivem em tubos e também usam muco e cílios para se alimentarem, mas eles capturam o alimento com os tentáculos. Os hemicordados são importantes filogeneticamente porque têm afinidades com os cordados e equinodermos. Junto com os equinodermos, eles formam o clado Ambulacraria. Alguns trabalhos sugerem que Ambulacraria com os curiosos *Xenoturbellida* vermiformes formam o grupo-irmão de cordados.

Questões de revisão

1. Como os quetognatos se alimentam?
2. Dados moleculares indicam que *Xenoturbella* é um deuterostômio. Há caracteres morfológicos correspondentes?
3. Qual o conjunto de caracteres que os equinodermos têm e que não ocorrem em nenhum outro filo?
4. Como se sabe que equinodermos derivam de um ancestral com simetria bilateral?
5. Distinga os seguintes grupos de equinodermos uns dos outros: Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea, Holothuroidea.
6. O que é um ambulacro, e o que diferencia o sulco ambulacral aberto do fechado?
7. Faça um esquema da Figura 22.6B sem as legendas; então, de memória, nomeie as partes do sistema hidrovascular de estrelas-do-mar.
8. Sucintamente, explique o mecanismo de ação do pé tubular de uma estrela-do-mar.
9. Sucintamente, descreva a ação de cada uma das estruturas das estrelas-do-mar envolvidas nas seguintes funções: respiração, alimentação e digestão, excreção e reprodução.
10. Com relação às estruturas e funções na questão 9, como elas acontecem em ofiuroides, ouriços-do-mar, pepinos-do-mar e crinoides?
11. Descreva sucintamente o desenvolvimento em estrelas-do-mar, incluindo a metamorfose.
12. Relacione grupos da coluna da esquerda com *todas* as respostas corretas presentes na coluna da direita:

____ Crinoidea	a. Sulcos ambulacrais fechados
____ Asteroidea	b. Superfície oral geralmente para cima
____ Ophiuroidea	c. Com braços
____ Echinoidea	d. Sem braços
____ Holothuroidea	e. Aproximadamente globulares ou discoides
	f. Alongados no eixo oral-aboral

g. Com pedicelárias

h. Madreporito interno

i. Madreporito sobre a placa oral

13. Defina o seguinte: pedicelárias, madreporito, árvore respiratória, lanterna de Aristóteles, pápulas, túbulos de Cuvier.
14. Que evidência sugere que equinodermos ancestrais seriam sésseis?
15. Dê quatro exemplos para mostrar como os equinodermos são importantes para os seres humanos.
16. Qual é a principal diferença funcional do celoma de holoturoides em relação àquele de outros equinodermos?
17. Dê uma razão favorecendo a hipótese de que o ancestral dos grupos eleuterozoários é um organismo radial e séssil.
18. Que características Hemichordata compartilha com Echinodermata, e como diferem os dois filos?
19. Distinga Enteropneusta de Pterobranchia.

Para aprofundar seu raciocínio. A posição filogenética dos quetognatos é muito incerta. Quais são duas outras possíveis posições desse grupo e o que você precisaria saber para decidir sobre qual seria o melhor posicionamento desse grupo?

Referências selecionadas

Aizenberg, J., A. Tkachenkoo, S. Weiner, L. Addadi, and G. Hendler. 2001. Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittle stars. Nature **412:**819-822. *As pequenas saliências nos ossículos do estroma nos braços servem como microlentes para focar a luz nos fotorreceptores nervosos.*

Baker, A. N., F. W. E. Rowe, and H. E. S. Clark. 1986. A new class of Echinodermata from New Zealand. Nature **321:**862-864. *Descreve as incomuns margaridas-do-mar.*

Ball, E. E., and D. J. Miller. 2006. Phylogeny: the continuing classificatory conundrum of chaetognaths. Curr. Biol. **16:**R593–R596. *Ótimo resumo da biologia dos Chaetognata e dois estudos filogenéticos sobre a mesma questão.*

Bourlat, S. J., O. Rota-Stabelli, R. Lanfear, and M. J. Telford. 2009. The mitochondrial genome structure of *Xenoturbella bocki* (phylum Xenoturbellida) is ancestral within the deuterostomes. BMC Evol. Biol. **9:**107-120. *Essas minhocas são claramente deuterostômios de acordo com seus genes mitocondriais e ordem genética.*

Cameron, C. B., J. R. Garey, and B. J. Swalla. 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. Proc. Nat. Acad. Sci. **97**(9):4469–4474. *Os dados da sequência molecular sugerem que os enteropneustas são parafiléticos e que os pterobrânquios evoluíram de um ancestral semelhante ao enteropneusta.*

Gilbert, S. F. 2006. Developmental biology, ed. 8. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Qualquer texto moderno sobre biologia desenvolvimental, como este, fornece vários exemplos nos quais os estudos sobre equinodermos contribuíram (e continuam a contribuir) para nosso conhecimento sobre desenvolvimento.*

Gonzalez, P., and C. B. Cameron. 2009. The gill slits and pre-oral ciliary organ of *Protoglossus* (Hemichordata: Enteropneusta) are filter-feeding structures. Biol. J. Linn. Soc. **98:**898-906. *Uma descrição clara, com belas imagens e fotos, de alimentação por depósito e filragem nesses animais incomuns.*

Halanych, K. M. 1996. Testing hypothesis of chaetognath origins: long branches revealed by 18S ribosomal DNA. Syst. Biol. **45:**223-246. A *análise sugere que os chaetognata estão mais próximos aos nematodos.*

Hendler, G., J. E. Miller, D. L. Pawson, and P. M. Kier. 1995. Sea stars, sea urchins, and allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean. Washington, Smithsonian Institution Press. *Um excelente guia de campo para identificação dos equinodermos.*

Hickman, C. P., Jr. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Lexington, VA, Sugar Spring Press. *Fornece descrições e ótimas fotografias dos membros das classes Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea e Holothuroidea nas Ilhas de Galápagos.*

Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science **265:**1547–1551. *Descreve a sequência dos eventos, incluindo a morte de ouriços-do-mar, que leva à destruição dos recifes de coral na Jamaica.*

Israelsson, O., and G. E. Budd. 2005. Eggs and embryos in *Xenoturbella* (phylum uncertain) are not ingested prey. Dev. Genes Evol. **215:**358-363. *Os ovos dentro do* Xenoturbella *foram produzidos* in situ *e não são presas.*

Lane, D. J. W. 1996. A crown-of-thorns outbreak in the eastern Indonesian Archipelago, February 1996. Coral Reefs **15:**209-

210. *Este é o primeiro relatório de uma epidemia de* Acanthaster planci *na Indonésia. Inclui uma boa fotografia de uma agregação dessas estrelas-do-mar.*

Mooi, R., and B. David. 1998. Evolution within a bizarre phylum: homologies of the first echinoderms. Am. Zool. **38:**965-974. *Esses autores argumentam que "a familiaridade de uma estrela-do-mar ou de um ouriço-do-mar desmente sua estranheza geral". Descrevem a Teoria Axial/Etraxial (EAT, Etraxial/Axial Theory) das homologias esqueléticas dos equinodermos.*

Nielsen, C. 2010. After all: *Xenoturbella* is an acoelomorph! Evolution and Development **12:**241-243. *Em suas primeiras descrições morfológicas, os* Xenoturbella *são referidos como minhocas* Acoelomorpha *e, agora, algumas pesquisas moleculares embasam essa colocação.*

Philippe, H., H. Brinkmann, R. R. Copley, L. L. Moroz, H. Nakano, A. J. Poustka, A. Wallberg, K. J. Peterson, and M. J. Telford. 2011. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to *Xenoturbella.* Nature **470:**255-258. *Embora as "minhocas"* Acoelomorpha *sejam parentes próximos dos* Xenoturbella*, ambos são classificados como deuterostômios, e não como bilaterianos basais.*

Purcell, S. W., C. A. Hair, and D. J. Mills. 2012. Sea cucumber culture, farming and sea ranching in the tropics: Progress, problems and opportunities. Aquaculture 368 a 369:68-81. *Informações atualizadas sobre a rentabilidade e desafios de criar pepinos-do-mar, principalmente os peixe da areia (*sandfish*).*

Smith, A. B., K. J. Peterson, G. Wray, and D. T. J. Littlewood. 2003. From bilateral symmetry to pentaradiality: the phylogeny of hemichordates and echinoderms, pp. 365-383. In J. Cracraft and M. J. Donohue, eds. Assembling the tree of life. New York, Oxford University Press. *Uma excelente discussão das alterações na filogenia dos deuterostômios.*

Woodley, J. D., P. M. H. Gayle, and N. Judd. 1999. Sea-urchins exert top-down control of macroalgae on Jamaican coral reefs (2). Coral Reefs **18:**193. *Em áreas nas quais os* Tripneustes *(outro ouriço-do-mar) invadiram os recifes frontais há muito menos macroalgas, e tais áreas oferecem maior possibilidade de os corais recolonizarem. A recuperação de* Diadema *tem sido lenta.*

Wray, G. A., and R. A. Raff. 1998. Body builders of the sea. Nat. Hist. **107:**38-47. Os *genes regulatórios em animais bilaterais assumiram novos, embora análogos, papéis nos equinordermos radiais.*

Zamora, S., I. A. Rahman, and A. B. Smith. 2012. Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution. PLoS ONE **7:**e38296. *São descritas as reconstruções dos primeiros fósseis de equinordermos bilateralmente simétricos, junto com as inferências sobre a evolução dos equinodermos e a origem da simetria radial.*

[1]Cameron *et al*., 2000.

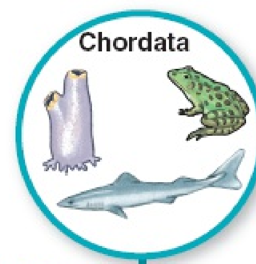
CAPÍTULO 23

Cordados



Dois anfioxos em postura de alimentação.

- **FILO CHORDATA**
  - Subfilo Urochordata
  - Subfilo Cephalochordata
  - Subfilo Vertebrata



Anfioxo e cordados primitivos

Ao longo da costa sul da América do Norte, vive um pequeno animal marinho, livre-nadante, que passa a maior parte de sua vida semienterrado no fundo do mar – o anfioxo, que é considerado um exemplo clássico no estudo da zoologia. Seu corpo é transparente e não possui qualquer valor comercial, sendo pouco conhecido das populações humanas. Filtram tranquilamente partículas de alimento da água do mar. O anfioxo exibe de forma surpreendente as cinco marcas características do filo Chordata: (1) um cordão nervoso tubular dorsal; (2) uma notocorda de suporte; (3) bolsas ou fendas faríngeas; (4) um endóstilo, produtor de muco, para filtrar a alimentação; e (5) uma cauda pós-anal para a propulsão. O anfioxo é um animal que poderia ter sido projetado por um zoólogo para a sala de aula. Durante o século 19, com o crescimento rápido do interesse pela ancestralidade dos vertebrados, muitos zoólogos pensavam que o anfioxo assemelhava-se bastante ao vertebrado mais primitivo.

Mas isso não durou muito. O anfioxo não tem uma das mais importantes características dos vertebrados: uma cabeça diferenciada com órgãos sensoriais especiais, uma adaptação para a transição para um modo predador ativo. A ausência de uma cabeça, junto com várias características especializadas, sugere hoje aos zoólogos que o anfioxo representa um desvio primordial da ancestralidade vertebrada. Nós estamos de fato a uma longa distância do anfioxo. Entretanto, o anfioxo provavelmente assemelha-se à condição cordada imediatamente precedente à origem dos vertebrados, mais proximamente do que qualquer outro animal vivo.

CORDADOS

Os animais mais comuns para a maioria das pessoas pertencem ao filo Chordata (L. *chorda*, corda), do qual os seres humanos são membros e compartilham da característica que concede nome ao filo – a **notocorda** (Gr. *noton*, dorso, + L. *chorda*, corda) (Figura 23.1). Todos os membros do filo possuem essa estrutura, seja restrita a um estágio inicial do desenvolvimento ou presente por toda a vida. A notocorda é um tubo em forma de bastão semirrígido de células preenchidas de fluido e envolvidas por uma bainha fibrosa, que se estende, na maioria dos casos, por todo o comprimento do corpo, ventralmente ao sistema nervoso central. Desse modo, a notocorda é um órgão hidrostático, semelhante ao esqueleto hidrostático dos nematódeos (ver Capítulo 18). Sua principal finalidade é dar rigidez ao corpo, fornecendo uma estrutura esquelética para a fixação dos músculos da natação.

Os cordados compartilham características comuns com muitos invertebrados não cordados, quanto ao plano estrutural, como a simetria bilateral, o eixo anteroposterior, o celoma, a organização de "um tubo dentro de outro tubo", o metamerismo e a cefalização. Contudo, a posição filogenética exata dos cordados no reino animal não está esclarecida.

Duas possíveis linhagens de descendência foram propostas. As especulações iniciais que focalizavam o grupo artrópode-anelídeo-molusco (ramo Protostomia) de invertebrados foram abandonadas. Apenas os membros do conjunto hemicordado-equinodermo (ramo Deuterostomia) merecem considerações sérias como um grupo-irmão dos cordados. Os cordados compartilham com outros deuterostômios várias características importantes: a clivagem radial (Capítulo 8), um ânus derivado da primeira abertura embrionária (blastóporo), uma boca derivada de uma abertura de origem secundária e um celoma

formado pela fusão de bolsas enterocélicas (embora, na maioria dos vertebrados, a formação do celoma seja esquizocélica, mas derivada independentemente daquela dos protostômios, como uma acomodação para seus vitelos maiores).

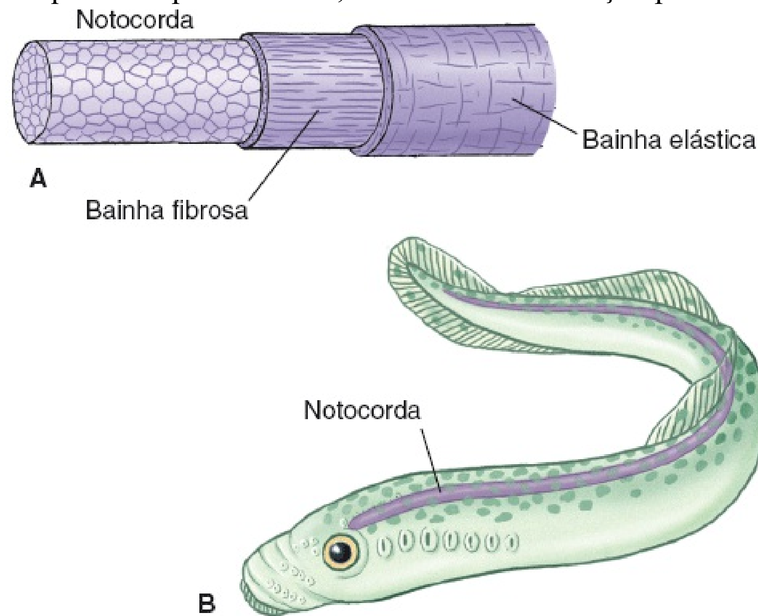


Figura 23.1 A. Estrutura da notocorda e suas bainhas. As células da notocorda propriamente dita têm paredes espessas pressionadas firmemente entre si e preenchidas com substância semifluida. A rigidez é causada principalmente pela turgescência das células preenchidas com fluido e pelas bainhas dos tecidos conjuntivos adjacentes. Esse tipo de endoesqueleto é característico de todos os cordados em algum estágio da vida. A notocorda proporciona rigidez longitudinal do principal eixo corporal, uma base para músculos do tronco e um eixo em torno do qual se desenvolve a coluna vertebral. **B.** Nas feiticeiras e lampreias, a notocorda persiste durante toda a vida, mas, em outros vertebrados, é amplamente substituída por vértebras. Nos mamíferos, alguns remanescentes da notocorda são encontrados nos núcleos pulposos dos discos intervertebrais.

O filo Chordata exibe maior unidade estrutural em todos os órgãos e sistemas do que os outros filos. Ecologicamente, os cordados estão entre os organismos mais adaptáveis e são capazes de ocupar a maioria dos tipos de *habitats*. Talvez eles ilustrem melhor do que qualquer outro grupo animal os processos evolutivos básicos de origem de novas estruturas, estratégias adaptativas e diversificação adaptativa.

Classificação tradicional e cladística dos cordados

A classificação lineana tradicional dos cordados (adiante) fornece um modo conveniente para indicar os táxons incluídos em cada grande grupo. Todavia, no uso cladista, alguns dos táxons tradicionais, como Agnatha e Reptilia, não são mais reconhecidos. Esses táxons não satisfazem os requisitos da cladística de que somente grupos **monofiléticos,** os que contêm todos os descendentes conhecidos de um único ancestral comum, são taxonomicamente válidos. Os répteis, por exemplo, são considerados **parafiléticos**, porque esse grupo não inclui todos os descendentes de seu ancestral mais recente em comum. Como é reconhecido, tradicionalmente, o ancestral comum dos répteis é também um ancestral de aves. Os répteis, aves e mamíferos formam um grupo monofilético, denominado Amniota, como mostrado no cladograma (Figura 23.2), porque todos desenvolvem-se a partir de um ovo com uma membrana extraembrionária chamada de âmnion. Portanto, de acordo com a cladística, "répteis" podem ser usados apenas como um termo de conveniência, para denominar amniotas que não são aves nem mamíferos; não existem caracteres derivados que unam os "répteis" e excluam as aves e os mamíferos. As razões por que grupos não monofiléticos não são usados na taxonomia cladista estão explicadas no Capítulo 10.

O cladograma dos cordados (Figura 23.2) mostra uma hierarquia aninhada de táxons reunidos pela posse de caracteres derivados compartilhados. Tais caracteres podem ser morfológicos, fisiológicos, embriológicos, comportamentais, cromossômicos ou moleculares. Por outro lado, os ramos de uma árvore filogenética procuram representar as linhagens reais que ocorreram no passado evolutivo (Figura 23.3). A informação geológica com respeito às idades das linhagens é adicionada à informação do cladograma, para gerar uma árvore filogenética para os mesmos táxons.

Em nosso tratamento dos cordados, retivemos a classificação lineana tradicional (adiante) por causa de as subáreas da

zoologia estarem organizadas de acordo com esse esquema e porque a alternativa – uma completa revisão, seguindo os princípios cladistas – iria requerer uma extensa mudança e o abandono das organizações familiares. Entretanto, tentamos utilizar táxons monofiléticos, tanto quanto possível, porque o seu uso é necessário para reconstruir a evolução dos caracteres dos cordados.

Várias divisões tradicionais do filo Chordata utilizadas nas classificações lineanas são mostradas no Quadro 23.1. Uma separação fundamental é a de Protochordata de Vertebrata. Todos os vertebrados têm um crânio que protege o cérebro e são denominados Craniata. Nós observamos que algumas classificações cladistas excluem os Myxini (feiticeiras) dos Vertebrata, pois eles não têm vértebras, mas os colocam entre os Craniata porque eles têm crânio. Os vertebrados (craniados) podem ser subdivididos, de forma variável, em grupos com base nas características compartilhadas. Duas dessas subdivisões, mostradas no Quadro 23.1, são: (1) Agnatha, vertebrados sem mandíbulas (lampreias e feiticeiras) e Gnathostomata, vertebrados com mandíbulas (todos os outros vertebrados); e (2) Amniota, vertebrados cujos embriões desenvolvem-se no interior de um saco preenchido por líquido, o âmnion (répteis não aviários, aves e mamíferos), e Anamniota, vertebrados que não têm essa adaptação (peixes e anfíbios). Os Gnathostomata, por sua vez, podem ser subdivididos em Pisces, vertebrados com mandíbulas, com membros (se algum) em forma de nadadeiras; e Tetrapoda (Gr. *tetras*, quatro, + *podos*, pé), vertebrados com mandíbulas e apêndices, se algum, em forma de membros. Note que vários desses agrupamentos são parafiléticos (Protochordata, Agnatha, Anamniota, Pisces) e, consequentemente, não são aceitos nas classificações cladistas. Os táxons monofiléticos aceitos são mostrados no topo do cladograma da Figura 23.2 como uma hierarquia aninhada de agrupamentos cada vez mais inclusivos.

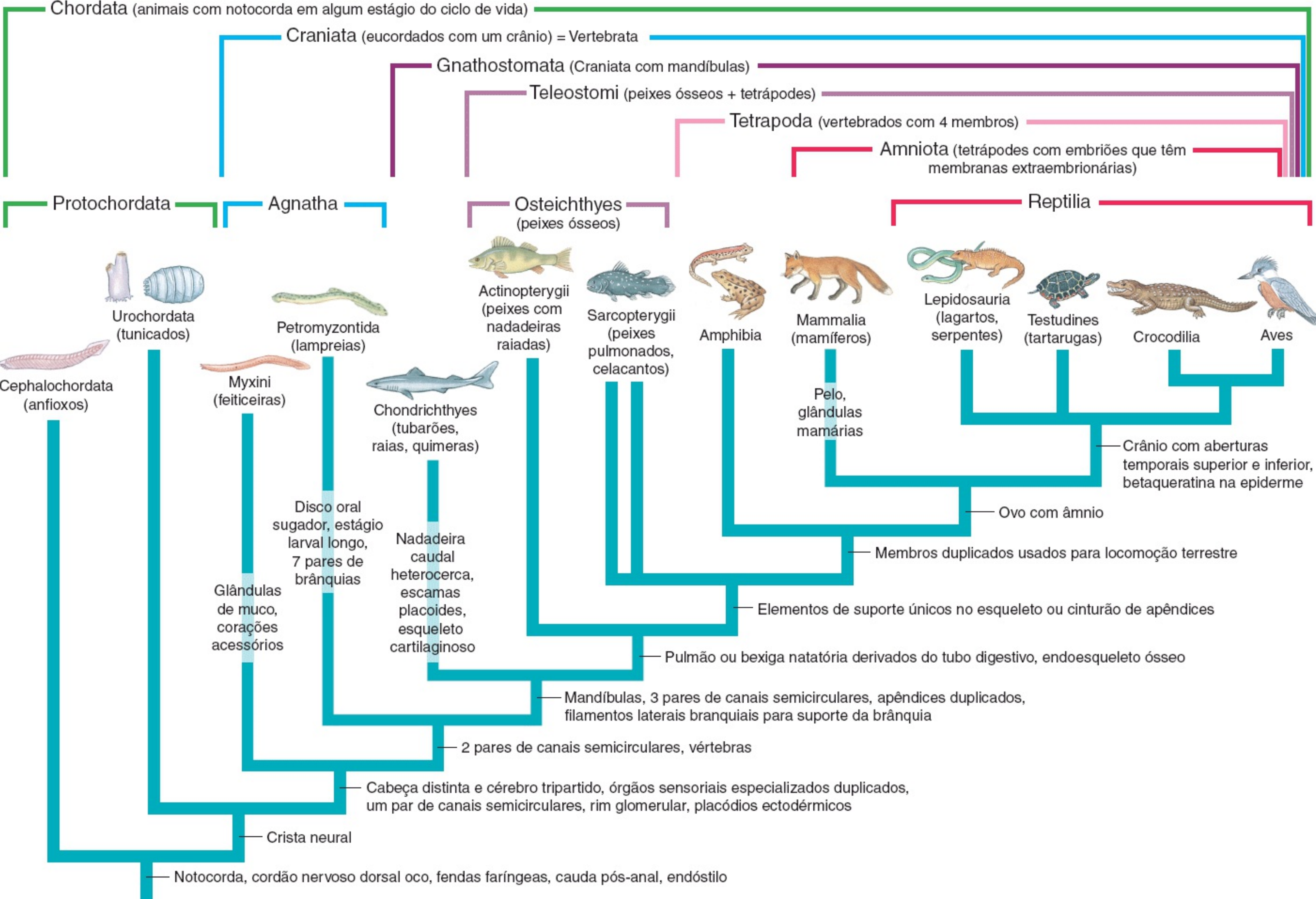


Figura 23.2 Cladograma dos membros atuais do filo Chordata, evidenciando prováveis relacionamentos entre grupos monofiléticos que compõem o filo. As linhas coloridas aninhadas na parte de cima do cladograma identificam os grupos monofiléticos dentro do filo. O termo Craniata, embora comumente equiparado a Vertebrata, é preferido por muitas autoridades porque ele reconhece que alguns vertebrados sem mandíbulas

(Agnatha) têm crânio, mas não vértebras. O grupo inferior de linhas grossas identifica os agrupamentos tradicionais de Protochordata, Agnatha, Osteichthyes e Reptilia. Tais grupos parafiléticos não são reconhecidos pela cladística, mas são mostrados por causa de seu amplo uso.

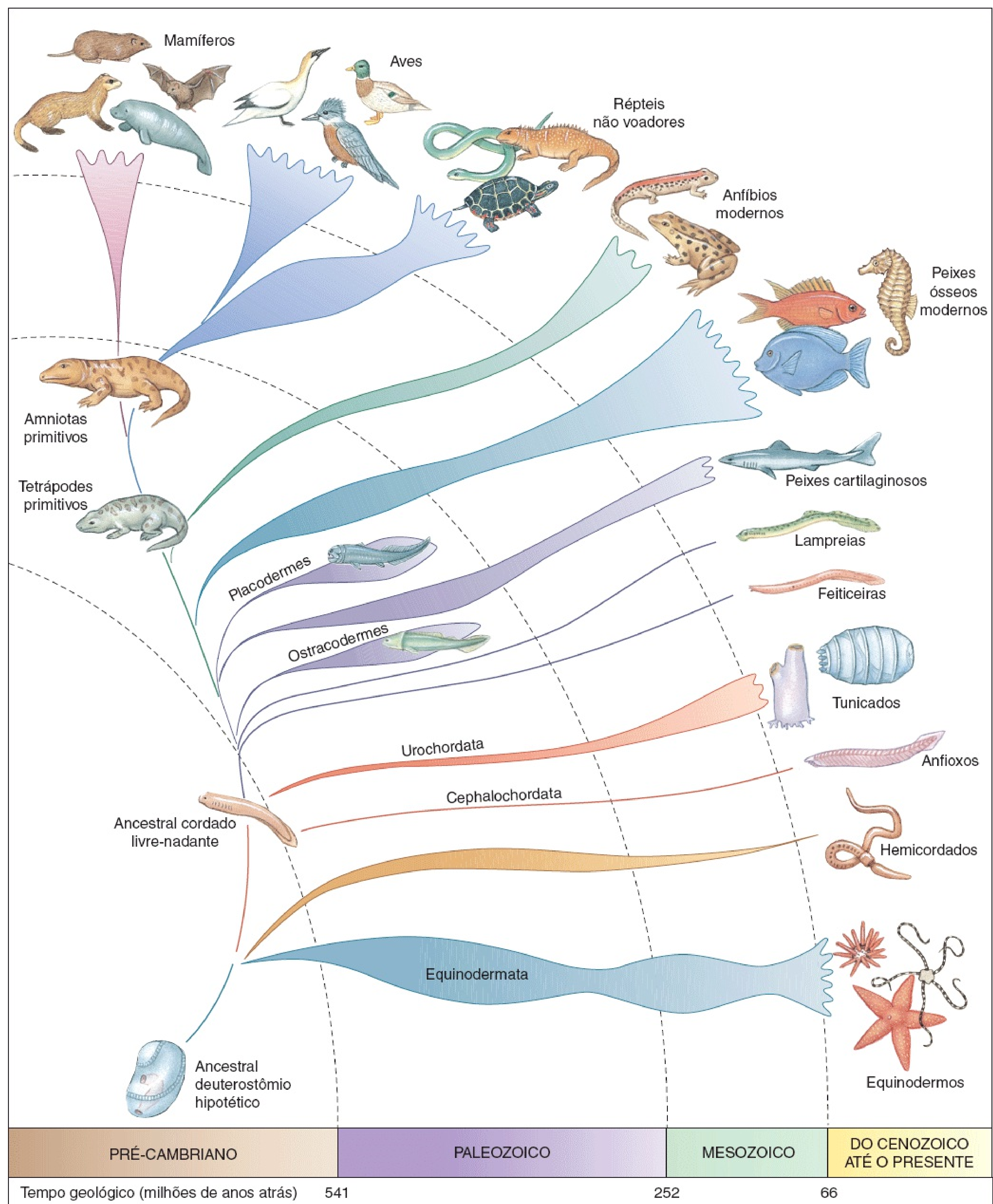
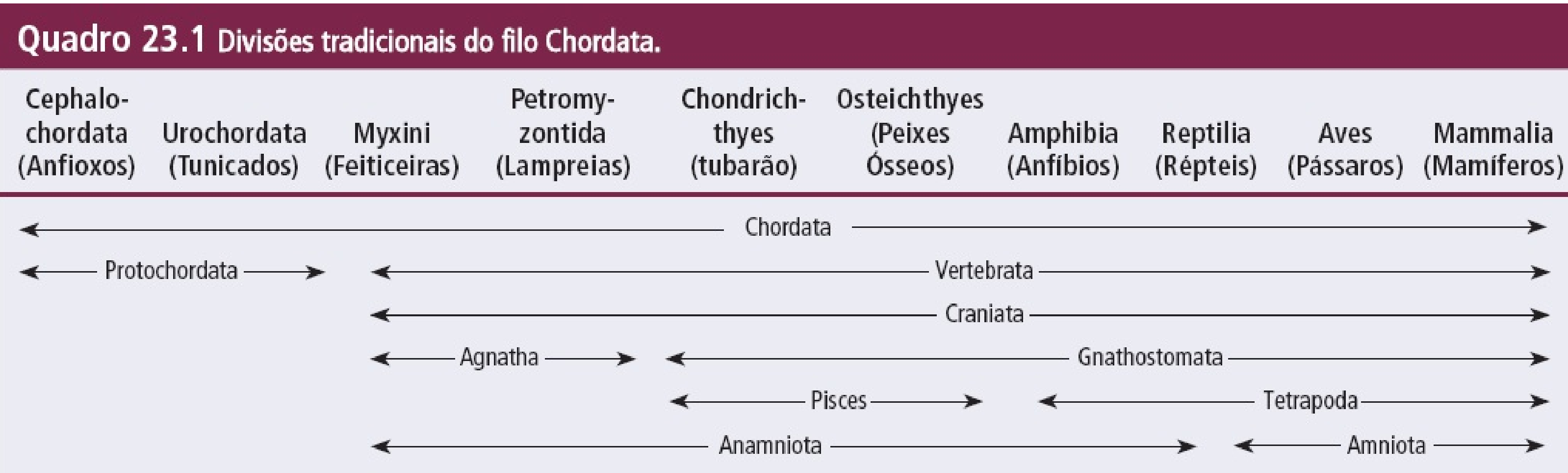


Figura 23.3 Árvore filogenética dos cordados, sugerindo uma provável origem e relações. Outros esquemas foram sugeridos e são possíveis. A abundância relativa em números de espécies em cada grupo, através do

tempo geológico como indicado pelo registro fóssil, é sugerida pela largura das linhas desenhadas entre os grupos e seus descendentes.


Quadro 23.1 Divisões tradicionais do filo Chordata.

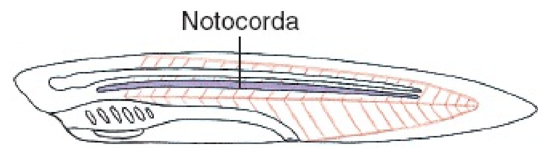
Cephalochordata (Anfioxos)	Urochordata (Tunicados)	Myxini (Feiticeiras)	Petromyzontida (Lampreias)	Chondrichthyes (tubarão)	Osteichthyes (Peixes Ósseos)	Amphibia (Anfíbios)	Reptilia (Répteis)	Aves (Pássaros)	Mammalia (Mamíferos)

Chordata: Cephalochordata → Mammalia
Protochordata: Cephalochordata → Urochordata
Vertebrata: Myxini → Mammalia
Craniata: Myxini → Mammalia
Agnatha: Myxini → Petromyzontida
Gnathostomata: Chondrichthyes → Mammalia
Pisces: Chondrichthyes → Osteichthyes
Tetrapoda: Amphibia → Mammalia
Anamniota: Myxini → Amphibia
Amniota: Reptilia → Mammalia

CINCO MARCOS CARACTERÍSTICOS DOS CORDADOS

As cinco características distintivas que juntas diferenciam os cordados de todos os outros filos são: a **notocorda**, o **cordão nervoso tubular dorsal**, as **bolsas** ou **fendas faríngeas**, o **endóstilo** e a **cauda pós-anal**. Essas características são sempre encontradas pelo menos em algum estágio embrionário, embora possam mudar ou desaparecer nos estágios posteriores da vida. Tudo isso exceto as bolsas ou fendas faríngeas, que são únicas dos cordados; os hemicordados também têm fendas faríngeas e presume-se que sejam ancestrais dos deuterostômios. Um cordão nervoso dorsal rudimentar está presente em alguns hemicordados, mas, provavelmente, não é homólogo àquele dos cordados.

Notocorda



A notocorda é uma estrutura flexível, cilíndrica, que se estende ao longo do corpo. É a primeira parte do endoesqueleto a surgir em um embrião. A notocorda é um órgão hidrostático, mas diferente do dos nematódeos, que contém fluido em uma cavidade grande (Capítulo 18), o fluido da notocorda está contido dentro das células ou em pequeninos compartimentos entre elas. Os músculos se prendem à notocorda e, como ela pode se dobrar lateralmente sem se encurtar, isso possibilita movimentos ondulatórios do corpo. Nos anfioxos e vertebrados sem mandíbulas, a notocorda persiste durante toda a vida (Figura 23.1). Em todos os vertebrados, exceto nas feiticeiras, uma série de vértebras cartilaginosas ou ósseas forma-se a partir de células mesenquimais, derivadas de blocos de células mesodérmicas (**somitos**), laterais à notocorda. Na maioria dos vertebrados, a notocorda é substituída por vértebras, embora remanescentes da notocorda possam persistir entre as vértebras ou dentro delas.

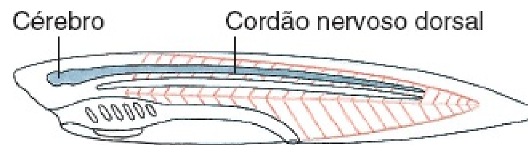
Características do filo Chordata

- **Cauda pós-anal**; **notocorda**; **endóstilo** ou **glândula tireoide**; **osso** e **cartilagem** nos vertebrados
- Vivem em *habitats* terrestres, marinhos e de água doce; muitos podem voar
- Livre-nadantes, mas uns poucos peixes são ectoparasitos
- Simetria bilateral; segmentado, mas segmentação imperceptível em muitos
- Triploblástico
- **Celoma bem-desenvolvido**
- Epiderme presente em todos; derme nos vertebrados; estruturas ósseas ou queratinizadas normalmente presentes no tegumento vertebrado; glândulas frequentemente diversificadas e abundantes nos vertebrados
- Sistema digestivo completo; intestino muscular nos vertebrados; **bolsas faríngeas** presentes no início do desenvolvimento, irrompendo como fendas

branquiais nas formas aquáticas

- Tecidos muscular cardíaco, esquelético e liso presentes; miômeros segmentados em peixes e anfíbios
- **Cordão nervoso oco e dorsal**; **cérebro de três lobos** distintos presente nos vertebrados
- Protocordados com fotorreceptores e estatocistos não duplicados simples; vertebrados com órgãos sensoriais duplicados bem-desenvolvidos para visão, quimiorrecepção; audição; equilíbrio; eletrorrecepção e sensibilidade à vibração
- Uma reprodução assexuada por partenogênese em alguns peixes, anfíbios e lagartos
- Sexos normalmente separados; hermafroditismo nas ascídias e em alguns peixes; fertilização interna ou externa; ovíparos ou vivíparos; estágio larval distinto em alguns; crocodilos; aves; mamíferos e alguns peixes e anfíbios com cuidado parental dos filhotes
- Rins glomerulares duplicados e ductos nos vertebrados
- Respiração via brânquias, pulmões e pele, principalmente; bexiga natatória presente em muitos peixes, funcionando de forma dinâmica
- Circulação fechada; **coração com câmaras** e glóbulos vermelhos em vertebrados; arcos aórticos distintos em todos, exceto ascídias

Cordão nervoso dorsal



Na maioria dos filos de invertebrados que têm um cordão nervoso, ele é sólido e ventral ao tubo digestivo, mas, nos cordados, o único cordão único nervoso é tubular e dorsal ao trato digestivo (embora seu centro possa ser quase obliterado durante o crescimento). A extremidade anterior aumenta para formar o cérebro nos vertebrados. O cordão oco é produzido no embrião pelo dobramento de células ectodérmicas no lado dorsal do corpo, acima da notocorda. Entre os vertebrados, o cordão nervoso passa através dos arcos neurais das vértebras e o cérebro é envolvido por um crânio cartilaginoso ou ósseo.

Fendas e bolsas faríngeas



As fendas faríngeas são aberturas que levam da cavidade faríngea até o exterior. Elas são formadas pela invaginação do ectoderma externo (sulcos faríngeos) e pela evaginação do endoderma que reveste a faringe (bolsas faríngeas). Nos cordados aquáticos, as duas bolsas rompem-se através da cavidade faríngea onde se encontram para formar a fenda faríngea. Nos amniotas, tais bolsas podem não romper a cavidade faríngea e formam-se apenas bolsas, em vez de fendas. Nos vertebrados tetrápodes (terrestres), as bolsas faríngeas dão origem a várias estruturas distintas, incluindo a tuba de Eustáquio, a cavidade da orelha média, as amígdalas e glândulas paratireoides (Capítulo 8).

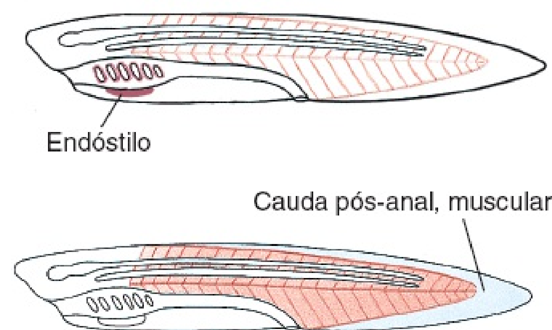
A faringe perfurada evoluiu como um aparelho de alimentação por filtração, sendo usada como tal nos protocordados. A água, com partículas de alimento em suspensão, é conduzida por ação ciliar através da boca e para fora através das fendas faríngeas, onde o alimento é retido por muco. Nos vertebrados, a ação ciliar foi substituída pelas contrações faríngeas musculares, que dirigem a água através da faringe. Os arcos aórticos, que conduzem sangue pela faringe, também foram modificados. Nos protocordados, esses arcos aórticos são vasos simples circundados por tecido conjuntivo. Os peixes primitivos acrescentaram uma rede de capilares com paredes finas e permeáveis a gases, melhorando a eficiência da transferência de gases entre o sangue e a água exterior. Essas adaptações conduziram à evolução de **brânquias internas**, aperfeiçoando a conversão da faringe de um aparelho de alimentação por filtração, nos protocordados, para um órgão respiratório nos vertebrados aquáticos.

Endóstilo ou glândula tireoide

Até recentemente, o endóstilo não era reconhecido como um caráter de cordados. Entretanto, ele ou seu derivado, a glândula tireoide, ocorre em todos os cordados, mas não em outros animais. O endóstilo, situado no assoalho faríngeo, secreta muco

que retém pequenas partículas de alimento levadas ao interior da cavidade faríngea. O endóstilo ocorre nos protocordados e larvas de lampreias. Algumas de suas células secretam proteínas iodadas. Elas são homólogas à glândula tireoide, que secreta hormônio com iodo, dos adultos de lampreias e todos os outros vertebrados. Nos cordados primitivos, o endóstilo e a faringe perfurada trabalham juntos para criar um eficiente aparelho filtrador de alimento.

Cauda pós-anal



A cauda pós-anal, juntamente com a musculatura somática e a rigidez da notocorda, permite a mobilidade que as larvas de tunicados e anfioxo necessitam para a sua existência livre-nadante. A cauda evoluiu, claramente, para propulsão na água como uma estrutura adicionada ao corpo atrás da extremidade do trato digestivo. Sua eficiência é, posteriormente, aumentada nos peixes com o incremento das nadadeiras. Nos seres humanos, a cauda é evidente apenas como um vestígio (o cóccix, uma série de pequenas vértebras no fim da coluna espinal), mas a maioria de outros mamíferos tem uma cauda móvel quando adultos.

ANCESTRALIDADE E EVOLUÇÃO

Desde meados do século 19, quando a teoria de Darwin da descendência comum tornou-se o ponto focal para investigar as relações entre os grupos de organismos atuais, os zoólogos têm debatido a questão da origem dos cordados. Tem sido muito difícil reconstruir a história evolutiva dos primeiros cordados porque eles eram, provavelmente, criaturas de corpo mole, que tiveram poucas chances de ser preservadas como fósseis. Embora tenham sido descobertos, recentemente, mais cordados do Cambriano (ver adiante), o registro fóssil é escasso. Consequentemente, essas reconstruções originam-se, basicamente, do estudo de organismos atuais, especialmente a partir da análise dos estágios iniciais do desenvolvimento que, evolutivamente, tendem a ser mais conservados que as formas adultas já diferenciadas.

A maioria dos primeiros esforços para identificar as relações dos cordados tinha como base similaridades devidas a analogias, e não a homologias. As estruturas análogas executam funções similares, mas cuja origem é distinta (como asas de borboletas e de aves). As estruturas homólogas, por outro lado, compartilham uma origem comum, mas podem parecer diferentes (pelo menos superficialmente) e executar funções distintas. Por exemplo, todos os membros anteriores de vertebrados são homólogos porque derivam de um membro pentadáctilo de um ancestral comum, mesmo que eles possam ser distintamente modificados em um braço, no ser humano, ou uma asa, nas aves. As estruturas homólogas compartilham uma herança genética; estruturas análogas, não. Obviamente, apenas similaridades homólogas evidenciam ancestralidade comum.

Inicialmente, os zoólogos especularam que os cordados teriam evoluído no interior do clado protostômia (anelídeos e artrópodes), mas descartaram tal ideia quando perceberam que as supostas similaridades morfológicas não eram homólogas. No início do século 20, quando mais teorias passaram a enfocar os padrões de desenvolvimento dos animais, tornou-se claro que os cordados eram deuterostômios. Como explicado no Capítulo 8 (ver Figura 8.18), os Deuterostomia, um grupo que inclui equinodermos, hemicordados e cordados, têm várias características embrionárias importantes, assim como compartilham sequências gênicas, que claramente os separam dos Protostomia e estabelecem seu monofiletismo. Assim, os deuterostômios formam, quase que com certeza, um grupo natural de animais inter-relacionados que tiveram uma origem comum nos antigos mares pré-cambrianos. Várias linhagens com evidências anatômicas, moleculares e do desenvolvimento sugerem que, em algum momento posterior, na base do período Cambriano, há cerca de 540 milhões de anos, os primeiros cordados originaram-se a partir de uma linhagem relacionada com os equinodermos e hemicordados (Figura 23.3). As evidências a partir de análise filogenética de sequências gênicas, desenvolvimento e morfologia sugerem fortemente que um

clado que contém equinodermos e hemicordados é o grupo-irmão dos cordados (ver Figura 22.1). A informação acerca da biologia dos primeiros cordados pode ser recuperada a partir do exame dos dois grupos atuais de cordados que não são vertebrados, Urochordata e Cephalochordata.

SUBFILO UROCHORDATA (TUNICATA)

Os urocordados ("cordados na cauda"), mais comumente denominados tunicados, incluem cerca de 1.600 espécies. Eles vivem em todos os mares desde as regiões entremarés até grandes profundidades. Na fase adulta, a maioria é séssil, embora alguns sejam livre-nadantes. O nome "tunicado" é sugerido devido à **túnica** resistente, de material inerte, que circunda o animal e contém celulose (Figura 23.4). Os tunicados são cordados altamente especializados na fase adulta, pois, na maioria das espécies, apenas a forma larval, a qual lembra um girino microscópico, tem todas os marcos característicos dos cordados. Durante a metamorfose para a fase adulta, a notocorda (que na larva é restrita à cauda, daí o nome Urochordata) e a cauda desaparecem, enquanto o cordão nervoso dorsal reduz-se a um simples gânglio.

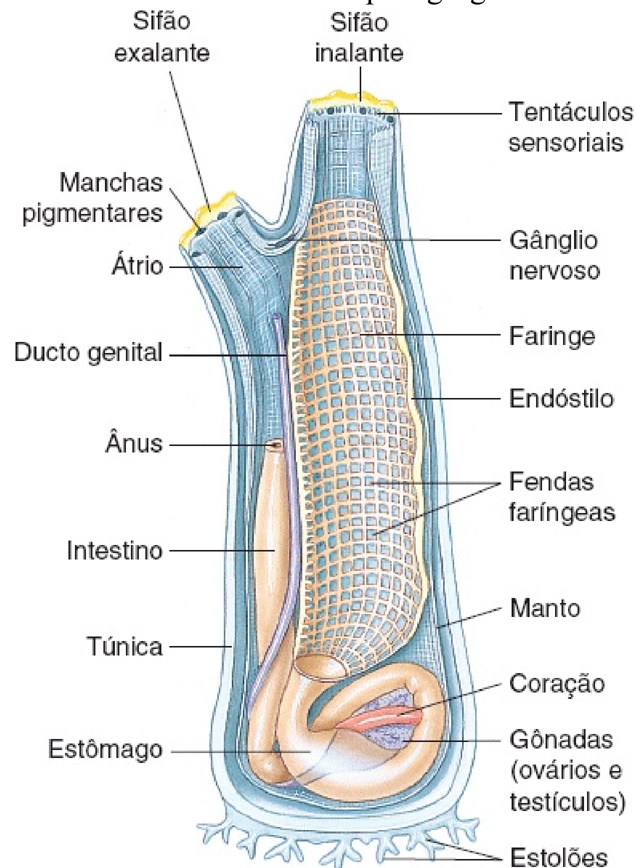


Figura 23.4 Estrutura de um tunicado comum, *Ciona* sp.

Urochordata é subdividido em três classes: **Ascidiacea** (Gr. *askiolion*, pequena bolsa, + *acea*, sufixo), **Appendicularia** (L. *appendic*, anexo, + *acea*, sufixo) e **Thaliacea** (Gr. *thalia*, luxúria, + *acea*, sufixo). Os membros de Ascidiacea são de longe os mais comuns, diversificados e conhecidos. Eles são, normalmente, conhecidos como "esguichos-do-mar", porque algumas espécies, quando irritadas, soltam um jato de água pelo sifão exalante. Quase todas as espécies são sésseis, fixas a rochas ou outros substratos duros, como estacas ou cascos de navios. Em muitas áreas, estão entre os animais de entremarés mais abundantes.

As ascídias podem ser solitárias, coloniais ou compostas. Cada forma colonial e solitária tem a sua própria túnica, mas, entre as formas compostas, muitos indivíduos podem compartilhar a mesma túnica (Figura 23.5). Em algumas ascídias compostas, cada membro tem seu próprio sifão inalante, mas a abertura exalante é comum ao grupo.

As ascídias solitárias (Figura 23.4) são formas, normalmente, cilíndricas ou esféricas. Revestindo a túnica, observa-se uma membrana interna, o **manto**. Externamente, existem duas projeções: o **sifão inalante**, ou sifão oral, que corresponde à porção anterior do corpo, e o **sifão exalante**, ou sifão atrial, o qual delimita a porção dorsal do animal. A água entra pelo sifão inalante e passa para uma **faringe** ciliada, perfurada por diminutas fendas, que forma uma cesta elaborada. A água passa através das fendas da faringe para a **cavidade atrial** e para fora do corpo através do sifão exalante.

A alimentação depende da formação de uma rede de muco secretado por um sulco glandular, o **endóstilo**, localizado ao longo da superfície mediana ventral da faringe. Os cílios nas barras branquiais da faringe deslocam o muco em uma faixa que se espalha dorsalmente sobre a face interna da faringe. As partículas de alimento, trazidas pelo sifão inalante, são retidas na rede de muco, que é enrolada em um cordão e carregada em seguida pelos cílios para o esôfago. Os nutrientes são absorvidos no intestino médio, e os produtos não digeridos são eliminados pelo ânus, localizado próximo ao sifão exalante.

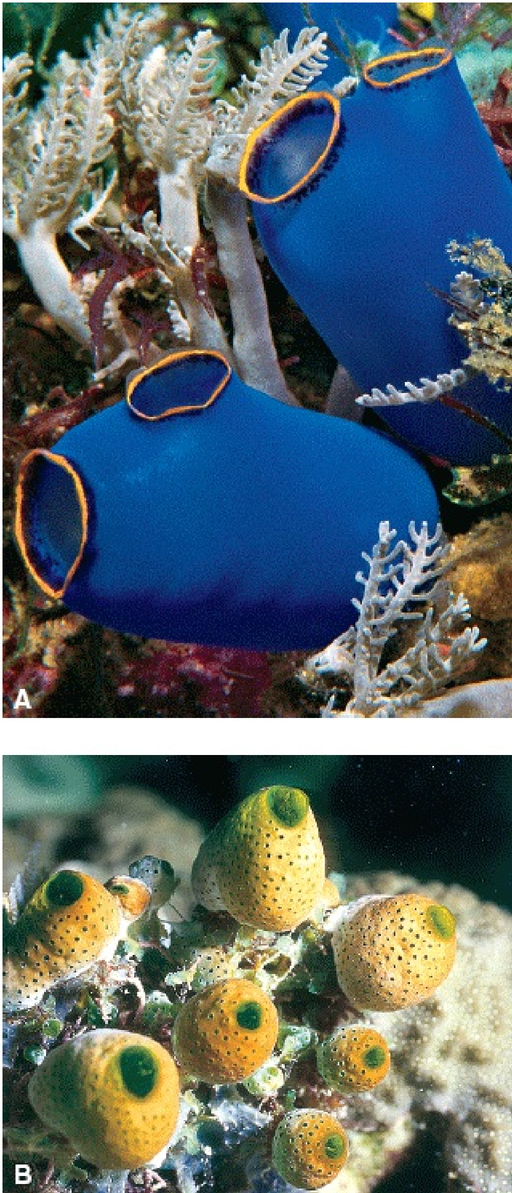


Figura 23.5 A. Duas ascídias de bordo amarelo, *Rhopalaea* sp., em um recife de corais das Filipinas. Notar um grande sifão inalante e um sifão exalante menor para cada animal. **B.** Sete colônias de tunicados compostas, *Atriolum robustum*, em um recife do Pacífico. Os indivíduos de uma colônia compartilham uma túnica comum (amarela), mas cada um deles tem um sifão inalante (oral) próprio. Cada colônia tem apenas um grande sifão exalante (atrial) no topo. Classe Ascidiacea.

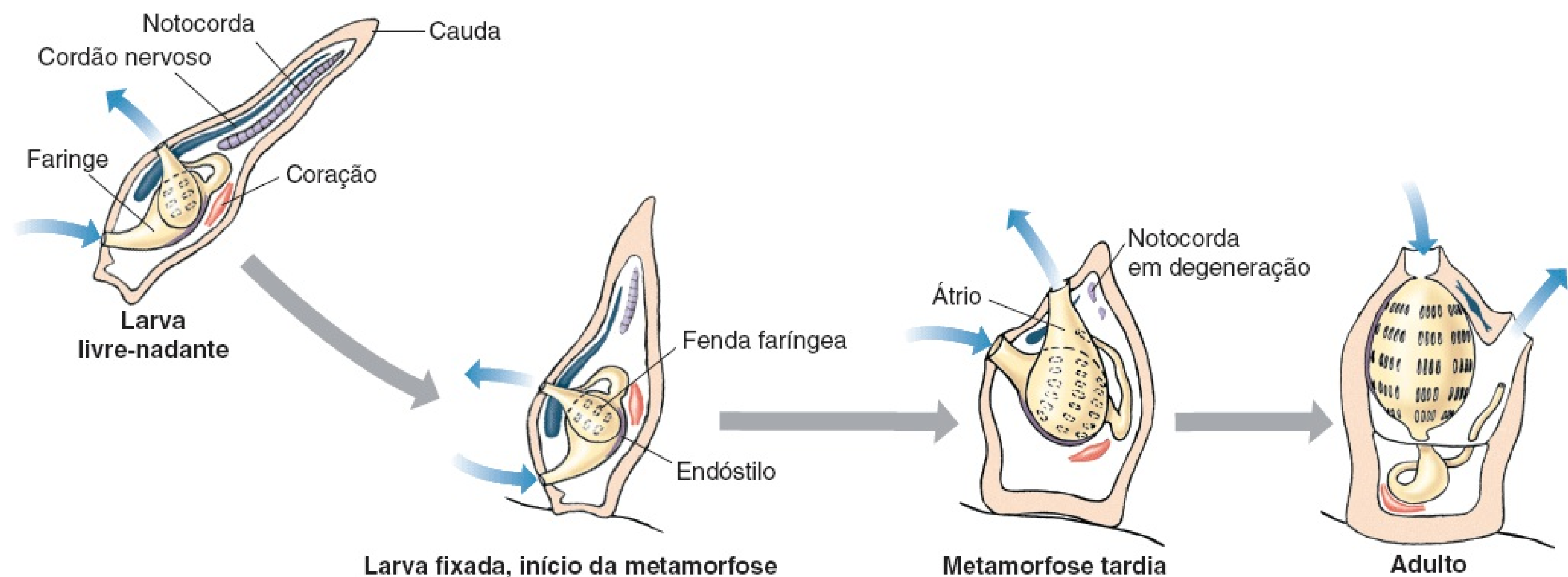


Figura 23.6 Metamorfose de uma ascídia solitária a partir de um estágio larval livre-nadante.

O sistema circulatório consiste em um coração ventral e dois grandes vasos, um de cada lado do coração; tais vasos conectam-se a um sistema difuso de vasos menores e espaços que irrigam a cesta faríngea (onde ocorrem trocas respiratórias), os órgãos do sistema digestivo, as gônadas e outras estruturas. Uma característica incomum, não encontrada em nenhum outro cordado, é que o coração dirige o sangue primeiro em uma direção durante uns poucos batimentos, então pausa, inverte sua ação e dirige o sangue na direção oposta por uns poucos batimentos. Uma outra característica notável é a presença marcante de altas concentrações, no sangue, de elementos raros, como vanádio e nióbio. A concentração de vanádio na ascídia *Ciona* pode atingir 2 milhões de vezes sua concentração na água do mar. A função desses metais raros na corrente sanguínea é um mistério.

O sistema nervoso é restrito a um **nervo ganglionar** e a um plexo nervoso localizados na superfície dorsal da faringe. Abaixo do nervo ganglionar, localiza-se a **glândula subneural**, conectada à faringe por um ducto.

As ascídias são hermafroditas, e, normalmente, o mesmo animal tem apenas um testículo e um ovário. Os gametas são conduzidos por ductos para a cavidade atrial e daí seguem para o meio externo, onde ocorre a fertilização.

Das cinco características principais dos cordados, as ascídias adultas apresentam apenas duas: fendas faríngeas e endóstilo. Todavia, a forma larval revela o segredo do seu verdadeiro relacionamento. A larva “do girino” (Figura 23.6) é uma forma alongada e transparente com todas as cinco características dos cordados: notocorda, cordão nervoso dorsal oco, cauda pós-anal propulsora e uma ampla faringe com endóstilo e fendas faríngeas. A larva não se alimenta, mas nada por algumas horas ou dias antes de fixar-se verticalmente a um objeto sólido por meio de suas papilas adesivas. Ela então sofre uma metamorfose radical (Figura 23.6) para se tornar um adulto séssil, tão modificado que se torna quase irreconhecível como um cordado.

Os tunicados da classe Thaliacea, conhecidos como taliáceos ou salpas, são animais pelágicos em forma de barril ou de um limão, com corpos gelatinosos e transparentes que, apesar do tamanho considerável alcançado por algumas espécies, são quase invisíveis nas águas superficiais ensolaradas. Eles ocorrem de forma solitária ou em cadeias coloniais, que podem atingir vários metros de comprimento (Figura 23.7). O corpo cilíndrico de um taliáceo é tipicamente circundado por faixas circulares de músculo, com sifões inalantes e exalantes em extremidades opostas. A água bombeada através do corpo, por meio de contração muscular (em vez de cílios, como nas ascídias), é usada para locomoção por um tipo de jato-propulsão, para a respiração e como fonte de alimento particulado filtrado em superfícies mucosas. Muitos têm órgãos luminosos e produzem uma luz brilhante à noite. O corpo da maioria é oco, e as vísceras formam uma massa compacta no lado ventral.

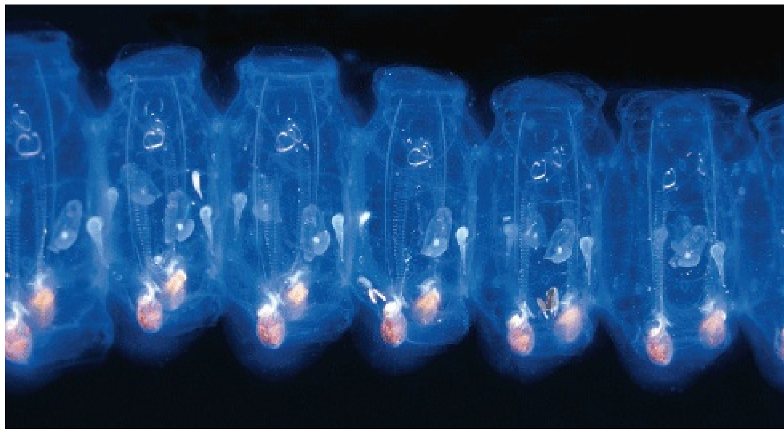


Figura 23.7 Salpas. Os indivíduos transparentes dessa espécie planctônica e delicada estão agrupados em uma cadeia. Em cada indivíduo são visíveis a gônada e o intestino opacos, além de uma barra branquial longa e serrilhada. Classe Thaliacea.

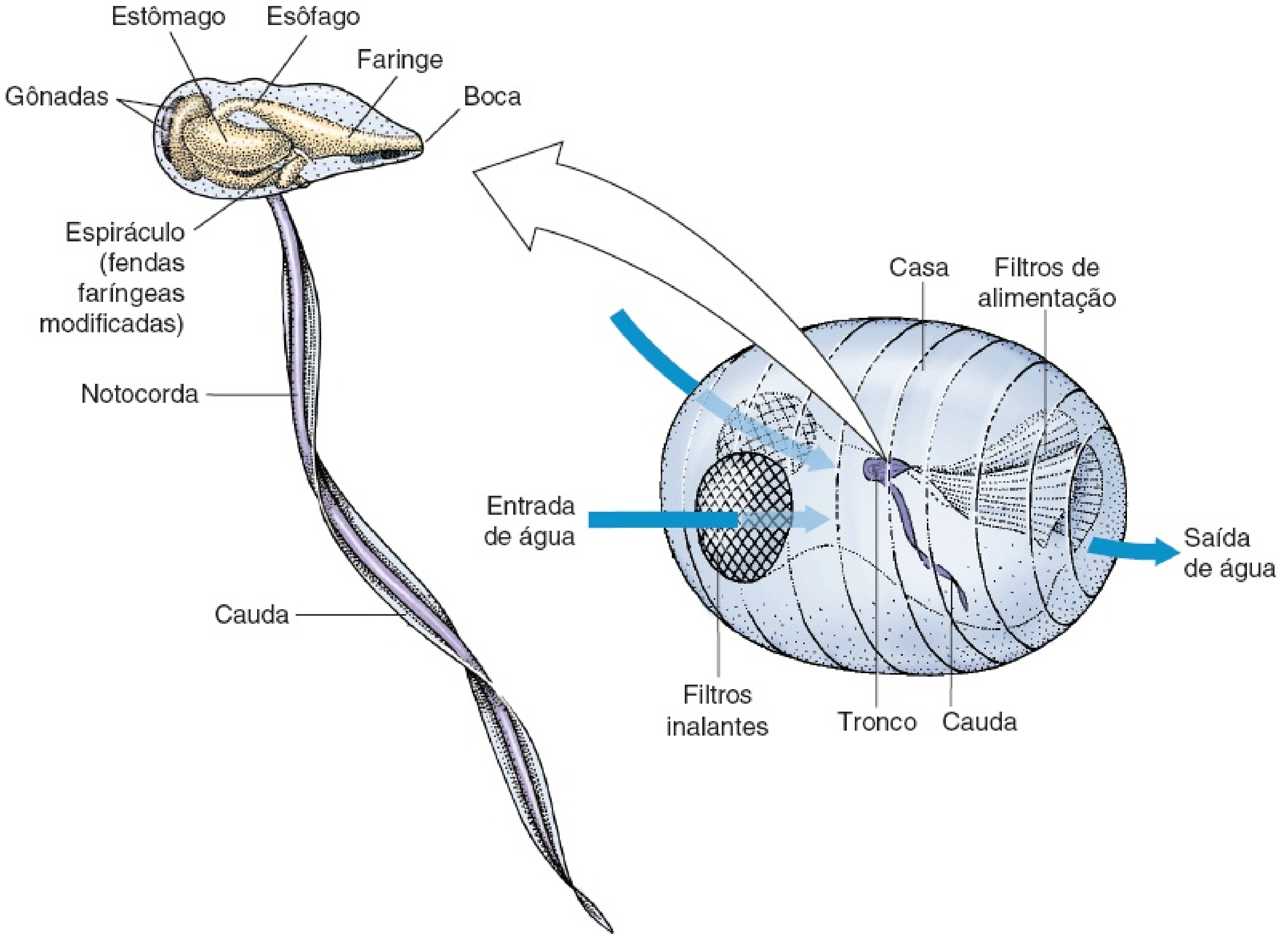


Figura 23.8 Apendiculária adulta (*esquerda*) e como ela aparece dentro de sua casa transparente (*direita*), que tem, aproximadamente, o tamanho de uma noz. Quando os filtros de alimentação tornam-se entupidos com alimento, o tunicado abandona sua casa e constrói uma nova.

As histórias de vida dos taliáceos são frequentemente complexas, e eles estão adaptados para responder a aumentos repentinos em seu suprimento de alimentos. O aparecimento de *bloom* do fitoplâncton, por exemplo, é acompanhado por um aumento explosivo da população, levando a densidades extremamente altas de taliáceos. As formas mais comuns incluem *Doliolum* e *Salpa*, que se reproduzem por alternância de gerações assexuada e sexuada.

A terceira classe de tunicados, Appendicularia (Larvacea em algumas classificações), contém pequenas criaturas pelágicas em forma de larva semelhantes a um girino curvo. O nome Larvacea refere-se à semelhança com os estágios larvais de outros tunicados. Eles se alimentam por um método único no mundo animal. Cada um deles constrói uma delicada casa, uma esfera oca transparente de muco entrelaçado com filtros e passagens através dos quais a água penetra (Figura 23.8). O minúsculo fitoplâncton e bactérias são capturados no filtro de alimentação situado no interior da casa e levados à boca do animal por meio de um tubo semelhante a um canudo. Quando os filtros ficam entupidos por sujeira, o que ocorre cerca de

cada 4 h, a apendiculária abandona a sua casa e constrói uma nova, um processo que leva apenas alguns minutos. Como acontece com os taliáceos, as apendiculárias aumentam rapidamente a sua população quando o alimento é abundante. Em tais períodos, mergulhar entre essas "casas", que têm aproximadamente o tamanho de uma noz, seria como nadar em uma tempestade de neve!

SUBFILO CEPHALOCHORDATA

Os cefalocordados são os anfioxos: animais delgados, comprimidos lateralmente e translúcidos com cerca de 3 a 7 cm de comprimento (Figura 23.9), que habitam os fundos arenosos de águas costeiras em todo o mundo. Os anfioxos, originalmente, ostentaram o nome genérico *Amphioxus* (Gr. *amphi*, ambas as extremidades, + *oxys*, pontuda), que mais tarde foi substituído pela prioridade por *Branchiostoma* (Gr. *branchia*, brânquia, + *stoma*, boca). Todavia, "anfioxo" é ainda utilizado como um nome popular e conveniente para todas as 29 espécies desse diminuto subfilo. Em águas costeiras da América do Norte são encontradas cinco espécies de anfioxos.

O anfioxo é especialmente interessante porque tem as cinco características distintas dos cordados em um único indivíduo. A água entra pela boca, dirigida por cílios localizados na cavidade bucal e faringe, então passa através de numerosas fendas faríngeas, onde o alimento é capturado pelo muco, secretado pelo endóstilo e transportado pelos cílios para o intestino. Nele, as partículas alimentares menores são separadas do muco e passam para o **ceco hepático**, onde são fagocitadas e digeridas intracelularmente. O alimento é deslocado através do intestino por meio de cílios, que são concentrados em uma área corada de escuro e chamada de anel ileocólico (Figura 23.9), e não por contrações musculares como nos vertebrados. Como nos tunicados, a água filtrada passa primeiramente para um **átrio** para depois deixar o corpo por um **atrióporo** (equivalente ao sifão exalante dos tunicados).

O sistema circulatório fechado é complexo para um cordado tão simples. O padrão de fluxo é muito similar ao dos peixes, embora não exista um coração. O sangue é bombeado para a frente na **aorta ventral** por meio de contrações peristálticas da parede do vaso; após, ele se dirige dorsalmente pelas artérias branquiais (arcos aórticos) nas barras faríngeas para encontrar as **aortas dorsais** duplicadas, que se unem, posteriormente, para formar uma aorta dorsal única. A partir desse ponto, o sangue é distribuído para os tecidos do corpo por microcirculação e, então, coletado em veias que o retornam para a aorta ventral. O sangue tem como papel principal o transporte de nutrientes, pois, como faltam eritrócitos e hemoglobina, ele tem baixo desempenho no transporte de gases respiratórios. Na faringe não existem brânquias especializadas para a respiração; as trocas gasosas ocorrem na superfície do corpo.

O sistema nervoso é centralizado em torno de um cordão nervoso oco, situado acima da notocorda. Os pares de **raízes nervosas espinhais** emergem em cada segmento miomérico (músculo) do tronco. Os órgãos dos sentidos são simples, incluindo um **ocelo** ímpar, anterior, que funciona como fotorreceptor. Embora a extremidade anterior do cordão nervoso não seja dilatada, como o cérebro característico dos vertebrados, aparentemente ela é homóloga a partes do cérebro de vertebrados.

Os sexos são separados. Os gametas são liberados na cavidade atrial e passam através do atrióporo para o meio externo, onde ocorre a fertilização. A clivagem é holoblástica e a gástrula é formada por invaginação. As larvas eclodem logo após a fertilização e, gradualmente, assumem a forma dos adultos.



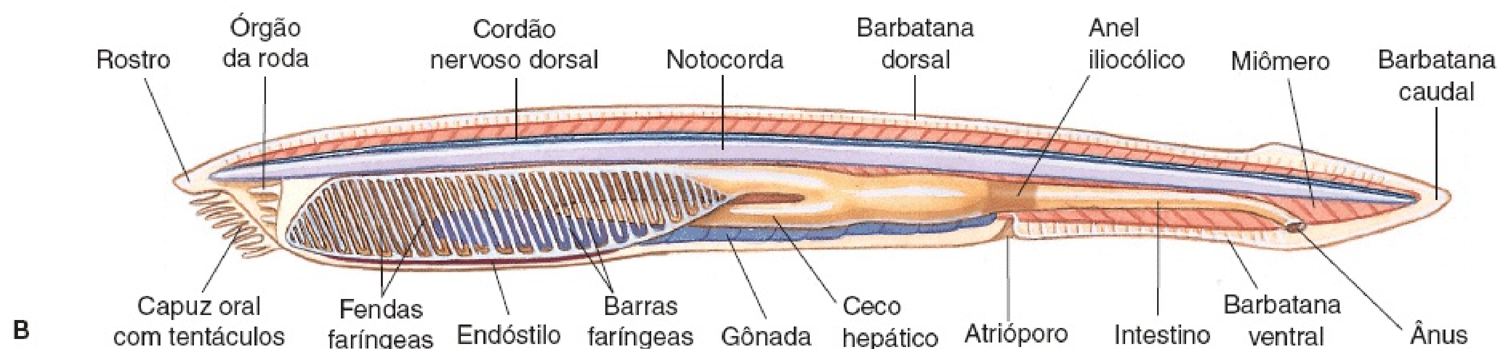


Figura 23.9 Anfioxo. Esse cefalocordado habitante do substrato ilustra as cinco características de cordados (notocorda, cordão nervoso dorsal, fendas faríngeas, endóstilo e cauda pós-anal). Esse plano corporal é considerado ancestral para os cordados. **A.** Anfioxo vivo em posição típica para filtração de alimento. Notar o capuz oral com cirros circundando a abertura pré-oral. **B.** Estrutura interna.

Nenhum outro cordado exibe as características diagnósticas básicas dos cordados de forma tão evidente quanto o anfioxo. Além dos cinco marcos anatômicos dos cordados, o anfioxo tem várias características estruturais que se assemelham ao plano dos vertebrados. Entre estas, pode-se citar o ceco hepático, um divertículo que lembra o pâncreas de um vertebrado ao secretar enzimas digestivas e o fígado por estocar glicogênio, a **musculatura segmentar do tronco** e o plano circulatório básico dos vertebrados.

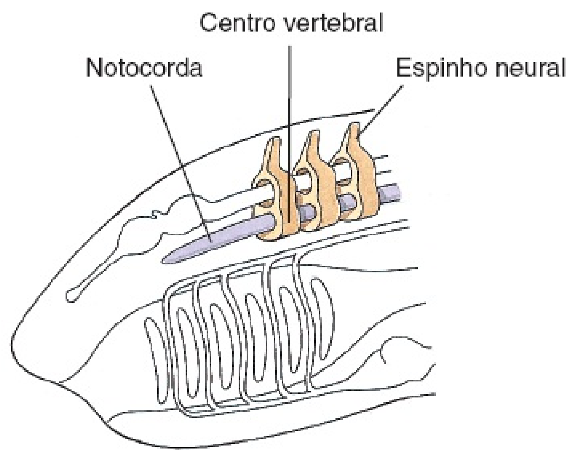
SUBFILO VERTEBRATA (CRANIATA)

O terceiro subfilo dos cordados é o grande e diversificado Vertebrata, assunto dos Capítulos 24 a 28. Esse grupo monofilético compartilha as características básicas dos cordados com os outros dois subfilos, mas, além disso, exibe um número de novos caracteres que os demais não compartilham. A denominação alternativa para esse subfilo, Craniata, descreve mais precisamente o grupo, pois todos têm um crânio (caixa craniana óssea ou cartilaginosa), enquanto alguns peixes sem mandíbulas não têm vértebras.

Adaptações que nortearam a evolução inicial dos vertebrados

Os primeiros vertebrados eram substancialmente maiores e consideravelmente mais ativos que os protocordados. As modificações das estruturas esqueléticas e dos músculos permitiram aumentar a velocidade e a mobilidade. O nível de atividade mais alto e o tamanho dos vertebrados também requereram estruturas especializadas para localização, captura e digestão do alimento, além de adaptações destinadas a suportar uma alta taxa metabólica.

Modificações musculoesqueléticas

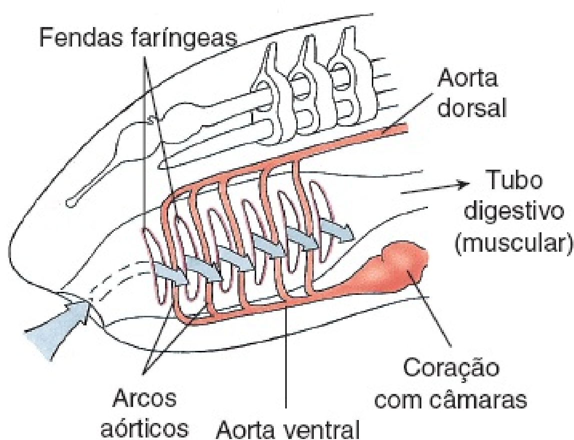


A maioria dos vertebrados tem tanto um endoesqueleto como um exoesqueleto de cartilagem ou osso. O endoesqueleto quase permite um tamanho corporal ilimitado, com muito maior economia de materiais estruturais que o exoesqueleto dos artrópodes. Alguns vertebrados tornaram-se os organismos mais pesados da Terra. Na maioria dos vertebrados, os centros vertebrais, em forma de disco, substituíram a notocorda e neles existem projeções dorsais, denominadas **espinhos neurais**, que fornecem maior área para os músculos segmentares se prenderem. Tais músculos (miômeros) do corpo transformaram-se, a partir daqueles em forma de V dos cordados ancestrais, em músculos em forma de W dos vertebrados. Esse aumento na complexidade dos miômeros fornece um poderoso controle sobre um extenso comprimento do corpo. As nadadeiras raiadas de origem dérmica, que auxiliam na natação, são também únicas dos vertebrados.

O endoesqueleto, provavelmente, era composto inicialmente por cartilagem e, posteriormente, por osso. A cartilagem, com crescimento rápido e flexibilidade, é ideal para a construção da primeira estrutura esquelética de todos os embriões de vertebrados. O endoesqueleto de feiticeiras, lampreias, tubarões e afins atuais, e mesmo de alguns peixes ósseos, como os esturjões, é composto, principalmente, por cartilagem. O osso pode ter sido adaptado, nos primeiros vertebrados, em várias direções. Certamente, as placas de ossos na pele dos ostracodermes e outros peixes primitivos forneceram proteção contra predadores, embora existam alguns benefícios mais importantes. A resistência estrutural do osso é superior àquela da cartilagem, tornando-o ideal para a fixação dos músculos em áreas de alto estresse mecânico. Um dos conceitos mais interessantes é que a função original do osso era para armazenamento mineral e homeostase. O fósforo e o cálcio são usados para muitos processos fisiológicos e têm, particularmente, alta demanda nos organismos com altas taxas metabólicas.

A maioria dos vertebrados tem um amplo exoesqueleto (que se desenvolve a partir da pele), embora seja altamente modificado em muitas formas. Alguns peixes primitivos, incluindo ostracodermes e placodermes (Figuras 23.14 e 23.17), foram parcialmente recobertos por uma armadura dérmica óssea. Essa armadura é modificada em escamas nos demais peixes. A maioria dos vertebrados é ainda mais protegida por estruturas queratinizadas derivadas da epiderme, como escamas reptilianas, pelos, penas, garras e cornos.

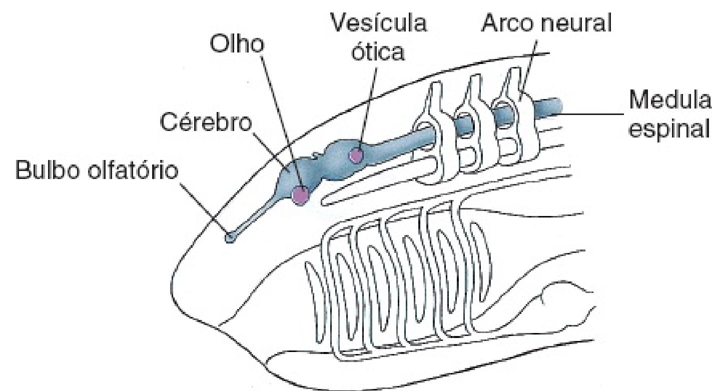
Aprimoramento da fisiologia



Os sistemas digestivo, respiratório, circulatório e excretor dos vertebrados são modificados para atender a maior demanda metabólica. A faringe perfurada evoluiu como um dispositivo de alimentação por filtração nos primeiros cordados, usando cílios e muco para movimentar a água e para capturar pequenas partículas de alimento em suspensão. Nos vertebrados, a

adição de músculos à faringe criou uma poderosa bomba para movimentar a água. Com a origem de brânquias altamente vascularizadas, a função da faringe alterou-se, primariamente, para trocas gasosas. Os primeiros cordados moviam o alimento pelo tubo digestivo com cílios, mas os vertebrados movem o alimento pelo tubo digestivo com músculos. Essa substituição junto com a aquisição de duas glândulas digestivas, o fígado e o pâncreas, permitiram que os vertebrados administrassem o aumento da quantidade de alimento ingerido. O coração ventral com três câmaras, constituídas de seio venoso, átrio e ventrículo, e eritrócitos com hemoglobina aumentaram o transporte de nutrientes, gases e outras substâncias. Os protocordados não têm rins distintos, mas os vertebrados têm rins glomerulares duplicados que removem resíduos metabólicos e regulam os fluidos e íons corporais.

Nova cabeça, cérebro e sistemas sensoriais



Quando os vertebrados ancestrais trocaram a alimentação por filtração para a predação ativa, novos controles integrativos, sensoriais e motores tornaram-se essenciais para localização e captura de presas maiores. A extremidade anterior do cordão nervoso tornou-se dilatada como um **cérebro tripartido** (prosencéfalo, mesencéfalo e metencéfalo) protegido por um crânio ósseo ou cartilaginoso. Os órgãos sensoriais especiais duplicados evoluíram para a recepção a distância. Tais órgãos incluem olhos duplicados com cristalinos e retinas invertidas; mecanorreceptores, como ouvidos pares, projetados para equilíbrio e recepção do som; quimiorreceptores do paladar e órgãos olfatórios especializados, intensamente sensíveis; receptores da linha lateral para detectar vibrações na água; e eletrorreceptores capazes de detectar correntes elétricas que sinalizam a presa (ver Capítulo 33).

Crista neural, placódios ectodérmicos e genes Hox

O desenvolvimento da cabeça e órgãos sensoriais especiais nos vertebrados foi o resultado incontestável de duas inovações embrionárias, presentes apenas nos vertebrados: a **crista neural** e os **placódios ectodérmicos**. A crista neural, uma população de células ectodérmicas localizadas ao longo do comprimento do tubo neural embrionário (ver Figura 8.28, no Capítulo 8), contribui para a formação de muitas estruturas diferentes, incluindo a maior parte do crânio, esqueleto faríngeo, dentina dos dentes, alguns nervos cranianos, gânglios, algumas glândulas endócrinas e células de Schwann. Além disso, a crista neural regula o desenvolvimento de tecido adjacente, como o esmalte dos dentes e os músculos faríngeos (branquioméricos). Os placódios ectodérmicos (Gr. *placo*, placa) são espessamentos ectodérmicos, em forma de placa, que surgem anteriormente em ambos os lados do tubo neural. Eles originam o epitélio olfatório, o cristalino do olho, o epitélio da orelha interna, alguns gânglios e nervos cranianos, os mecanorreceptores da linha lateral e os eletrorreceptores. Assim, a cabeça de um vertebrado, com suas estruturas sensoriais localizadas próximo à boca (mais tarde equipada com mandíbulas para a captura de presas), originou-se de novos tecidos embrionários.

Os estudos da distribuição dos genes *homeobox* (*Hox*), que controlam o plano corporal do embrião dos cordados (Capítulo 8), sugerem que os genes *Hox* foram duplicados, aproximadamente, ao mesmo tempo que ocorreu a origem dos vertebrados. O anfioxo e os invertebrados têm apenas uma cópia dos genes *Hox*, enquanto a maioria dos gnatostomados atuais tem quatro cópias. Essas cópias adicionais dos genes *Hox* podem ser responsáveis pela evolução de muitas características dos vertebrados.

Busca pelo vertebrado ancestral

A maior parte dos primeiros vertebrados paleozoicos fósseis, os ostracodermes (adiante) sem mandíbulas, compartilha muitas características novas, quanto ao desenvolvimento de sistemas de órgãos, com os vertebrados atuais. Tais sistemas de órgãos devem ter se originado em um vertebrado primitivo ou linhagem dos cordados invertebrados. Os cordados invertebrados

fósseis são raros e conhecidos, primariamente, de dois estratos fósseis – o bem conhecido *Burgess Shale* (Capítulo 6), Canadá, do Cambriano Médio, e os recentemente descobertos de Chengjiang e Haikou, China, do Cambriano Inferior. Um tunicado (ascídia) e *Yunnanozoon*, provavelmente um cefalocordado, são conhecidos de Chengjiang. Pouco melhor conhecida é a *Pikaia*, uma criatura em forma de fita, um tanto semelhante a um peixe, com cerca de 5 cm de comprimento, descoberta em *Burgess Shale* (Figura 23.10). A presença de notocorda e de miômeros identifica claramente *Pikaia* como um cordado. A semelhança superficial de *Pikaia* com o anfioxo atual sugere que ela possa ser um cefalocordado primitivo.

Uma profusão de informações acerca da origem dos vertebrados é fornecida por *Haikouella lanceolata*, uma pequena criatura em forma de peixe, conhecida por mais de 300 espécimes fósseis, descobertos recentemente em sedimentos de 530 milhões de anos de idade, próximo de Haikou. Ela apresenta vários caracteres que a identificam como um cordado, incluindo notocorda, faringe e cordão nervoso dorsal. Certas estruturas adicionais dos fósseis, interpretadas como músculos faríngeos, olhos duplicados e cérebro dilatado, são características de vertebrados (Figura 23.11). Todavia, ela não é um vertebrado porque nos fósseis faltam evidências de vários atributos diagnósticos de vertebrados, que incluem crânio, ouvido e um telencéfalo distinto (região anterior do prosencéfalo). John Mallatt, Jun-yuan-Chen e colaboradores, que têm estudado extensivamente esses fósseis, supõem que *Haikouella* seja táxon-irmão dos vertebrados, embora isso não seja universalmente aceito. Não obstante as recentes descobertas fósseis de cordados primitivos, muitas especulações sobre a ancestralidade dos vertebrados têm focalizado os protocordados atuais, em parte por eles serem mais bem conhecidos que as formas fósseis.

Butler e Hodos forneceram uma explicação de como os olhos duplicados dos vertebrados evoluíram a partir do ocelo mediano ímpar de um ancestral semelhante ao anfioxo. O gene homeótico *Pax 6* é responsável pela formação de uma região geradora do olho, próxima ao mesencéfalo. Os produtos de um outro gene, *Sonic hedgehog*, suprimem a expressão do *Pax 6* na linha média, formando, assim, olhos duplicados laterais. As manipulações genéticas em camundongos que causam a ausência do *Sonic hedgehog* produzem um olho mediano não duplicado.

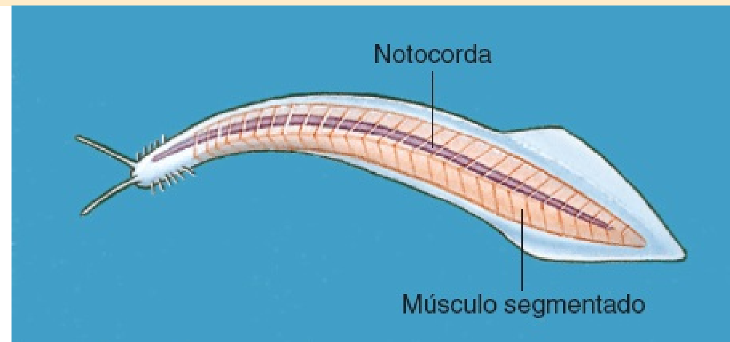


Figura 23.10 *Pikaia*, um cordado primitivo oriundo de *Burgess Shale* da Colúmbia Britânica, Canadá.

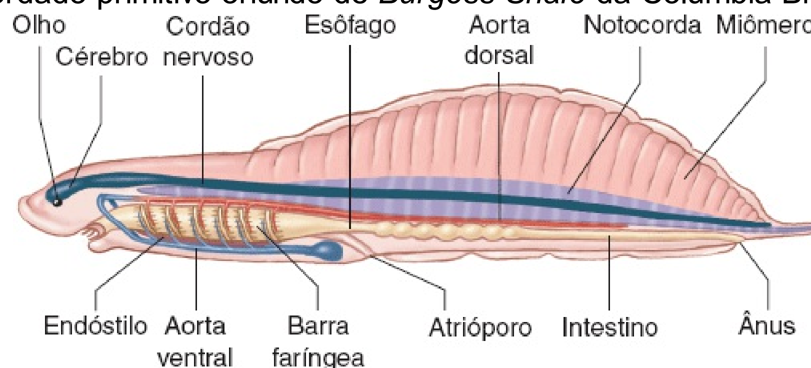


Figura 23.11 *Haikouella*, um cordado com várias características de vertebrado de xistos do Cambriano Inferior de Haikou, China. Há a hipótese de ele ser o táxon-irmão dos vertebrados (Craniata).

Evolução dos cordados e posição do anfioxo

A evolução dos cordados tomou dois caminhos: um conduzindo aos urocordados sedentários; outro, aos cefalocordados e vertebrados ativos e móveis. Em 1928, na Inglaterra, Walter Garstang postulou que o ancestral cordado era um filtrador de alimento sedentário, como os tunicados ascidianos adultos. Garstang lançou a hipótese de que a o ciclo de vida ancestral dos cordados permanecia o mesmo dos tunicados e que um ancestral dos vertebrados perdeu a capacidade de se metamorfosear em adulto séssil e, em vez disso, desenvolveu gônadas e reproduziu-se, mantendo uma outra morfologia larval. Essa forma,

agora livre-nadante como um adulto, teria sido o ancestral dos cefalocordados e vertebrados. Com a contínua evolução, enfatizando a cefalização, teriam surgido os primeiros vertebrados (Figura 23.12). Garstang chamou esse processo de **pedomorfose** (Gr. *pais*, *paidós*, criança, + *morphe*, forma), um termo que descreve a retenção evolutiva dos atributos juvenis ou larvais no corpo do adulto. A pedomorfose é um fenômeno bem conhecido em vários grupos de animais diferentes (a pedomorfose em anfíbios é descrita no Capítulo 25).

As evidências genéticas e do desenvolvimento, coligidas recentemente, permitiram testar a hipótese de Garstang. Numerosas reconstruções filogenéticas, junto com evidências fósseis, posicionam os cefalocordados como o táxon-irmão de um clado que consiste em urocordados e vertebrados, sugerindo que os cefalocordados e vertebrados retêm a condição ancestral de cordado e que as ascídias sésseis representam uma condição derivada (Figura 23.2). Além disso, foi identificado, recentemente, um incipiente tecido de crista neural nos urocordados, sustentando um parentesco de grupo-irmão com vertebrados. Assim, a maioria dos zoólogos, atualmente, rejeita a hipótese de Garstang e considera o cordado ancestral como uma criatura livre-nadante (Figura 23.3), talvez semelhante aos anfioxos modernos.

Embora os urocordados agora sejam considerados os parentes vivos mais próximos dos vertebrados, a forma de seu corpo séssil evoluiu em uma linhagem ancestral somente para os urocordados, e não em uma ancestralidade vertebrada. A maioria dos zoólogos vê os anfioxos como mantendo muito da estrutura corporal dos cordados ancestral e pré-vertebrada. Os cefalocordados compartilham várias características com os vertebrados que estão ausentes nos tunicados, incluindo miômeros segmentados, aortas ventral e dorsal, arcos aórticos ou branquiais e podócitos, células excretoras especializadas. No entanto, conforme observado no prólogo deste capítulo, o anfioxo não é provavelmente o ancestral mais comum dos vertebrados porque não possui cérebro tripartido, coração em câmaras, órgãos sensoriais especiais, intestino muscular e faringe, e infere-se que o tecido da crista neural tenha ocorrido neste ancestral.

Pedomorfose, o deslocamento de características juvenis ou larvais ancestrais no descendente adulto, pode ser produzida por três diferentes processos evolutivos do desenvolvimento: neotenia, progênese e postergação. Na neotenia, a taxa de crescimento da forma corporal é reduzida de tal modo que o animal não atinge a forma adulta ancestral, quando ele atinge a maturidade. A progênese é uma maturação precoce de gônadas no corpo de uma larva (ou juvenil) que, então, interrompe o crescimento e nunca atinge a forma corporal ancestral. Na postergação, o início de um processo de desenvolvimento é retardado em relação à maturidade reprodutiva, de tal sorte que a forma adulta ancestral não é atingida ao mesmo tempo que a maturidade reprodutiva. Assim, a neotenia, a progênese e a postergação descrevem diferentes caminhos pelos quais pode ocorrer pedomorfose. Os biólogos usam o termo inclusivo pedomorfose para descrever os resultados desses processos evolutivos do desenvolvimento.

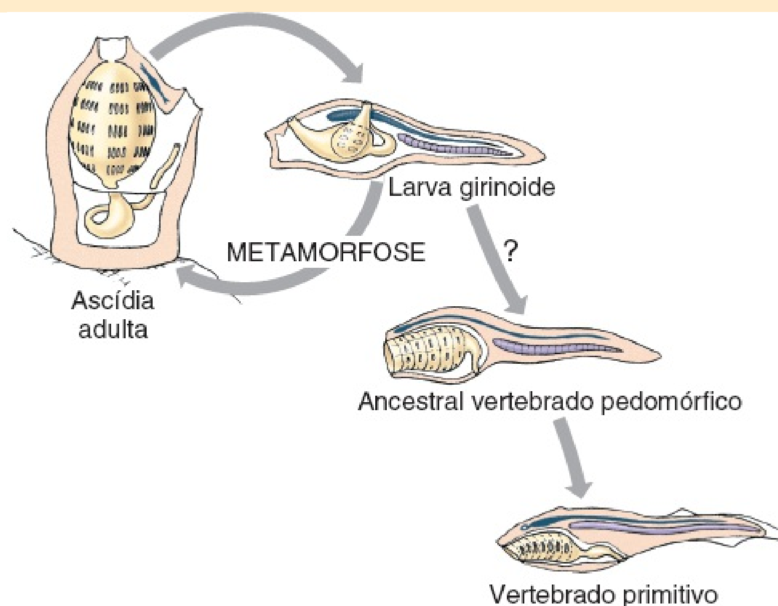


Figura 23.12 Hipótese de Garstang sobre a evolução larval. De acordo com essa hipótese (atualmente rejeitada), o ancestral dos cordados era um filtrador de alimento sedentário, como a maioria dos tunicados adultos. Há mais de 540 milhões de anos, algumas larvas tornaram-se pedomórficas, alcançando a maturidade reprodutiva na

forma do corpo larval. Estas se tornaram cefalizadas, evoluindo para se tornarem os primeiros vertebrados.

Larva amocete das lampreias como um modelo para o plano corporal vertebrado ancestral

As lampreias (peixes sem mandíbulas da classe Petromyzontida, discutidas no Capítulo 24) têm um estágio larval de água doce conhecido como **amocete** (Figura 23.13). Na forma do corpo, aparência, modo de vida e em muitos detalhes anatômicos, a larva amocete lembra o anfioxo. De fato, o gênero *Ammocoetes* (Gr. *ammos*, areia, + *koite*, cama, referindo-se ao hábito preferido da larva) foi atribuído às larvas de lampreia no século 19, quando se pensava, erroneamente, que se tratava do adulto de um cefalocordado, proximamente aparentado ao anfioxo. As larvas amocetes são tão diferentes das lampreias adultas que o erro é compreensível; a relação não fora compreendida até ser observada a metamorfose completa da larva para uma lampreia adulta.

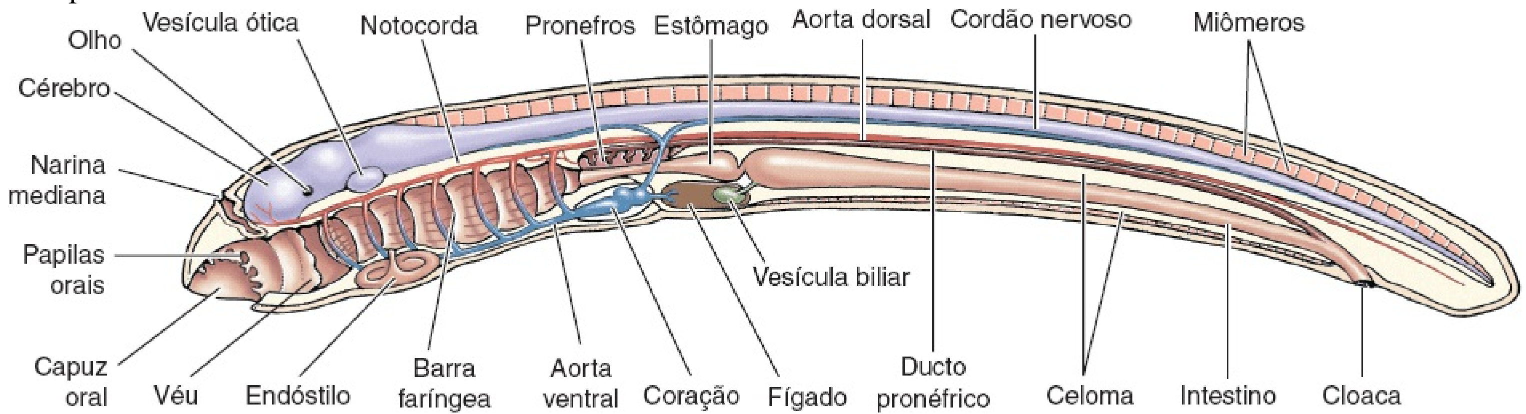


Figura 23.13 Amocete, estágio larval de água doce de uma lampreia. Embora lembre o anfioxo em muitos aspectos, os amocetes têm um cérebro bem desenvolvido, olhos duplicados, rins distintos, coração e outras características que faltam no anfioxo, mas que são específicas do plano corporal vertebrado.

Classificação lineana tradicional dos membros atuais do filo Chordata

Filo Chordata

Subfilo Urochordata (Gr. *oura*, cauda, + L. *chorda*, corda, + *ata*, caracterizado por). **(Tunicata): tunicados**. Notocorda e cordão nervoso apenas nas larvas livre-nadantes; ascídias adultas sésseis, protegidas por uma túnica. Cerca de 1.600 espécies.

Subfilo Cephalochordata (Gr. *kephalē*, cabeça, + L. *chorda*, corda): **anfioxos**. Notocorda e cordão nervoso dispostos ao longo de toda a extensão do corpo e persistentes por toda a vida do animal; formato pisciforme. Vinte e nove espécies.

Subfilo Vertebrata (L. *vertebratus*, vertebrado). **(Craniata): vertebrados**. Crânio cartilaginoso ou ósseo envolvendo um cérebro tripartido; cabeça bem desenvolvida, com órgãos sensoriais duplicados; normalmente com vértebras; coração com várias câmaras; trato digestivo com paredes musculares; rins duplicados.

Superclasse Agnatha (Gr. *a*, sem, + *gnathos*, mandíbula): **lampreias** e **feiticeiras**. Sem mandíbulas ou apêndices duplicados verdadeiros. Provavelmente um grupo parafilético.

Classe Myxini (Gr. *myxa*, muco): **feiticeiras**. Quatro pares de tentáculos circundando a boca; sem funil oral; 1 a 16 pares de fendas branquiais; glândulas de muco presentes; sem vértebras; cerca de 70 espécies.

Classe Petromyzontida (Gr. *petros*, pedra, + *myzon*, sugador): **lampreias**. Funil oral com dentes queratinizados; bolsa nasal não conectada à faringe; vértebras presentes apenas como arcos neurais; 38 espécies.

Superclasse Gnathostomata (Gr. *gnathos*, mandíbulas, + *stoma*, boca): **peixes mandibulados, tetrápodes**. Com mandíbulas e, normalmente, com apêndices duplicados.

Classe Chondrichthyes (Gr. *chondros*, cartilagem, + *ichthys*, peixe): **tubarões**, **raias**, **quimeras**. Esqueleto cartilaginoso; intestino com válvula espiral; sem bexiga natatória; clásper presente nos machos. Cerca de 970 espécies.

Classe Actinopterygii (Gr. *aktis*, raio, + *pteryx*, nadadeira, asa): **peixes com nadadeiras raiadas**. Esqueleto ossificado; uma única abertura branquial coberta por um opérculo; nadadeiras duplicadas sustentadas primariamente por raios dérmicos; musculatura dos apêndices dentro do

corpo; bexiga natatória, quando presente, é um órgão principalmente hidrostático; átrio e ventrículo não divididos. Cerca de 27.000 espécies.

Classe Sarcopterygii (Gr. *sarkos*, carne + *pteryx*, nadadeira, asa): **peixes de nadadeiras lobadas**. Esqueleto ossificado; única abertura branquial coberta por opérculo; nadadeiras duplicadas com esqueleto interno robusto e musculatura dentro dos apêndices (locomotores); nadadeira caudal dificerca; intestino com válvula espiral; geralmente com pulmões; átrio e ventrículo pelo menos parcialmente divididos. Oito espécies. Grupo parafilético, a não ser que os tetrápodes sejam incluídos.

Classe Amphibia (Gr. *amphi*, duplo ou ambos, + *bios*, vida): **anfíbios**. Tetrápodes ectotérmicos; respiração por pulmões, brânquias ou pele; desenvolvimento por estágios larvais; pele úmida com glândulas mucosas e sem escamas. Cerca de 6.000 espécies.

Classe Reptilia (L. *repere*, rastejar): **répteis**. Tetrápodes ectotérmicos com pulmões; o embrião desenvolve-se dentro de um ovo com casca; sem estágio larval; pele seca, sem glândulas mucosas e corpo coberto por escamas epidérmicas. Parafilético, a não ser que as aves sejam incluídas. Cerca de 9.500 espécies.

Classe Aves (L. pℓ. de *avis*, ave): **aves**. Vertebrados endotérmicos com os membros anteriores modificados para o voo; corpo coberto com penas; escamas nos pés. Cerca de 10.000 espécies.

Classe Mammalia (L. *mamma*, seio): **mamíferos.** Vertebrados endotérmicos com glândulas mamárias; corpo relativamente coberto com pelos; cérebro volumoso, com neocórtex; três ossículos na orelha média. Cerca de 5.400 espécies.

Uma larva amocete tem o corpo comprido e delgado, com um capuz oral circundando a boca semelhante ao anfioxo (Figura 23.13). Os amocetes são filtradores de alimento, mas, em vez de puxarem água para o interior da faringe por meio da ação de cílios, como faz o anfioxo, eles produzem um fluxo alimentar pelo bombeamento muscular como os peixes modernos. A organização dos músculos do corpo em miômeros, a presença da notocorda que serve como principal eixo esquelético e o plano do sistema circulatório, tudo lembra as características do anfioxo.

Os amocetes têm várias características homólogas àquelas de vertebrados e que faltam no anfioxo. Tais características incluem coração com câmaras, cérebro tripartido, órgãos sensoriais especiais duplicados derivados em parte de placódios ectodérmicos, glândula pituitária e rins distintos. Os amocetes também possuem um fígado verdadeiro que substitui o ceco hepático do anfioxo, uma vesícula biliar e tecido pancreático (mas nenhuma glândula pancreática distinta). Em vez das numerosas fendas faríngeas como no anfioxo, no amocete há apenas sete pares de bolsas e fendas faríngeas. A partir das barras faríngeas que separam as fendas faríngeas, projetam-se filamentos branquiais dotados de lamelas secundárias muito semelhantes às brânquias mais extensas típicas dos peixes ósseos (ver Figura 24.29). Assim, a função da faringe evoluiu da forma de filtração de partículas nos protocordados para uma que também inclui troca gasosa nos amocetes e outros vertebrados aquáticos.

Os amocetes exibem a condição mais primitiva, comparado com qualquer vertebrado atual, para essas características. Eles ilustram, claramente, muitos caracteres derivados compartilhados de vertebrados, que são obscurecidos durante o desenvolvimento de outros vertebrados. Eles podem aproximar-se mais de perto do arranjo corporal do ancestral vertebrado.

Vertebrados mais primitivos

Os mais primitivos vertebrados fósseis conhecidos, até recentemente, eram peixes sem mandíbulas, com armadura óssea, denominados **ostracodermes** (Gr. *ostrakon*, concha, + *derma*, pele) de sedimentos do Cambriano Superior e do Ordoviciano. No fim dos anos 1990, nos surpreendentes depósitos de Chengjiang, os pesquisadores desenterraram diversos fósseis de 530 milhões de anos de idade, pertencentes a dois (possivelmente da mesma espécie) vertebrados semelhantes a peixes: *Myllokunmingia* (Gr. *myllo*, peixe marinho, + Kunming, uma cidade na China) e *Haikouichthys* (Haikou, uma cidade na China, + Gr. *ichthy*, peixe). Esses fósseis empurraram a origem dos vertebrados ao menos para o período Cambriano Inferior. Eles mostram muitas características de vertebrados, incluindo coração, olhos duplicados, cápsulas óticas (ouvido) e o que tem sido interpretado como vértebras rudimentares.

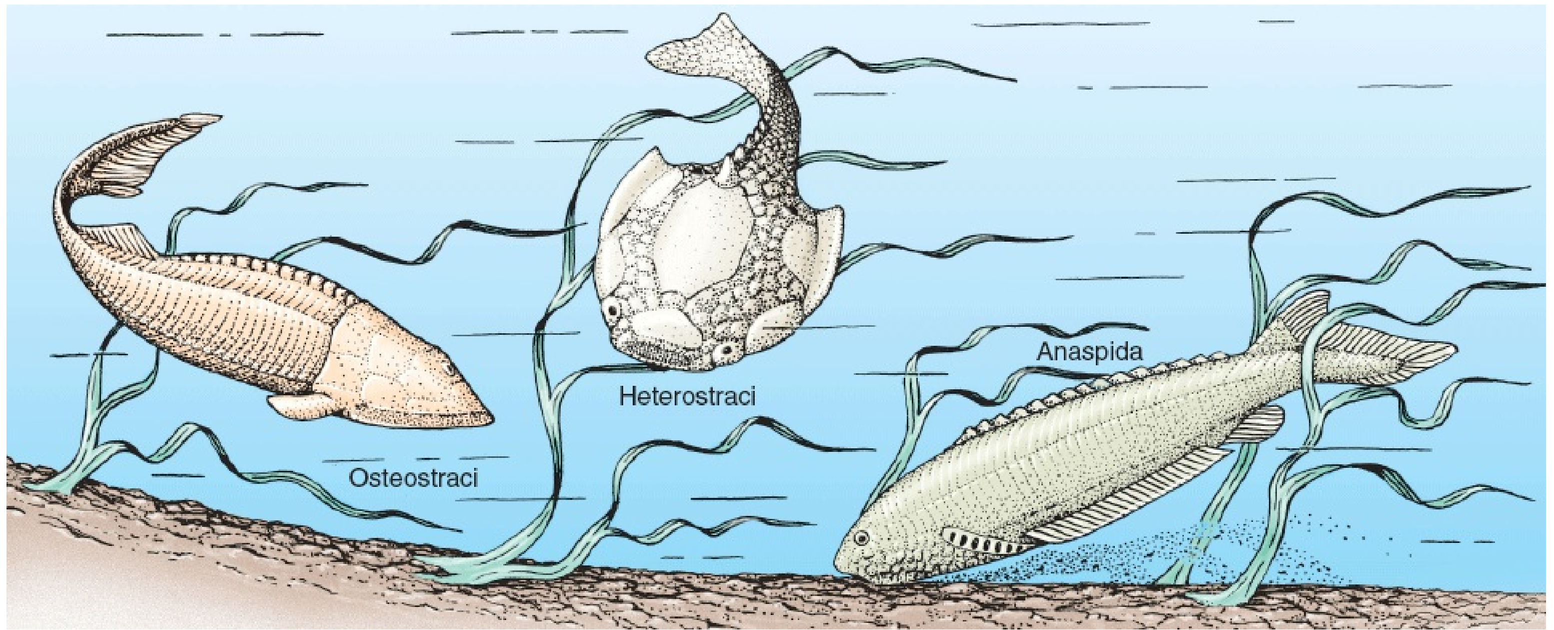


Figura 23.14 Três ostracodermes, peixes sem mandíbulas dos períodos Siluriano e Devoniano. Eles são representados como deveriam se parecer, enquanto buscavam alimento no fundo de um mar devoniano. Eles empregavam uma bomba faríngea poderosa para fazer circular água, em vez do modo muito mais limitado de ação por batimento ciliar usado pelos seus ancestrais protocordados (presumivelmente parecido com anfioxo nesse sentido).

Os primeiros ostracodermes eram protegidos com armadura óssea na derme e não tinham nadadeiras duplicadas, que, nos peixes, foram, posteriormente, muito importantes para a estabilidade (Figura 23.14). Os movimentos natatórios dos representantes de um dos grupos primitivos, os **heterostracos** (Gr. *heteros*, diferente, + *ostrakon*, concha), devem ter sido desajeitados, embora suficientes para propeli-los no fundo do oceano, onde eles procuravam por alimento. Com as aberturas da boca, circular ou em fenda, fixas, eles podem ter filtrado pequenas partículas de alimento da água ou sedimentos oceânicos. Todavia, diferentemente da forma de filtração de partículas com a ação de cílios dos protocordados, os ostracodermes sugavam a água para a faringe por bombeamento muscular, uma inovação importante que, para algumas autoridades, sugere que os ostracodermes podem ter sido predadores ativos que se alimentavam de animais de corpo mole.

O termo "ostracoderme" não representa um arranjo evolutivo natural, mas, em vez disso, é o termo de conveniência para descrever diversos grupos de peixes extintos sem mandíbulas e com carapaças pesadas.

Durante o período Devoniano, os heterostracos sofreram uma grande diversificação que resultou no aparecimento de muitas formas peculiares. Sem jamais terem desenvolvido nadadeiras duplicadas ou mandíbulas, esses vertebrados primitivos floresceram por 150 milhões de anos até se tornarem extintos próximo ao fim do período Devoniano.

Os **osteostracos** (Gr. *osteon*, osso, + *ostrakon*, concha) coexistiram com os heterostracos por quase todo o período Devoniano. Os osteostracos tinham nadadeiras peitorais duplicadas, uma inovação que funcionou para aperfeiçoar a eficiência da natação, controlando a arfagem, a guinada e a ondulação. Tal inovação permitiu um movimento para frente bem direcionado. Um osteostraco típico, como *Cephalaspis* (Gr. *kephalē*, cabeça, + *aspis*, escudo) (Figura 23.14), era um animal pequeno que raramente excedia 30 cm de comprimento. Ele era coberto por uma pesada armadura dérmica de osso, incluindo o escudo da cabeça como uma só peça. O exame das características internas da caixa craniana revela um sofisticado sistema nervoso e órgãos dos sentidos, semelhantes àqueles das lampreias modernas.

Um outro grupo de ostracodermes, os **anaspídeos** (Figura 23.14), era mais aerodinâmico do que outros ostracodermes. Estes e outros ostracodermes sofreram uma diversificação impressionante nos períodos Siluriano e Devoniano. Todavia, todos ostracodermes tornaram-se extintos no fim do período Devoniano.

Durante décadas, os geólogos usaram fósseis estranhos e microscópicos, em forma de dentes, denominados **conodontes** (Gr. *kōnos*, cone, + *odontos*, dente), para datar sedimentos marinhos paleozoicos, sem saber que tipo de criatura apresentava,

originalmente, tais elementos. No início dos anos de 1980, a descoberta de animais conodontes completos mudou essa situação. Com seus elementos fosfatados em forma de dente, miômeros, notocorda, olhos duplicados e cápsulas óticas, os conodontes pertenciam claramente ao clado Vertebrata (Figura 23.15). Embora sua posição exata nesse clado não esteja clara, eles são importantes para o entendimento da evolução dos primeiros vertebrados.

O paleozoólogo sueco Erik Stensiö (1891-1984) foi o primeiro pesquisador a abordar a anatomia fóssil com a mesma atenção incansável aos mínimos detalhes que os morfologistas têm aplicado, há longo tempo, ao estudo anatômico de peixes atuais. Ele desenvolveu métodos novos e exatos para, gradualmente, extrair um fóssil, poucos micrômetros a cada vez, para revelar as estruturas internas. Ele foi capaz de reconstruir não apenas a anatomia óssea, mas os nervos, vasos sanguíneos e músculos em numerosos grupos de peixes da era Paleozoica e do início da Mesozoica. Seus métodos inovadores continuam a ser utilizados hoje pelos paleozoólogos, mas são complementados por novas tecnologias de imagem, incluindo tomografia computadorizada (TC).

Vertebrados primitivos com mandíbulas

Todos os vertebrados com mandíbulas, extintos ou atuais, são chamados coletivamente de **gnatostomados** ("boca com mandíbulas") em contraste aos vertebrados sem mandíbulas, os **agnatos** ("sem mandíbulas"). Os gnatostomados são um grupo monofilético; a presença de mandíbulas é um estado de caráter derivado compartilhado por todos os peixes com mandíbulas e tetrápodes. Entretanto, os agnatos são definidos principalmente pela ausência de mandíbulas, uma característica que não é única aos peixes sem mandíbulas, já que elas estavam ausentes nos ancestrais dos vertebrados. Assim, Agnatha é parafilético.

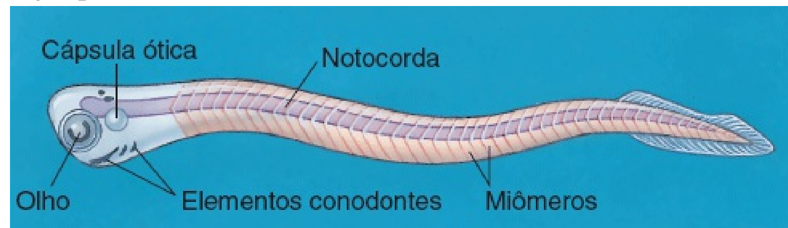


Figura 23.15 Restauração de um conodonte. Os conodontes assemelhavam-se, superficialmente, ao anfioxo, mas tinham um grau muito maior de cefalização (olhos duplicados e, possivelmente, cápsulas auditivas) e elementos mineralizados similares a osso – tudo indicando que os conodontes, provavelmente, eram vertebrados. Os elementos conodontes são considerados como parte de um aparelho de captura de alimento.

A origem das mandíbulas foi um dos mais importantes eventos na evolução dos vertebrados. É óbvia a utilidade das mandíbulas: elas permitem predar formas grandes e ativas de alimento, não disponíveis para os vertebrados sem mandíbulas. Uma ampla evidência sugere que as mandíbulas surgiram por meio da modificação do primeiro ou do segundo arco branquial cartilaginoso de uma série. Como esse arco mandibular substituiu funções de sustentar brânquia e ventilação para aquela de alimentação como mandíbulas? Na expansão desse arco e evolução para um novo, os músculos associados podem ter primeiro auxiliado a ventilação branquial, talvez para atender ao aumento nas demandas metabólicas dos vertebrados primitivos. Uma vez ampliado e equipado com músculos mais fortes, o primeiro arco faríngeo pôde, facilmente, ser modificado para funcionar como mandíbulas. As evidências para essa transformação admirável incluem: primeira, que ambos os arcos branquiais e as mandíbulas formam-se a partir das barras superiores e inferiores que se dobram para frente e são articuladas na região mediana (Figura 23.16); segunda, que ambos os arcos branquiais e as mandíbulas são derivados de células da crista neural; terceira, a musculatura da mandíbula é homóloga àquela que sustenta originalmente a brânquia, como evidenciado pela distribuição dos nervos cranianos. Quase tão notável quanto essa drástica remodelagem morfológica é o subsequente destino evolutivo dos elementos ósseos das mandíbulas – sua transformação em ossículos da orelha média de mamíferos (Capítulo 33).

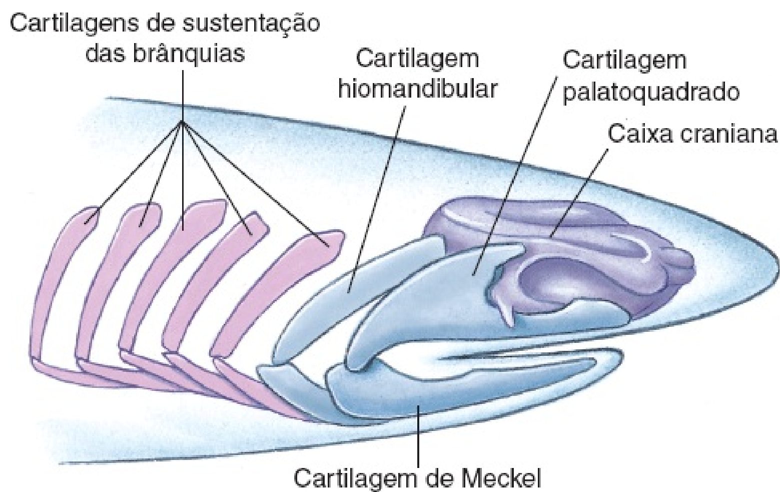


Figura 23.16 Como os vertebrados adquiriram suas mandíbulas. A semelhança entre as mandíbulas e os suportes de brânquias dos peixes primitivos, como esse tubarão do Carbonífero, sugere que a maxila (palatoquadrado) e a mandíbula (cartilagem de Meckel) evoluíram a partir de estruturas que, originalmente, funcionavam como suportes das brânquias. Os suportes branquiais imediatamente atrás das mandíbulas são articulados como as mandíbulas e serviam para ligá-las à caixa craniana. As lembranças dessa transformação são vistas durante o desenvolvimento dos tubarões modernos.

Um crescente grupo de zoólogos usa caracteres do desenvolvimento para descobrir a história evolutiva de estruturas ou organismos, uma área de pesquisa chamada "evo-devo". Estudos recentes documentam que a expressão de vários genes homeóticos, incluindo Hox e Dlx, estabelece os limites dorsoventral e anteroposterior durante o desenvolvimento de várias estruturas da cabeça. Por exemplo, os anfioxos e as lampreias que não tinham mandíbulas expressam HoxL6 (ou seu homólogo) por toda a cabeça, mas os gnatostomados expressam HoxL6 apenas nos arcos faríngeos posteriores, não no arco mandibular. Isso sugere que a *perda* da expressão do *HoxL6* no arco mandibular facilitou a evolução das mandíbulas.

Uma característica adicional de todos os gnatostomados é a presença de apêndices peitorais e pélvicos duplicados, sob a forma de nadadeiras ou membros. Estes, provavelmente, originaram-se como estabilizadores para frear mudança de direção, arfagem e ondulação geradas durante a natação ativa. De acordo com a hipótese da "nadadeira dobrada", as nadadeiras duplicadas surgiram a partir de dobras ventrolaterais contínuas ou zonas formadoras de nadadeiras. A adição de suportes esqueléticos às nadadeiras aumentou a sua habilidade de fornecer estabilidade durante a natação. Uma evidência para essa hipótese é encontrada nas abas duplicadas de *Myllokunmingia* e anaspídeos, além de um grande número de nadadeiras duplicadas de acantódios, também descritos nesta seção. Todavia, as nadadeiras peitorais aparecem no registro fóssil antes das nadadeiras pélvicas, sugerindo um cenário evolutivo mais complexo. Em uma linhagem de peixe, os suportes esqueléticos e musculares das nadadeiras duplicadas tornaram-se reforçados, permitindo-lhes tornarem-se adaptados à locomoção na terra como membros. Os biólogos do desenvolvimento descobriram que a expressão diferencial de vários genes homeóticos define os limites dos flancos e apêndices duplicados nos gnatostomados atuais. A origem das mandíbulas e apêndices duplicados pode estar relacionada com uma segunda duplicação *Hox*, próxima à origem dos gnatostomados. Ambas, mandíbulas e nadadeiras duplicadas, foram as principais inovações na evolução dos vertebrados, estando entre as razões mais importantes para as subsequentes diversificações importantes dos vertebrados que produziram os peixes modernos e todos os tetrápodes, incluindo você, o leitor deste livro.

Entre os primeiros vertebrados com mandíbulas estavam os **placodermes** (Gr. *plax*, placa, + *derma*, pele), com armaduras externas pesadas. Eles primeiro surgiram no registro fóssil do período Siluriano Inferior (Figura 23.17). Os placodermes evoluíram em uma grande variedade de formas, algumas muito grandes (uma tinha 10 m de comprimento!), com aparência grotesca. Eram peixes com armaduras cobertas de escamas com formato de diamantes ou com grandes placas ósseas. Todos se extinguiram no fim do período Devoniano e parece que não deixaram descendentes. Os placodermes são, provavelmente, o táxon-irmão de todos os outros gnatostomados (ver Figura 24.2). Todavia, os **acantódios**, outro grupo de peixes primitivos com mandíbulas, conhecidos do período Siluriano ao Permiano, e caracterizados por olhos grandes situados

anteriormente e nadadeiras com grandes espinhos (Figura 23.17), estão incluídos em um clado que sofreu uma grande diversificação para formar os peixes ósseos, que hoje dominam as águas do mundo.

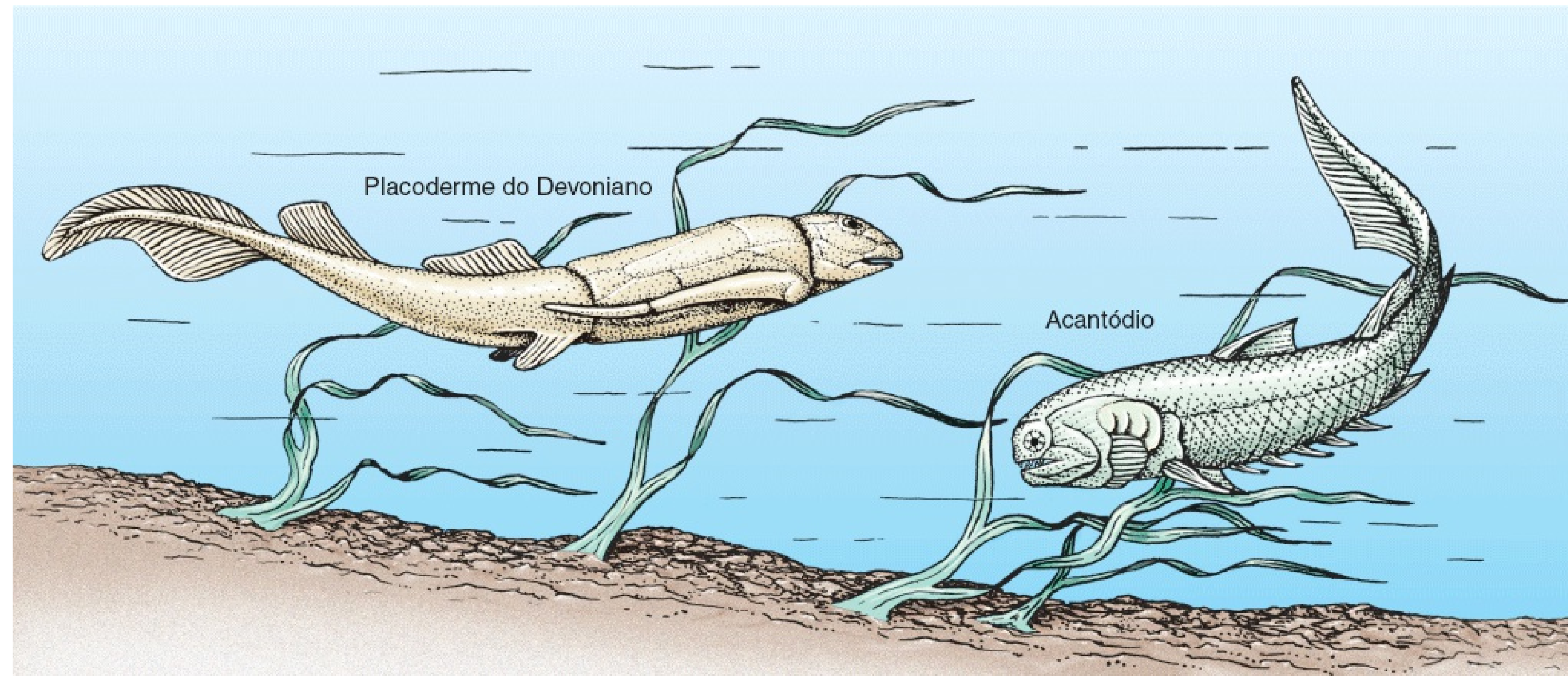


Figura 23.17 Peixes primitivos sem mandíbulas do período Devoniano, de 400 milhões de anos atrás. As mandíbulas e os suportes branquiais, a partir dos quais evoluíram as mandíbulas, desenvolvem-se de células das cristas neurais, um caráter diagnóstico dos vertebrados. A maioria dos placodermes era habitante do fundo e alimentava-se de animais bentônicos, embora alguns fossem predadores ativos. Os acantódios sustentavam armaduras menores que os placodermes e tinham olhos grandes situados anteriormente e espinhos proeminentes nas nadadeiras duplicadas. A maioria era marinha, mas muitas espécies viveram em água doce.

Resumo

O filo Chordata é assim denominado pela presença, em algum estágio do seu ciclo de vida, da notocorda cilíndrica e que reforça o eixo do corpo. Todos os cordados compartilham cinco marcos característicos que os separam de todos os demais filos: notocorda, cordão nervoso dorsal oco, bolsas ou fendas faríngeas, endóstilo e cauda pós-anal. Dois dos três subfilos de cordados são de invertebrados, nos quais não existe cabeça diferenciada. São os Urochordata (tunicados), cuja maioria é séssil na forma adulta, mas todos eles tinham uma forma larval livre-nadante; e os Cephalochordata (anfioxos), formas semelhantes a peixes que incluem o famoso anfioxo.

Os cordados são deuterostômios, como os equinodermos e hemicordados. Atualmente, a maioria dos zoólogos considera o cordado ancestral como tendo sido uma criatura pequena, livre-nadante e filtradora de alimento. Embora uma evidência recente sugira que os urocordados são o grupo-irmão vivo de vertebrados, o modo de vida séssil de seus adultos é, provavelmente, derivado, e o anfioxo (Cephalochordata) tem a forma corporal mais similar à do ancestral pré-vertebrado.

O subfilo Vertebrata inclui os membros do reino animal dotados de coluna vertebral (feiticeiras e lampreias, realmente, não têm vértebras, mas elas são incluídas em Vertebrata por tradição, pois compartilham muitas homologias com vertebrados). Os vertebrados caracterizam-se como um grupo por: uma cabeça bem desenvolvida, seu grande tamanho relativo, alto grau de mobilidade e um projeto corporal distinto, com muitas características peculiares que permitiram a irradiação adaptativa excepcional. Entre estas, os mais importantes são: o endoesqueleto vivo, que permite um crescimento contínuo e fornece uma estrutura robusta para a eficiente fixação e ação muscular; faringe muscular perfurada com fendas e brânquias (perdida ou amplamente modificada nos vertebrados terrestres), com amplo aumento da eficiência respiratória; tubo digestivo com musculatura; coração com câmaras, que atende a mais altas demandas metabólicas; e um sistema nervoso avançado, com cérebro diferenciado e órgãos sensoriais duplicados. O discernimento sobre a evolução inicial dos vertebrados é fornecido pelo exame de várias formas fósseis, incluindo *Haikouella*, conodontes, peixes ostracodermes e os amocetes, larvas das lampreias atuais. A evolução das mandíbulas e dos apêndices duplicados, provavelmente, contribuiu para o incrível sucesso

de um dos grupos de vertebrados, os gnatostomados.

Questões de revisão

1. Que características compartilhadas pelos três filos de deuterostômios indicam um grupo monofilético de animais inter-relacionados?
2. Explique como a classificação cladista para os vertebrados resulta em importantes reagrupamentos dos tradicionais táxons de vertebrados (refere-se à Figura 23.2). Por que alguns agrupamentos tradicionalmente reconhecidos, como Agnatha e Reptilia, são inconsistentes com os princípios cladistas?
3. Nomeie cinco características compartilhadas por todos os cordados e explique a função primária de cada uma.
4. No debate sobre a questão da origem dos cordados, os zoólogos, finalmente, concordam que os cordados devem ter evoluído dentro do grupo deuterostômio e não de um grupo protostômio, como inicialmente defendido. Quais as evidências embriológicas que sustentam esse ponto de vista?
5. Faça a descrição de um tunicado adulto que o identificaria como um cordado e, ainda, distingue-o de outros grupos de cordados.
6. Há muito tempo, o anfioxo tem sido de interesse de muitos zoólogos que buscam um ancestral para os vertebrados. Explique por que o anfioxo desperta tal interesse e como ele é diferente do hipotético ancestral comum mais recente de todos os vertebrados.
7. Tanto as ascídias (urocordados) como os cefalocordados (anfioxos) são organismos filtradores de alimento. Descreva o aparelho de filtração de alimento de uma ascídia e explique em que sentido o seu modo de alimentação é similar, ou distinto, daquele do anfioxo.
8. Explique por que é necessário saber a história de vida de um tunicado para entender por que os tunicados são cordados.
9. Liste três grupos de adaptações que dirigiram a evolução dos vertebrados e explique como cada uma delas contribuiu para o sucesso dos vertebrados.
10. Em 1928, Walter Garstang sugeriu que os tunicados pareciam ser o estoque ancestral dos vertebrados. Explique essa hipótese e avalie sua validade com recentes dados filogenéticos, fósseis e do desenvolvimento.
11. Qual é a posição filogenética de *Haikouella* e que evidência sustenta seu posicionamento?
12. Distinga ostracodermes de placodermes. Quais características evolutivas importantes que apareceram primeiro em cada grupo? O que são conodontes?
13. Qual é a explicação atualmente preferida para a evolução das mandibulas dos vertebrados?

    Para aprofundar seu raciocínio. Atualmente, urocordados, em vez de anfioxo, são considerados grupo-irmão de vertebrados. Por que o anfioxo ainda é, em vez de urocordados, considerado um melhor modelo para o plano corporal dos primeiros vertebrados?

Referências selecionadas

Ahlberg, P. E. 2001. Major events in early vertebrate evolution. London, Taylor & Francis. *A evolução dos vertebrados até a divisão dos grupos principais de peixes com mandíbulas, incorporando dados moleculares, fósseis e embriológicos. Esse livro faz contribuições importantes, mas algumas conclusões são controversas.*

Alldredge, A. 1976. Appendicularians. Sci. Am. **235:**94-102 (July). *Descreve a biologia das larvas, que constroem casas delicadas para capturar alimento.*

Carroll, R. L. 1997. Patterns and processes of vertebrate evolution. New York, Cambridge University Press. *Uma análise abrangente dos processos evolutivos que influenciaram as grandes mudanças na evolução dos vertebrados.*

Cohn, M. J. 2002. Lamprey *Hox* genes and the origin of jaws. Nature **416:**386-387. *A perda de* HoxL6 *no arco mandibular aparentemente facilitou a evolução das mandíbulas.*

Donoghue, P. C. J., P. L. Forey, and R. J. Aldridge. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. Biol. Rev. **75:**191-251. *Nesse resumo da evolução dos cordados primitivos, os autores fornecem evidências de que os conodontes são vertebrados de que as lampreias e os mixinídeos não formam um grupo monofilético.*

Forey, P., and P. Janvier. 1994. Evolution of the early vertebrates. Am. Sci. **82:**554-565. *Resume a biologia e a evolução de*

muitos grupos de ostracodermes e outros craniados primitivos.

Gee, H. 1996. Before the backbone: views on the origin of the vertebrates. New York, Chapman & Hall. *Revisão surpreendente de muitas hipóteses da origem dos vertebrados. Gee traz muitas evidências genéticas, desenvolvimentais e moleculares em sua discussão.*

Gould, S. J. 1989. Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history. New York, W. W. Norton & Company. *Nesse livro que descreve os maravilhosos fósseis cambrianos do Burgess Shale, Gould "deixa o melhor para o fim" inserindo um epílogo sobre os* Pikaia, *os primeiros cordados descobertos.*

Jeffrey, W. R., A. G. Strickler, and Y. Yamamoto. 2004. Migratory neural crest–like cells from body pigmentation in a urochordate embryo. Nature **431:**696-699. *Evidência que embasa uma relação de táxon-irmão entre urocordados e vertebrados*.

Long, J. A. 1995. The rise of fishes: 500 million years of evolution. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *Uma história evolutiva confiável e generosamente ilustrada dos peixes.*

Maisey, J. G. 1996. Discovering fossil fishes. New York, Henry Holt & Company. *Cronologia belamente ilustrada da evolução dos peixes com análise cladística das relações evolutivas.*

Mallatt, J., and J.-Y. Chen. 2003. Fossil sister group of craniates: predicted and found. J. Morph. **258:**1-31. *Uma nova avaliação dos fósseis* dos Haikouella *revelou várias características as quais sugerem que estes são o táxon-irmão dos craniados.*

Shimeld, S. M., and P. W. Holland. 2000. Vertebrate innovations. Proc. Natl. Acad. Sci. **97:**4449–4452. *Tem como foco caracteres desenvolvimentais, incluindo crista neural, placódios ectodérmicos e genes* Hox.

Shubin, N. 2008. Your inner fish. New York, Pantheon Books. *Uma leitura fácil e envolvente. Você tem essa aparência por causa dos eventos evolutivos que os peixes sofreram (e outros animais) há milhões de anos.*

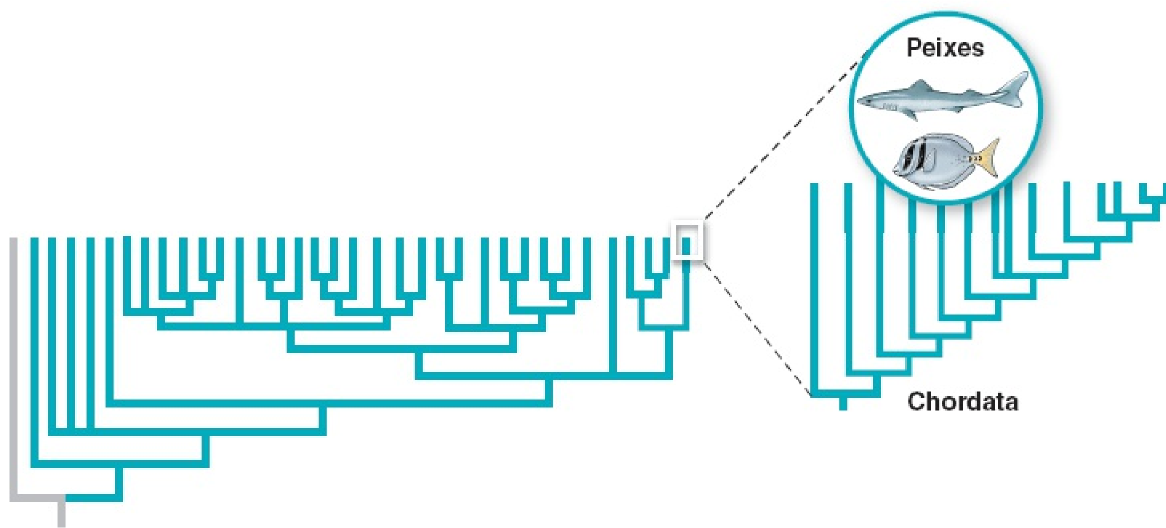
Stokes, M. D., and N. D. Holland. 1998. The lancelet. Am. Sci. **86**(6):552-560. *Descreve o papel histórico dos anfioxos na hipótese inicial dos ancestrais vertebrados e resume os dados moleculares recentes que reavivaram o interesse nos anfioxos.*

CAPÍTULO 24

Peixes



Tubarão-martelo, *Sphyrna lewini*, próximo das Ilhas Galápagos.



O que é um peixe?

No uso comum (e especialmente mais antigo), o termo peixe designa um conjunto misto de animais aquáticos. Os historiadores naturais do século 16 classificaram as focas, baleias, anfíbios, crocodilos, até mesmo hipopótamos, bem como uma porção de invertebrados aquáticos, como peixes. Posteriormente, os biólogos foram mais discriminantes, eliminando primeiro os invertebrados e depois os anfíbios, répteis e mamíferos do conceito restrito de peixe. Atualmente, reconhecemos um peixe como um vertebrado aquático com brânquias, membros, se presentes, na forma de nadadeiras e, normalmente, com uma pele com escamas de origem dérmica.

Mesmo esse conceito moderno do termo “peixe” é utilizado por conveniência, não como uma unidade taxonômica. Os peixes não compõem um grupo monofilético, porque o ancestral dos vertebrados terrestres (tetrápodes) está incluído em um grupo de peixes (os sarcopterígios). Consequentemente, os peixes podem ser definidos em termos evolutivos como todos os vertebrados que não são tetrápodes. Pelo fato de viverem em *habitats* que são menos acessíveis aos humanos do que os terrestres, as pessoas raramente apreciam a marcante diversidade desses vertebrados. Não obstante, os peixes do mundo diversificaram até mais de 28.000 espécies atuais – mais do que todas as outras espécies de vertebrados combinadas – com adaptações para quase todo ambiente aquático concebível. Nenhum outro grupo animal iguala os peixes no seu domínio dos mares, lagos e rios do mundo.

O corpo do peixe tem um formato hidrodinâmico para a locomoção em meio aquático. Suspenso em um meio que é 800 vezes mais denso que o ar, uma truta ou lúcio podem permanecer imóveis, variando sua flutuabilidade neutra ao adicionar ou remover ar de sua bexiga natatória. Eles podem disparar para frente ou em ângulos, utilizando as nadadeiras como freios e lemes para manobras. Com excelentes órgãos para troca de sais e água, os peixes podem ajustar sua composição de fluidos corporais em seus ambientes, água doce ou marinho. Suas brânquias são os equipamentos respiratórios mais eficientes do reino animal para extrair oxigênio de um meio que contém menos de 1/20 de oxigênio que o ar. Os peixes são dotados de excelentes sentidos olfatório e visual, além de um sistema da linha lateral com sensibilidade acurada às vibrações e correntes da água. Desse modo, ao dominarem os problemas físicos de seu elemento, os primeiros peixes evoluíram um plano corporal básico e um conjunto de estratégias fisiológicas que moldaram e direcionaram a evolução de seus descendentes.

ANCESTRALIDADE E RELAÇÕES DOS PRINCIPAIS GRUPOS DE PEIXES

Os peixes constituem um vasto conjunto de vertebrados aquáticos distantemente aparentados, com nadadeiras e que respiram por brânquias. Eles são os mais antigos e mais diversificados dentro do clado Vertebrata, constituindo 5 das 9 classes de vertebrados atuais e cerca de metade das aproximadamente 58.000 espécies de vertebrados.

Os peixes são de uma linhagem antiga, descendentes de um protocordado ancestral livre-nadante desconhecido há cerca de 550 milhões de anos (hipóteses sobre a origem dos cordados e vertebrados são discutidas no Capítulo 23). Os primeiros vertebrados eram um grupo de peixes **agnatos** (sem mandíbulas), incluindo os ostracodermes (Figura 23.14). Um grupo de ostracodermes deu origem aos **gnatostomos** (com mandíbulas).

Os agnatos (sem mandíbulas) incluem, juntamente com os ostracodermes, as **feiticeiras** e **lampreias** atuais, peixes saprófagos ou parasitos. Embora as feiticeiras não tenham vértebras e as lampreias as tenham apenas em forma rudimentar,

elas são, assim mesmo, incluídas no subfilo Vertebrata por apresentarem um crânio e muitas outras homologias de vertebrados. Apesar de as feiticeiras e lampreias serem muito semelhantes superficialmente, elas são, de fato, tão distintas uma da outra que zoólogos as incluíram em classes taxonômicas separadas.

Todos os demais peixes têm apêndices duplicados e mandíbulas e são incluídos, junto com os tetrápodes (vertebrados terrestres), no grupo monofilético dos gnatostomados. Eles aparecem no registro fóssil no final do período Siluriano, com mandíbulas totalmente formadas, e formas intermediárias entre agnatos e gnatostomados são desconhecidas. No período Devoniano, a "Era dos Peixes", diversos grupos distintos de peixes gnatostomados eram comuns. Um desses, os placodermes (Capítulo 23), tornou-se extinto no período subsequente, o Carbonífero, não deixando descendentes. Um segundo grupo, os **peixes cartilaginosos** da classe Chondrichthyes (tubarões, raias e quimeras), perdeu a pesada armadura dérmica dos primeiros peixes com mandíbulas e adotou cartilagem no endoesqueleto. A maioria é de predadores ativos com formas do tipo de tubarões ou raias, que sofreram poucas modificações ao longo do tempo. Como grupo, os condríctes floresceram durante os períodos Devoniano e Carbonífero da Era Paleozoica, mas declinaram perigosamente próximos da extinção ao fim dessa era. Eles se recuperaram no início da Era Mesozoica e diversificaram-se até formar tubarões e raias modernas (Figura 24.1).

Os outros dois grupos de peixes gnatostomados, **acantódios** (Capítulo 23) e **peixes ósseos**, foram abundantes e diversos no período Devoniano. Os acantódios distinguiam-se por apresentarem espinhos robustos em todas as nadadeiras, exceto a caudal. Eles se extinguiram no período Permiano Inferior. Embora haja muito debate sobre as afinidades filogenéticas dos acantódios, muitos autores os consideram grupo-irmão dos peixes ósseos, os peixes dominantes atualmente (Figura 24.2). Nós reconhecemos dois grupos distintos de peixes ósseos. Desses dois, os **peixes de nadadeiras raiadas** (classe Actinopterygii) são, de longe, o mais diverso, e se diversificaram até formar a maioria dos peixes ósseos modernos. No outro grupo, os **peixes de nadadeiras lobadas** (classe Sarcopterygii), incluem-se poucas espécies de peixes atualmente, dentre as quais o grupo-irmão dos tetrápodes. Os peixes de nadadeiras lobadas são representados atualmente pelos **peixes pulmonados** e **celacantos** – remanescentes de importantes linhagens que floresceram no período Devoniano (Figura 24.1). A classificação dos principais grupos de peixes está no final do capítulo.

PEIXES ATUAIS SEM MANDÍBULAS

Os peixes atuais sem mandíbulas são representados por 108 espécies divididas entre duas classes: Myxini (feiticeiras) com cerca de 70 espécies e Petromyzontida (lampreias) com 38 espécies. Os representantes de ambos os grupos não têm mandíbulas, ossificação interna, escamas e nadadeiras pares, e os dois grupos compartilham aberturas branquiais em forma de poros e corpo anguiliforme.

Com base nessa similaridade morfológica, esses dois grupos foram previamente unidos sob o nome "Cyclostomata", um agrupamento que se mostrou parafilético quando os caracteres morfológicos foram analisados por meio da metodologia cladística (Capítulo 10). As lampreias apresentam muitos caracteres, incluindo vértebras, músculos extrínsecos dos olhos, pelo menos dois canais semicirculares e cerebelo, que são compartilhados exclusivamente com os gnatostomados. Por outro lado, as evidências moleculares recentes sugerem nitidamente que as feiticeiras e lampreias formam um grupo monofilético. Esse agrupamento, inconsistente com os dados morfológicos, é controverso e necessita de testes adicionais. Se a hipótese molecular for verdadeira, então as vértebras e muitas outras características dos vertebrados foram perdidas durante a evolução das feiticeiras. Tendo em vista essa incerteza, mostramos a relação das feiticeiras, lampreias e gnatostomados como uma politomia (Figura 24.2).

Classe Myxini | Feiticeiras

As feiticeiras constituem um grupo inteiramente marinho que se alimenta de anelídeos, moluscos, crustáceos e animais mortos ou moribundos. Desse modo, elas não são parasitos como as lampreias, mas saprófagas e predadoras. Existem cerca de 70 espécies de feiticeiras das quais as mais conhecidas na América do Norte são a feiticeira do Atlântico, *Myxine glutinosa* (Gr. *Myxa*, muco) (Figura 24.3) e a feiticeira do Pacífico, *Eptatretus stoutii* (N. L. *ept*, Gr. *hepta*, sete + *tretos*, perfurada). Embora quase completamente cegas, as feiticeiras são rapidamente atraídas por alimento, especialmente peixes mortos ou moribundos, devido aos sentidos olfatório e tátil bem desenvolvidos. Uma baleia que morre e vai para o fundo do oceano atrai milhares de feiticeiras, que se alimentam da carcaça por vários anos. Uma feiticeira penetra no animal morto ou moribundo através de um orifício ou cavando. Utilizando duas placas queratinizadas com dentes, situadas na sua língua, que se movem

como um torquês, a feiticeira raspa, retirando pedaços de carne da presa. Para aumentar a força de alavanca, a feiticeira frequentemente faz um nó em sua cauda e o transfere anteriormente até que esteja pressionado firmemente contra o corpo da presa (Figura 24.3D).

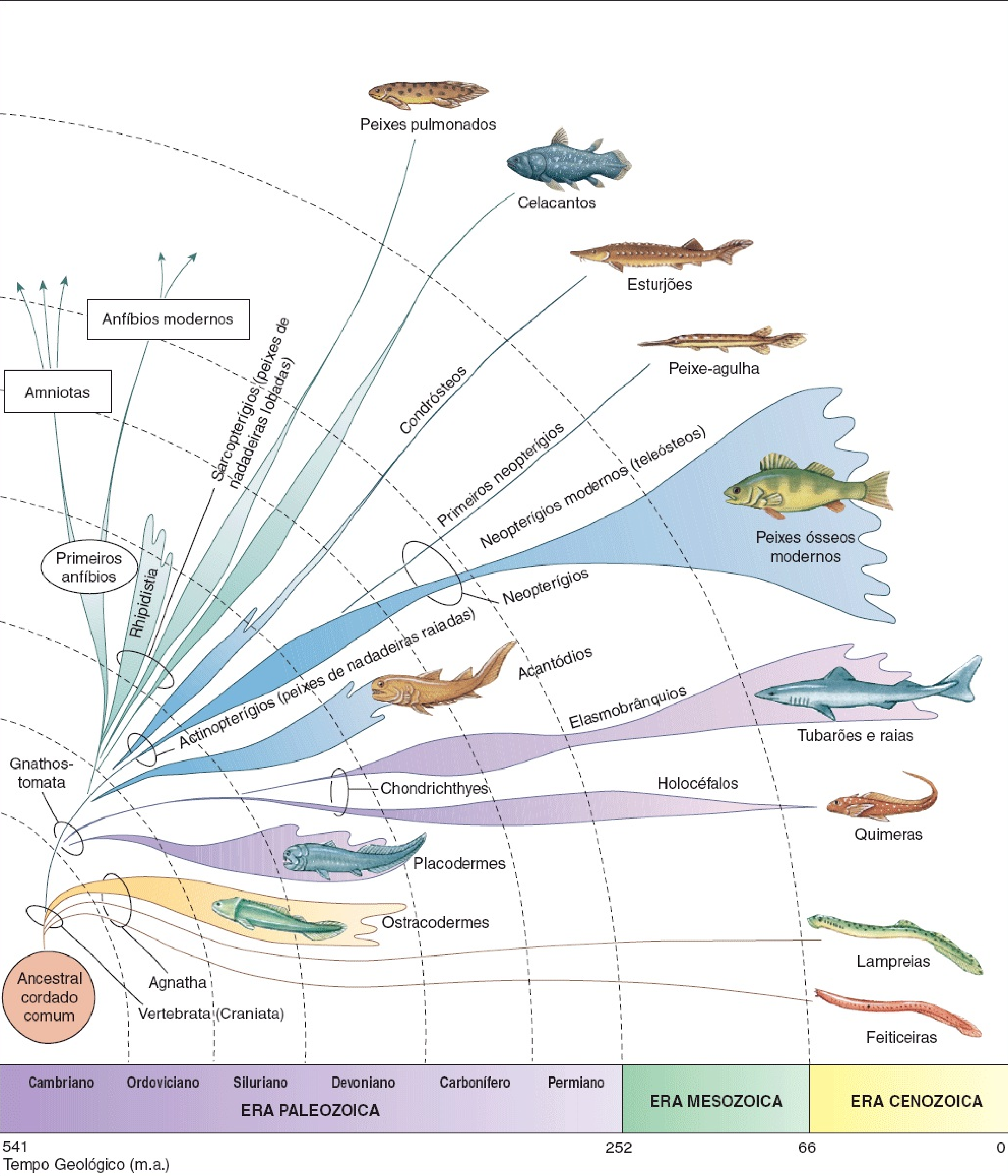


Figura 24.1 Representação gráfica da árvore genealógica dos peixes, mostrando a evolução dos principais

grupos através do tempo geológico. As numerosas linhagens de peixes extintos não são mostradas. As áreas expandidas nas linhas de descendência indicam períodos de diversificação adaptativa e número relativo de espécies em cada grupo. Os peixes de nadadeiras lobadas (sarcopterígios), por exemplo, floresceram no período Devoniano, mas declinaram e são atualmente representados por apenas quatro gêneros sobreviventes (peixes pulmonados e celacantos). As homologias compartilhadas por sarcopterígios e tetrápodes indicam que eles formam um clado. Os tubarões e as raias diversificaram durante o período Carbonífero, declinaram durante o Permiano e diversificaram novamente na Era Mesozoica. Os representantes recentes na evolução dos peixes são os espetacularmente diversos peixes modernos ou teleósteos, que incluem a maioria dos peixes atuais.

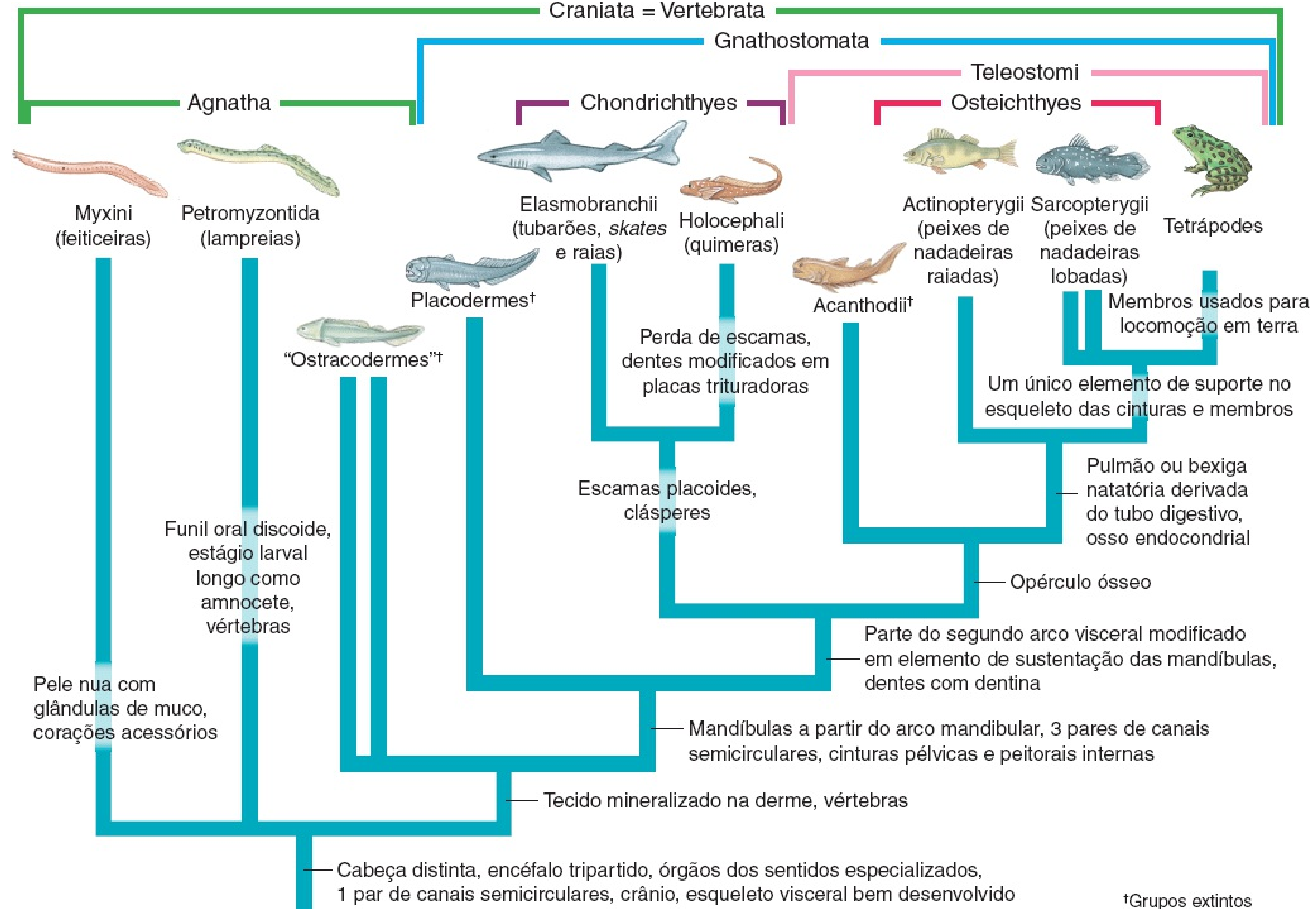


Figura 24.2 Cladograma dos peixes, mostrando as relações prováveis dos principais táxons. Os grupos Agnatha e Osteichthyes, apesar de serem grados estruturais parafiléticos, considerados indesejáveis na classificação cladística, são às vezes usados em sistemática, pois compartilham padrões estruturais e funcionais amplos de organização. A politomia na base do cladograma reflete incertezas em relação ao grupo-irmão das lampreias: os dados morfológicos sugerem que o grupo-irmão é o Gnathostomata, mas os dados moleculares sugerem que são os Myxini.

Embora as características estranhas das feiticeiras fascinem muitas pessoas, elas mesmas não atraíram pescadores comerciais. No passado, a pesca comercial era realizada principalmente com redes de malha e espinhéis; as feiticeiras frequentemente mordiam os corpos dos peixes capturados e devoravam o conteúdo, deixando para trás apenas uma carcaça de pele e osso. Mas quando redes de arrasto grandes e eficientes passaram a ser utilizadas, as feiticeiras deixaram de ser pragas importantes. A indústria da pesca comercial "virou a mesa", e as feiticeiras passaram a ser alvo da pesca como fonte de couro para sacos e botas de golfe. A pressão de pesca tem sido tão intensa que algumas espécies tiveram um grande declínio.

As feiticeiras são conhecidas pela sua habilidade de produzir enormes quantidades de muco. Se perturbada ou manipulada agressivamente, a feiticeira libera um fluido leitoso, de glândulas especiais posicionadas ao longo de seu corpo. Em contato com a água do mar, o fluido forma um muco tão escorregadio, que é praticamente impossível segurar o animal.

Diferentemente de qualquer outro vertebrado, os fluidos corporais das feiticeiras estão em equilíbrio osmótico com a água do mar, como os fluidos corporais da maioria dos invertebrados marinhos (ver Capítulo 30). As feiticeiras têm várias outras peculiaridades anatômicas e fisiológicas, incluindo um sistema circulatório de baixa pressão servido por três corações acessórios, além do coração principal situado logo atrás das brânquias.

A biologia reprodutiva das feiticeiras ainda é relativamente misteriosa, apesar de um prêmio, ainda não reclamado, ter sido oferecido, há mais de 100 anos, pela Academia de Ciências de Copenhagen, por informações sobre os hábitos reprodutivos de uma espécie. A reprodução tem sido muito pouco documentada; nesses casos, as fêmeas produzem um número reduzido de ovos surpreendentemente grandes, que levam 5 meses para chocar. Aparentemente, não há estágio larval. Pouco se sabe sobre períodos, locais e comportamentos de desova e idade de maturidade.

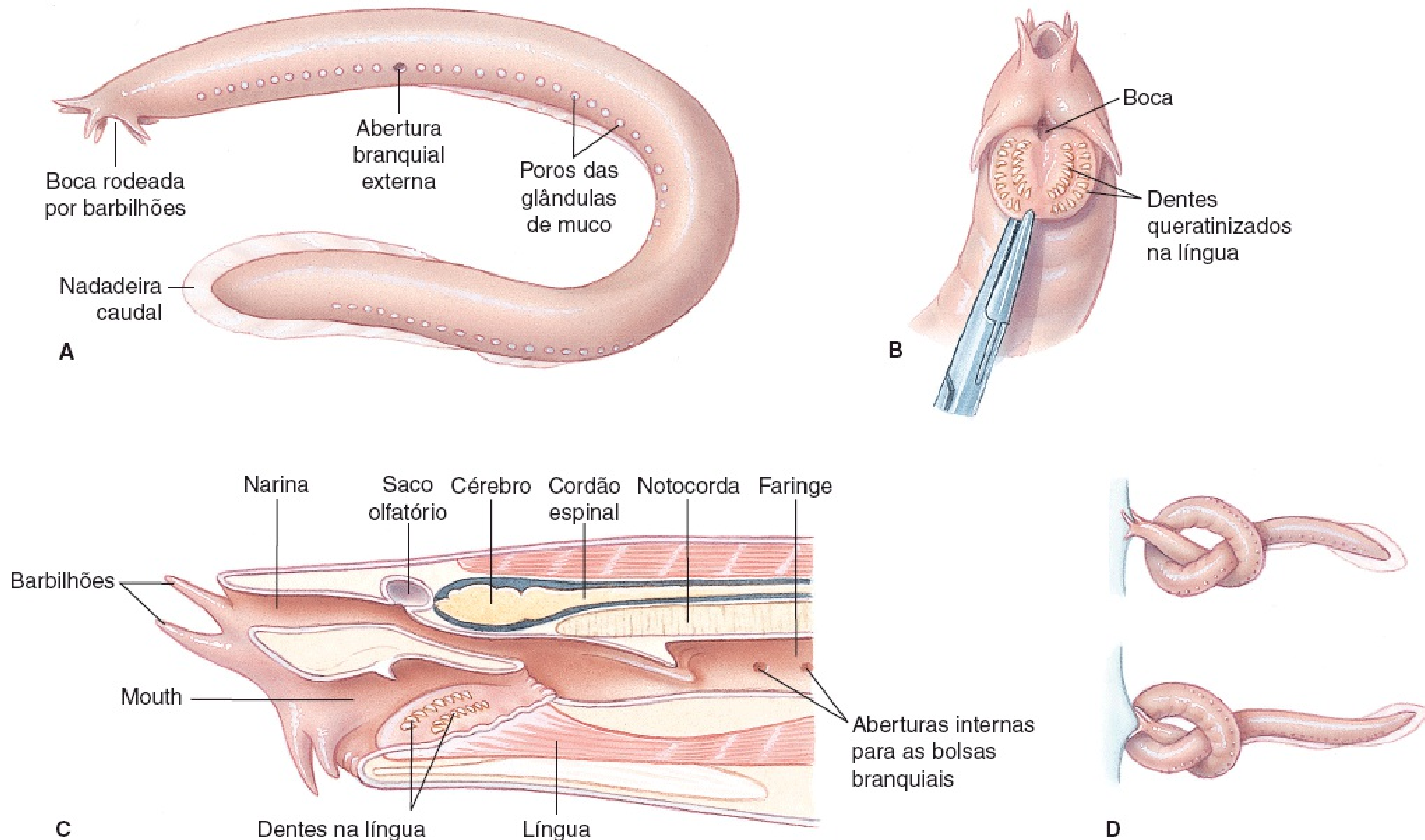


Figura 24.3 Feiticeira do Atlântico, *Myxine glutinosa* (classe Myxini). **A.** Anatomia externa. **B.** Vista ventral da cabeça mostrando dentes queratinizados usados para segurar o alimento durante a alimentação. **C.** Corte sagital da região da cabeça (note a posição retraída da língua raspadora e aberturas internas para uma fileira de bolsas branquiais). **D.** Feiticeira fazendo um nó, mostrando como ela obtém força para cortar a carne da presa.

Classe Petromyzontida | Lampreias

Todas as lampreias do Hemisfério Norte pertencem à família Petromyzontidae (Gr. *petros*, pedra + *myzon*, sugador). O nome do grupo refere-se ao hábito da lampreia de agarrar-se a uma pedra com a boca para manter sua posição em uma correnteza. A destruidora lampreia marinha, *Petromyzon marinus*, ocorre nos dois lados do Oceano Atlântico (na América e Europa) e pode atingir 1 m de comprimento (Figura 24.4). *Lampetra* (L. *lambo*, lamber ou engolir avidamente) também tem ampla distribuição na América do Norte e Eurásia, e seu comprimento varia de 15 a 60 cm. Existem 20 espécies de lampreias na América do Norte. Cerca de metade pertence ao tipo não parasito de riachos, as outras são parasitos. O gênero *Ichthyomyzon* (Gr. *ichthyos*, peixe + *myzon*, sugador), que inclui três espécies parasitos e três não parasitos, é restrito ao leste da América do Norte. Na Costa Oeste da América do Norte, a principal forma marinha é *Lampetra tridentata*, comumente vendida como *P.*

marinus por companhias de suprimentos biológicos.

Todas as lampreias sobem rios para se reproduzir. As formas marinhas são **anádromas** (Gr. *anadromos*, que corre para cima); isto é, elas saem do mar, onde passam a vida adulta, para subir os rios para desovar. Na América do Norte, todas as lampreias desovam no inverno ou na primavera. Os machos iniciam a construção de um ninho e são posteriormente auxiliados pelas fêmeas. Utilizando seus discos orais para levantar pedras e seixos e vigorosas vibrações do corpo para afastar detritos leves, eles formam uma depressão oval (Figura 24.5). Durante a desova, com a fêmea fixa a uma rocha para manter sua posição sobre o ninho, o macho agarra-se ao lado dorsal da cabeça dela. À medida que os ovos são depositados no ninho, eles são fertilizados pelo macho. Os ovos pegajosos aderem aos seixos no ninho e são levemente cobertos por areia. Os adultos morrem logo após a desova.



Figura 24.4 Lampreia marinha, *Petromyzon marinus*, alimentando-se dos fluidos corporais de um peixe moribundo.

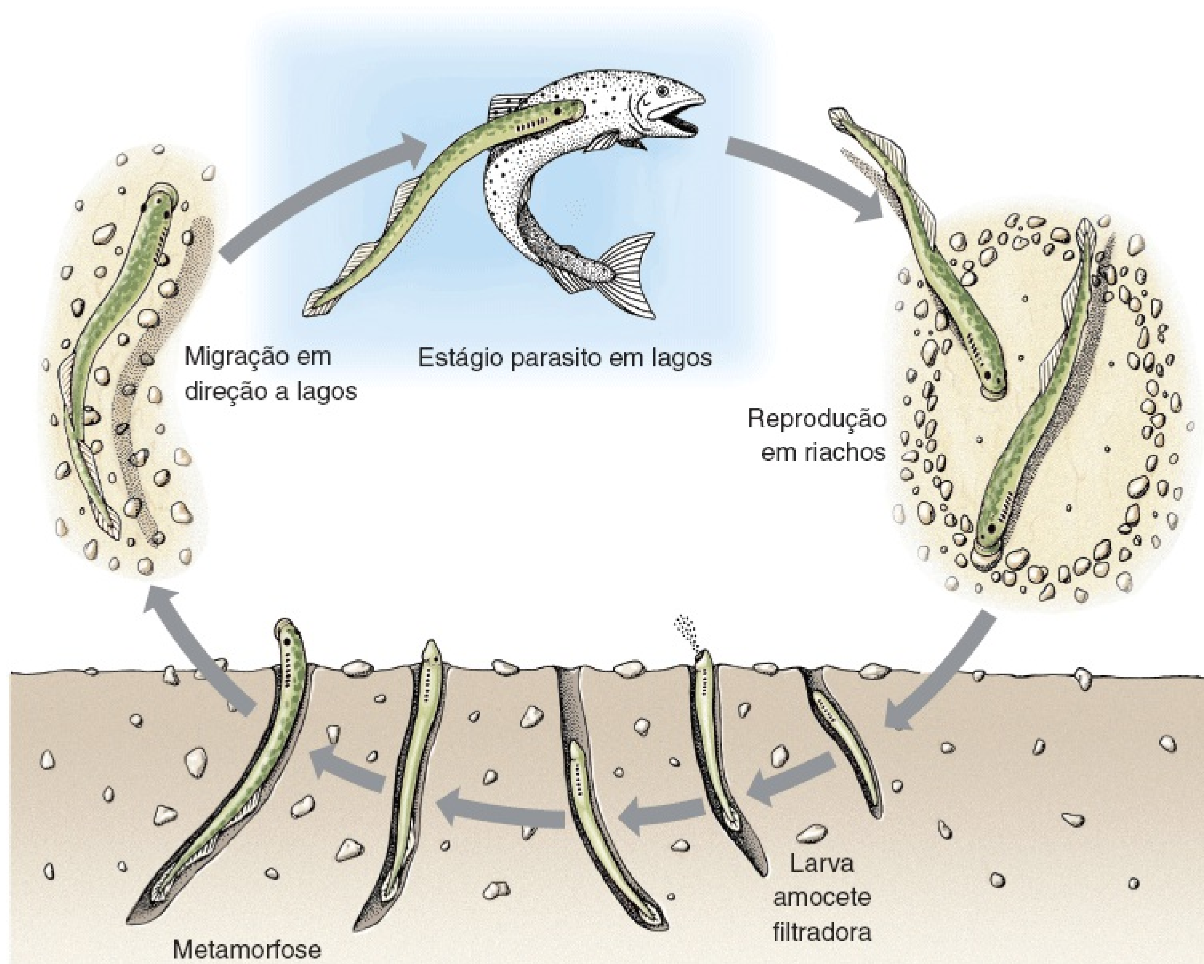


Figura 24.5 Ciclo de vida da forma da lampreia marinha, *Petromyzon marinus*, "confinada à água doce".

Características das feiticeiras (Classe Myxini) e lampreias (Petromyzontida)

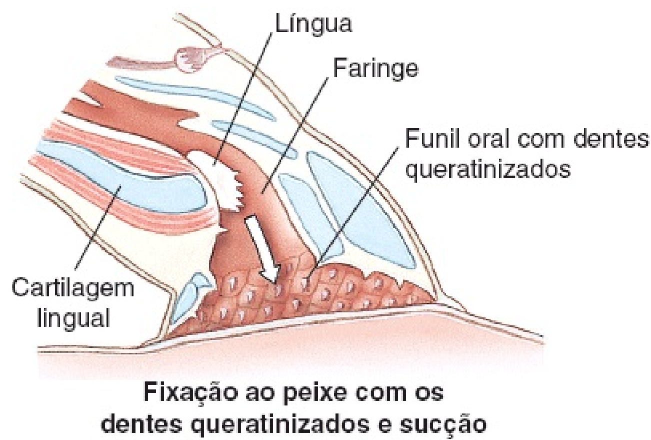
- Corpo delgado, anguiliforme; sem apêndices pares
- **Com pele nua** (sem escamas)
- **Esqueleto fibroso e cartilaginoso**; notocorda persistente; **vértebras reduzidas ou ausentes**
- **Mandíbulas ausentes**; boca com placas queratinizadas (feiticeiras) ou dentes (lampreias); sem estômago distinto
- Encéfalo pequeno, mas distinto; 10 pares de nervos cranianos
- Olhos pouco desenvolvidos (feiticeiras) ou moderadamente desenvolvidos (lampreias); um par (feiticeiras) ou dois pares (lampreias) de **canais semicirculares**
- Sexos separados; fertilização externa
- Ovos grandes e nenhum estágio larval nas feiticeiras; ovos pequenos e um longo estágio larval (**amocete**) nas lampreias
- Sistema excretor de rins pronéfricos e mesonéfricos (feiticeiras) ou opistonéfricos; os rins drenam pelo **ducto arquinéfrico** para a cloaca; **amônia**, principal resíduo nitrogenado
- Feiticeiras com 5 a 16 pares de brânquias; lampreias com 7 pares de brânquias
- Coração com seio venoso, átrio e ventrículo; **circulação única**; corações acessórios nas feiticeiras

Os ovos eclodem em aproximadamente 2 semanas, liberando pequenas larvas chamadas **amocetes**, que são tão distintas de seus pais que biólogos no passado pensaram tratar-se de uma outra espécie. A larva tem uma semelhança marcante com um anfioxo e as características básicas dos cordados, em uma forma tão simplificada e facilmente perceptível, que chegou a ser considerada um arquétipo dos cordados (Capítulo 23). Quando a larva alcança cerca de 1 cm de comprimento, ela abandona o ninho e deriva passivamente rio abaixo para enterrar-se em uma área arenosa conveniente e com correnteza fraca. As larvas passam a ingerir alimentos em suspensão enquanto crescem lentamente por 3 a 7 ou mais anos, e depois se metamorfoseiam rapidamente na forma adulta. Essa mudança envolve a erupção dos olhos, a substituição do capuz pelo disco oral com dentículos queratinizados, o aumento das nadadeiras, a maturação das gônadas e a modificação das aberturas branquiais.

As lampreias parasitos migram para o mar se forem marinhas ou permanecem em água doce, onde se fixam a um peixe com sua boca em forma de ventosa e, com seus dentículos queratinizados afiados, raspam a carne e sugam os fluidos corporais (Figura 24.6). Para promover o fluxo de sangue, a lampreia injeta um anticoagulante no ferimento. Quando satisfeita, a lampreia libera seu hospedeiro, mas deixa o peixe com um ferimento grande e profundo que pode ser fatal. Os adultos parasitos de água doce vivem de 1 a 2 anos antes da reprodução e, depois, morrem; formas anádromas vivem de 2 a 3 anos.

As lampreias não parasitos não se alimentam após a metamorfose, e o trato digestivo degenera formando uma camada de tecido não funcional. Em poucos meses elas desovam e morrem.

A invasão dos Grandes Lagos pela lampreia marinha *Petromyzon marinus*, no século passado, teve um efeito devastador para a pesca. Não havia lampreias nos Grandes Lagos a oeste das Cataratas do Niágara até o aprofundamento do canal de navegação de Welland, nos anos de 1910, que permitiu que as lampreias contornassem as cataratas. Movendo-se primeiro através do Lago Erie para o Lago Huron, Michigan e Superior, as lampreias marinhas, aliadas à sobrepesca, causaram o colapso total de uma indústria pesqueira multimilionária de trutas no início da década de 1950. As trutas-arco-íris e outros salmonídeos foram destruídos na sequência. Após atingirem um pico de abundância, em 1951, nos Lagos Huron e Michigan e, em 1961, no Lago Superior, as lampreias marinhas começaram a declinar, em parte devido à depleção de alimento e, em parte, às medidas de controle caras (principalmente larvicidas químicos colocados em riachos de desova selecionados). A truta lacustre, auxiliada por um programa de repovoamento, está atualmente se recuperando, mas as taxas de ferimentos ainda são altas em alguns lagos.



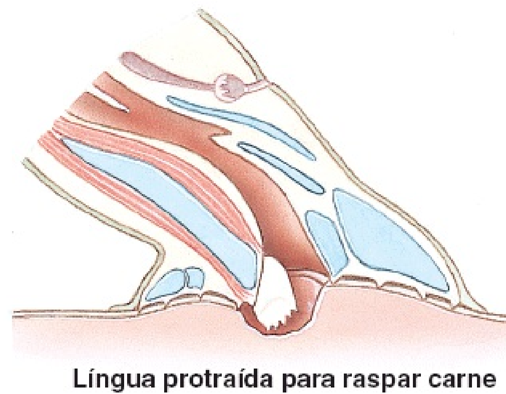


Figura 24.6 Como uma lampreia utiliza sua língua córnea para alimentar-se. Após fixar-se firmemente a um peixe com seu funil oral, a língua protrátil rapidamente cava uma abertura através do tegumento do peixe. Os fluidos corporais, a pele retirada e músculo são ingeridos.

CLASSE CHONDRICHTHYES | PEIXES CARTILAGINOSOS

Existem aproximadamente 970 espécies atuais na classe Chondrichthyes, um grupo antigo que apareceu no período Devoniano. Embora seja um agrupamento muito menor e menos diverso que o dos peixes ósseos, a impressionante combinação de órgãos sensoriais bem desenvolvidos, mandíbulas poderosas, musculatura para natação e hábitos predadores garante-lhes um lugar seguro e duradouro na comunidade aquática. Uma das características que os distinguem é o esqueleto cartilaginoso. Seus esqueletos são amplamente calcificados, mas ossos são completamente ausentes em toda a classe – uma característica derivada, porque os Chondrichthyes descendem de ancestrais que tinham ossos bem desenvolvidos. Embora o osso tenha sido perdido nos Chondrichthyes, tecidos mineralizados de fosfato ficaram retidos nos dentes, escamas e espinhos. Quase todos os condrictes são marinhos; somente 28 espécies vivem primariamente em água doce.

Com exceção das baleias, os tubarões incluem os maiores vertebrados atuais. O maior deles, o tubarão-baleia, comedor de plâncton, pode atingir 15 m de comprimento. Os tubarões da família Squalidae (cação-bagre), normalmente estudados em aulas práticas de zoologia, raramente ultrapassam 1 m.

Subclasse Elasmobranchii | Tubarões e raias

As 13 ordens atuais de elasmobrânquios contêm aproximadamente 937 espécies. As águas costeiras são dominadas pelos tubarões da ordem Carcharhiniformes, que inclui os tubarões com as características mais típicas, como a tintureira, o cabeça-chata e formas mais bizarras como os tubarões-martelo (Figura 24.7). A ordem Lamniformes inclui diversos tubarões pelágicos grandes e perigosos para os seres humanos, incluindo o tubarão-branco e o anequim. Os cações-bagre, familiares para gerações de estudantes de anatomia comparada, estão na ordem Squaliformes. Os tubarões da família Scyliorhinidae e da ordem Orectolobiformes são pequenos e esguios e vivem próximo ao fundo do mar. As raias formam as ordens Rajiformes e Myliobatiformes.

Embora os tubarões sejam, em sua maioria, tímidos e cautelosos por natureza, alguns deles são perigosos para os seres humanos. Existem numerosos casos autênticos de ataques por tubarões-branco (alcançando 6 m); anequins, tubarão-tigre, cabeças-chata e tubarões-martelo. Mais fatalidades com tubarões são registradas nas águas tropicais e temperadas da região

australiana do que em qualquer outra região. Durante a Segunda Guerra Mundial, houve vários registros de ataques em massa de tubarões a vítimas de naufrágios de navios em águas tropicais.

A pesca mundial de tubarões está sofrendo uma pressão sem precedentes, causada pelo alto preço das nadadeiras usadas na sopa de barbatana de tubarão, uma iguaria asiática vendida por até 100 dólares a porção. As populações costeiras de tubarões sofreram um declínio tão rápido, que o corte de nadadeiras tornou-se ilegal nos EUA; outros países também estão instituindo cotas para proteger populações ameaçadas de tubarões. Mesmo na Reserva Marinha das Ilhas Galápagos, um dos lugares selvagens excepcionais do mundo, dezenas de milhares de tubarões foram mortos ilegalmente para o comércio asiático de nadadeiras de tubarões. Contribuindo para a ameaça de colapso da pesca mundial de tubarões estão a baixa fecundidade e o longo tempo que a maioria dos tubarões requer para alcançar a maturidade sexual; algumas espécies levam até 35 anos.

Forma e função

Embora para a maioria das pessoas os tubarões tenham uma aparência sinistra e uma reputação amedrontadora, eles estão, ao mesmo tempo, entre os peixes mais graciosamente hidrodinâmicos. O corpo de um cação-bagre (Figura 24.8) é fusiforme. A **cauda heterocerca**, assimétrica, em que a coluna vertebral curva-se para cima e estende-se pelo lobo dorsal da nadadeira caudal, proporciona impulsão e sustentação enquanto se movimenta de um lado para outro. Existem nadadeiras duplicadas, **peitorais** e **pélvicas**, sustentadas pelo esqueleto apendicular, uma ou duas nadadeiras **dorsais** medianas (cada uma com um espinho em *Squalus* [L. um tipo de peixe marinho]) e uma nadadeira **caudal** mediana. Uma nadadeira **anal** mediana está presente na maioria dos tubarões, incluindo *Mustelus* (L. *mustela*, doninha). Nos machos, a parte medial da nadadeira pélvica é modificada em um **clásper**, que é usado na cópula. As **narinas** duplicadas estão associadas à olfação (Figura 24.9). Os olhos laterais não têm pálpebras, e, atrás de cada olho, há geralmente um espiráculo (remanescente da primeira fenda branquial). Há cinco (raramente, seis ou sete) fendas branquiais anteriores a cada nadadeira peitoral. A pele resistente e coriácea é coberta por **escamas placoides**, dérmicas, semelhantes a dentes, que reduzem a turbulência da água que flui ao longo da superfície do corpo durante a natação.

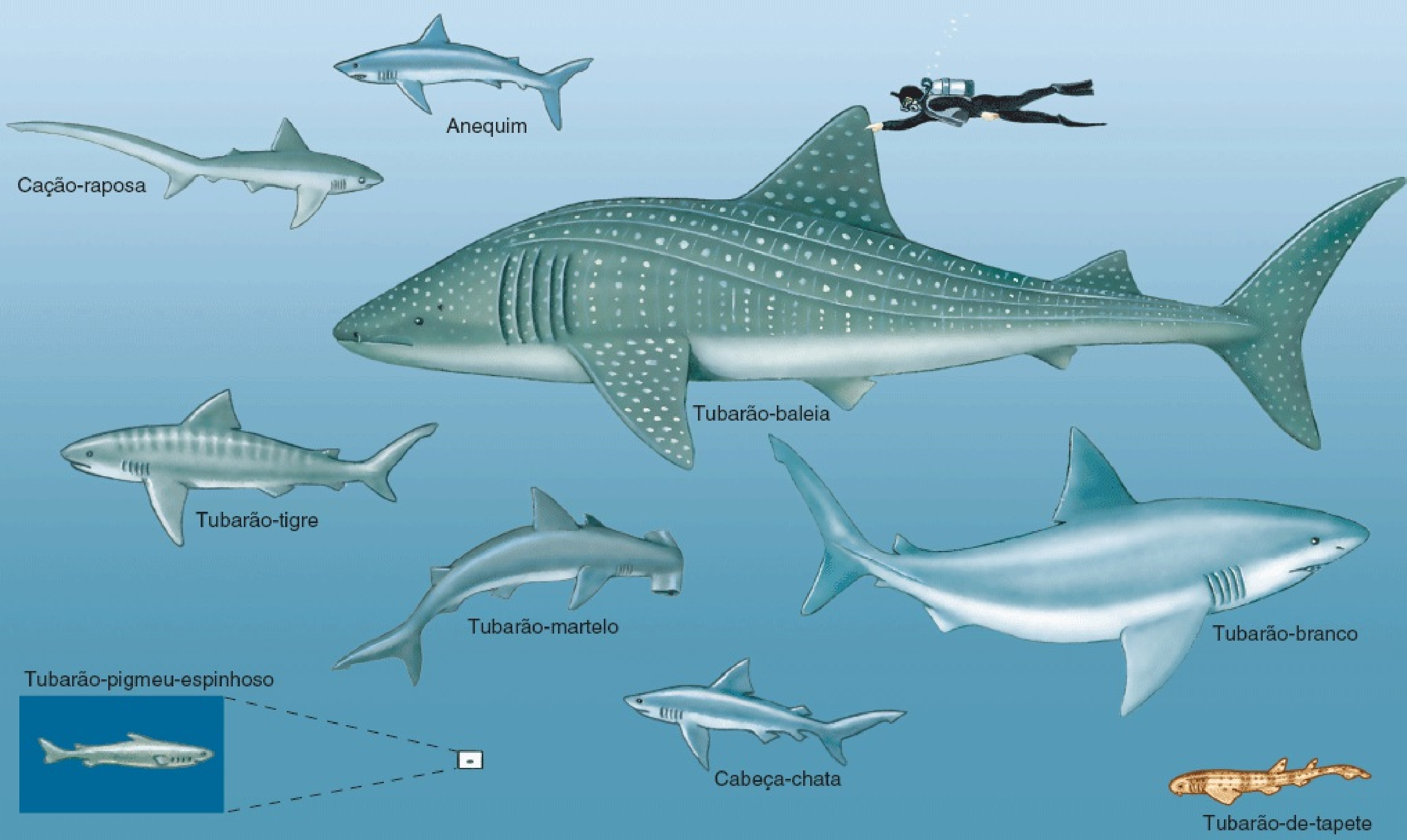


Figura 24.7 Diversidade de tubarões da subclasse Elasmobranchii: tubarão-martelo, *Sphyrna*; cabeça-chata, *Carcharhinus leucas*; anequim, *Isurus oxyrinchus*; tubarão-branco, *Carcharodon carcharias*; tubarão-baleia,

Rhincodon typus; tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier*; cação-raposa, *Alopias vulpinus*; *Squaliolus laticaudus* e *Parascyllium collare*.

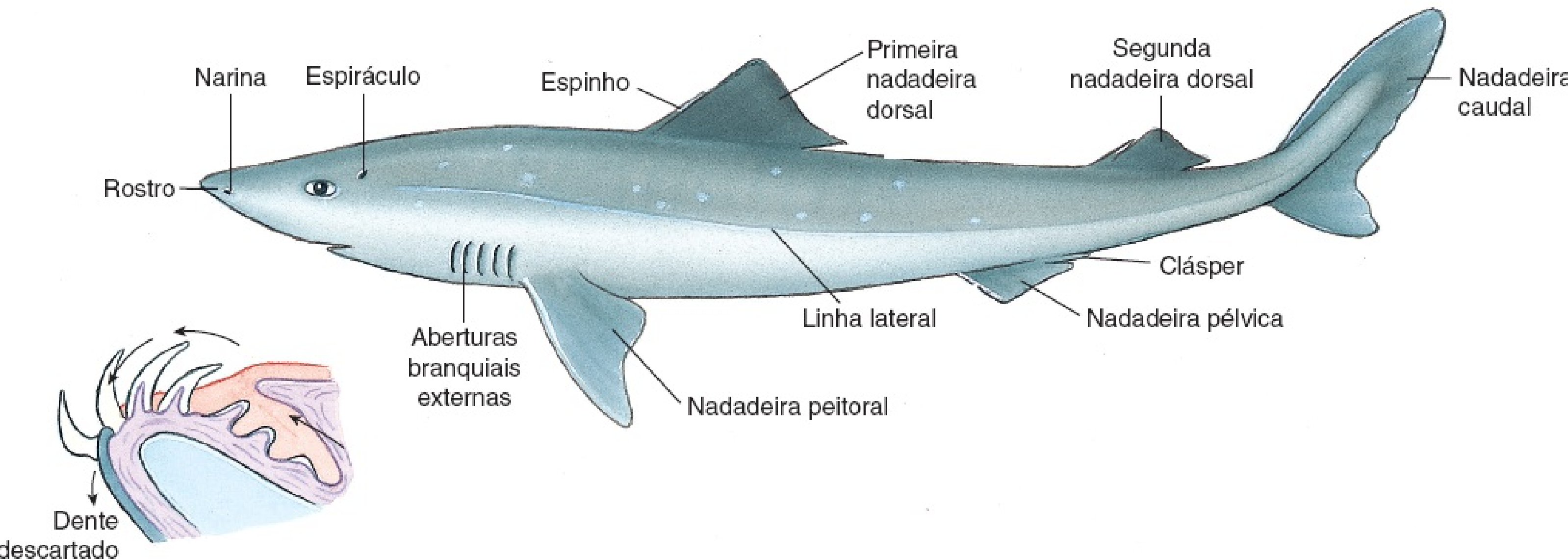


Figura 24.8 Cação-bagre macho, *Squalus acanthias*. Detalhe: corte da mandíbula mostrando dentes novos desenvolvendo-se no interior da mandíbula. Estes se movem para frente para substituir os dentes perdidos. A taxa de substituição varia nas espécies.



Figura 24.9 Cabeça de um cação-mangona, *Carcharias* sp. Note a série de dentes sucessivos. As narinas e as ampolas de Lorenzini também estão visíveis abaixo do olho.

Os tubarões são bem equipados para uma vida predatória. Eles localizam suas presas utilizando sentidos muito sensíveis em uma sequência ordenada. Os tubarões podem detectar inicialmente as presas a 1 km ou mais de distância, com seus grandes órgãos olfatórios, capazes de detectar substâncias químicas a concentrações tão baixas quanto 1 parte em 10 bilhões. As narinas posicionadas lateralmente dos tubarões-martelo (Figura 24.7) provavelmente amplificam a localização de odores por olfação em estéreo. As presas também podem ser localizadas a longas distâncias através da percepção de vibrações de baixa frequência com os mecanorreceptores do **sistema da linha lateral**. Esse sistema é composto por órgãos receptores especiais **(neuromastos)** em tubos interconectados e poros que se estendem ao longo das laterais do corpo e sobre a cabeça (Figura 24.10). O tubarão usa a visão como método primário para localizar presas em curta distância. Contrariamente à crença popular, a maioria dos tubarões tem uma visão excelente, mesmo em águas mal iluminadas. Durante a fase final de ataque, os tubarões são guiados até suas presas pelo campo bioelétrico que circunda todos os animais. Os eletrorreceptores, as **ampolas de Lorenzini** (Figuras 24.9 e 24.10), localizam-se primariamente na cabeça do tubarão. Os tubarões também podem utilizar eletrorrecepção para encontrar presas enterradas na areia.

Características da Classe Chondrichthyes

- Corpo fusiforme ou comprimido dorsoventralmente, com uma nadadeira caudal **heterocerca** (tubarões e raias) ou dificerca (quimeras) (ver Figura 24.16); **nadadeiras duplicadas**, **peitorais** e **pélvicas**
- **Pele com escamas placoides** de origem dérmica ou **nua**
- **Esqueleto cartilaginoso**; notocorda presente, mas reduzida; **vértebras** distintas
- **Mandíbulas presentes** com **dentes polifiodontes**; estômago grande (ausente nas quimeras); intestino com **válvula espiral** (Figura 24.11); fígado normalmente grande e preenchido por óleo
- Encéfalo bem desenvolvido: 10 pares de nervos cranianos
- Sentidos de olfato, recepção de vibração (sistema da linha lateral), visão e **eletrorrecepção** bem-desenvolvidos; **três pares de canais semicirculares**
- Sexos separados; **fecundação interna com clásperes**
- Ovíparo ou vivíparo; embrião da espécie de vivíparo nutrido pela **placenta, saco vitelino** (**ovoviviparidade**) ou **canibalismo**; nenhum estágio larval
- Sistema excretor de **rins opistonéfricos**, que drenam via o **ducto arquinéfrico** para a cloaca; **alta concentração de ureia e óxido de trimetilamina no sangue; glândula retal** presente
- **Cinco a sete pares de brânquias** levando a fendas branquiais nas raias e nos tubarões ou cobertas por um opérculo na quimeras; **sem bexiga natatória ou pulmão**
- Coração com seio venoso, átrio, ventrículo e cone arterial; **circulação única**

Ambas, mandíbula e maxila, são providas de muitos dentes afiados. A fileira anterior de dentes funcionais na margem da mandíbula é seguida posteriormente por fileiras de dentes em desenvolvimento que substituem os dentes gastos ao longo da vida do tubarão (Figuras 24.8 e 24.9). A cavidade bucal abre-se em uma ampla **faringe** que contém aberturas para fendas branquiais separadas e espiráculos. Um esôfago curto e largo estende-se até um estômago em forma de J. Um **fígado** e um **pâncreas** descarregam seus conteúdos em um **intestino** curto e reto; este contém a **válvula espiral**, que retarda a passagem do alimento e aumenta a superfície de absorção (Figura 24.11). Ligada ao curto reto está a **glândula retal**, única dos Chondrichthyes, que secreta um fluido incolor contendo uma alta concentração de cloreto de sódio. A glândula retal auxilia o **rim opistonefro** (ver Figura 30.9) na regulação da concentração salina no sangue. As câmaras do **coração** estão dispostas em *tandem*, e o sangue circula no mesmo padrão visto em outros vertebrados que respiram por brânquias (Figura 24.11). O sangue que sai do coração pela aorta ventral entra em redes capilares nas brânquias, onde o oxigênio é absorvido e depois circula para o resto do corpo pela aorta dorsal, sem reentrar no coração primeiro (ver Figura 31.10).

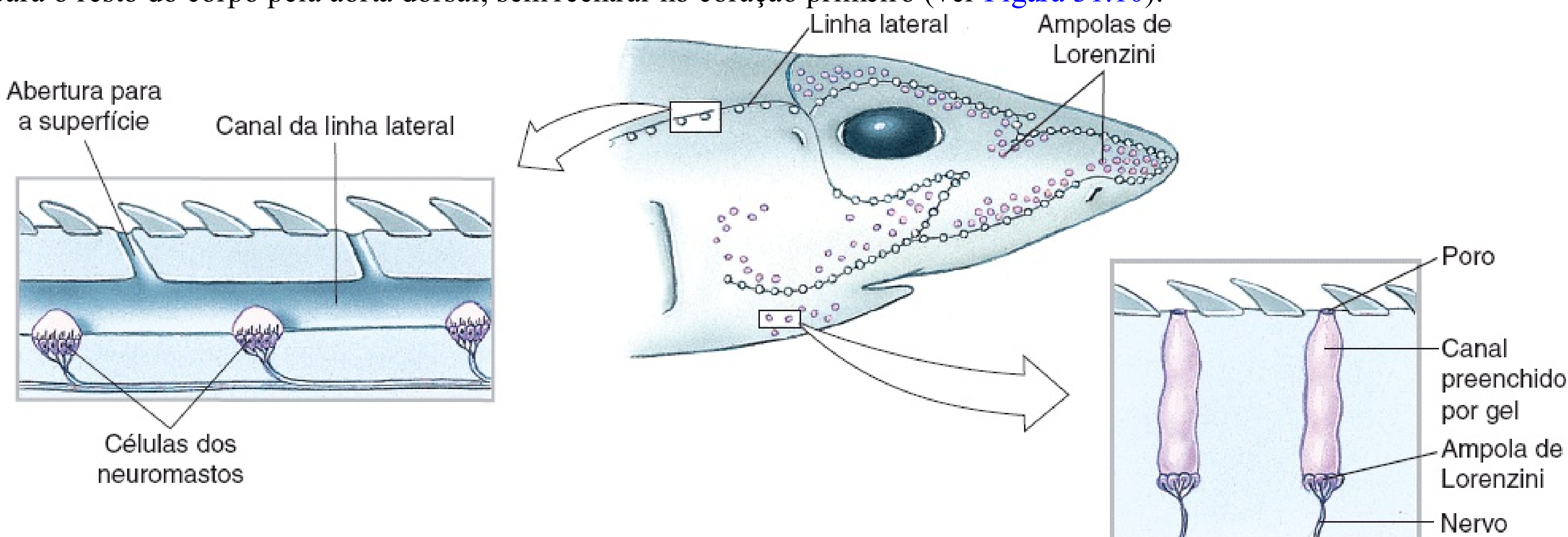


Figura 24.10 Canais sensoriais e receptores em um tubarão. As ampolas de Lorenzini respondem a campos elétricos fracos. Os sensores da linha lateral, chamados células dos neuromastos, são sensíveis a perturbações na água, capacitando um tubarão a detectar objetos próximos através das ondas refletidas na água.

Todos os condrictes têm fecundação interna, mas a assistência maternal ao embrião é altamente variável. Alguns tubarões, *skates*[*] e raias põem ovos grandes, com bastante vitelo, logo após a fertilização; essas espécies são denominadas **ovíparas**. Algumas espécies depositam seus ovos em uma cápsula queratinizada chamada de "bolsa-de-sereia", frequentemente provida de prolongamentos que se enrolam ao redor do primeiro objeto firme com o qual entram em contato, muito semelhantes às gavinhas das videiras. Os embriões alimentam-se de vitelo por um longo período – 6 a 9 meses em algumas, até 2 anos em uma espécie – antes de eclodirem como réplicas em miniatura dos adultos. Muitos tubarões, no entanto, retêm os embriões em seu trato reprodutivo por longos períodos. Muitas espécies são **ovovivíparas** (vivíparos lecitotróficos) que retêm os jovens em desenvolvimento no útero, enquanto eles são nutridos pelo conteúdo do saco vitelino até o nascimento. Outras espécies ainda apresentam reprodução **vivípara** verdadeira. Nessas, os embriões recebem a nutrição da corrente sanguínea materna através de uma **placenta** (ver Capítulo 8), ou de secreções nutritivas, "leite uterino", produzidas pela mãe. Alguns tubarões, incluindo as mangonas, têm um tipo terrível de reprodução no qual os embriões recebem nutrição adicional alimentando-se de ovos e de irmãos. A evolução da retenção dos embriões, por muitos elasmobrânquios, foi uma inovação importante que contribuiu para o sucesso desses peixes. Independentemente da intensidade inicial de assistência materna, todo o cuidado parental termina assim que os ovos são depositados ou os jovens nascem.

Os elasmobrânquios marinhos desenvolveram uma solução interessante para o problema fisiológico de viver em um meio salino. Para impedir que água seja eliminada osmoticamente do corpo, os elasmobrânquios retêm compostos nitrogenados, especialmente ureia e óxido de trimetilamina (TMAO), em seu fluido extracelular. Esses solutos, combinados com os sais do sangue, aumentam a concentração de solutos sanguíneos de maneira a exceder ligeiramente a da água do mar, eliminando a desigualdade osmótica entre seus corpos e a água do mar circundante (ver Capítulo 30).

Mais da metade de todos os elasmobrânquios são raias, um grupo que inclui *skates*, raias-elétricas, peixes-serra, raias-de-espinho e jamantas. Na maioria, são especializadas para uma vida bentônica, com um corpo achatado dorsoventralmente e nadadeiras peitorais muito desenvolvidas, que são movimentadas de modo ondulatório para propulsioná-las (Figura 24.12). As aberturas branquiais situam-se no lado inferior da cabeça, mas os grandes espiráculos estão no topo. A água para respiração entra por esses espiráculos para impedir o entupimento das brânquias, pois a boca está frequentemente enterrada na areia. Os dentes são adaptados para triturar presas: moluscos, crustáceos e, ocasionalmente, pequenos peixes.

As raias-de-espinho têm uma cauda alongada e em forma de chicote, que é armada com um ou mais espinhos serrilhados com glândulas de veneno na base. Os ferimentos causados por esses espinhos (ferrão) são extremamente dolorosos, e podem cicatrizar lentamente e com complicações. As raias-elétricas são peixes lentos com órgãos elétricos desenvolvidos de cada lado da cabeça (Figura 24.13). Cada órgão é composto por numerosas pilhas verticais de células discoides conectadas em paralelo, de modo que, quando ocorre uma descarga simultânea de todas as células, uma corrente de alta amperagem é produzida e conduzida para a água circundante. A tensão elétrica produzida é relativamente baixa (50 volts), mas a potência pode chegar a quase 1 kW – quase suficiente para paralisar uma presa ou desencorajar predadores. As raias-elétricas foram usadas pelos antigos egípcios como uma forma de eletroterapia, no tratamento de problemas como artrite e gota.

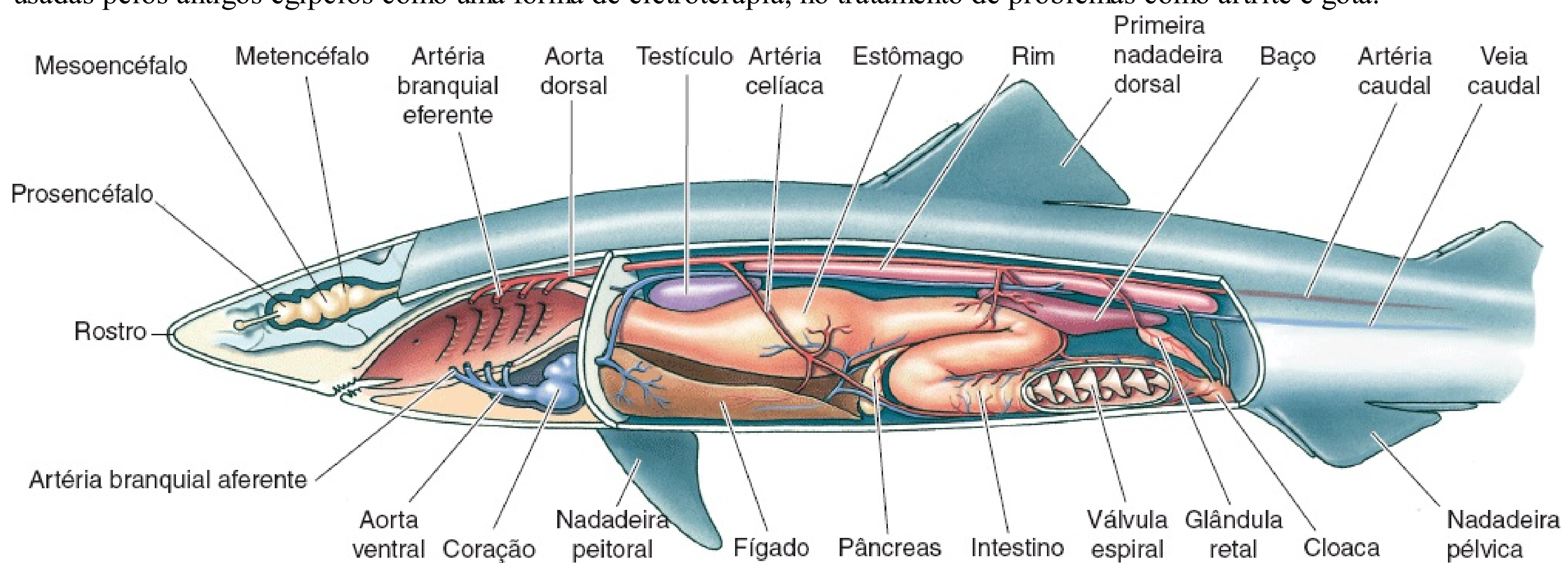


Figura 24.11 Anatomia interna de um cação-bagre, *Squalus acanthias*.



Figura 24.12 *Skates* e raias são especializadas para uma vida sobre o substrato marinho. Ambas as *skates Raja eglanteria* (**A**) e *Taeniura lymma* (**B**) são achatadas dorsoventralmente e movem-se por ondulações das nadadeiras peitorais semelhantes a asas.

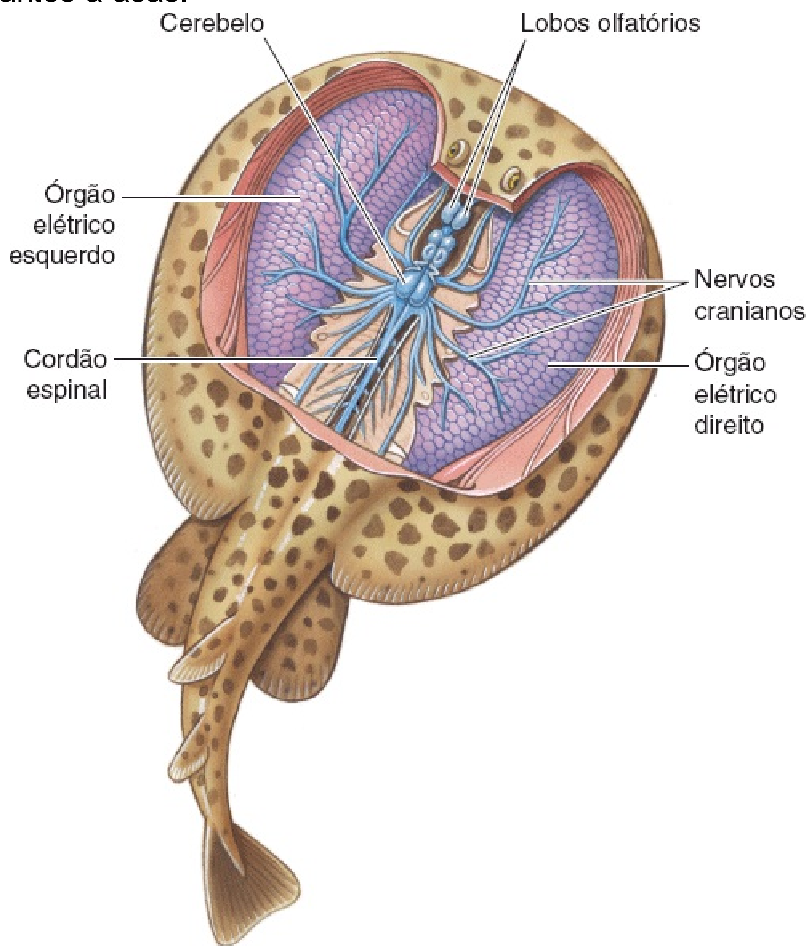


Figura 24.13 Raia-elétrica, *Torpedo*, com órgãos elétricos expostos. Os órgãos são formados por células discoides multinucleadas, chamadas eletrócitos. Quando as células são descarregadas simultaneamente, uma corrente de alta amperagem propaga-se para a água circundante e atordoa presas ou desencoraja predadores. A informação eletrossensorial é processada no grande cerebelo.



Figura 24.14 Quimera, *Hydrolagus collei*, da Costa Oeste da América do Norte. Essa espécie é uma das quimeras mais belas, que tendem a ter uma aparência bizarra.

Subclasse Holocephali | Quimeras

Os membros da pequena subclasse Holocephali, também chamados de peixes-rato (Figura 24.14), são remanescentes de uma linhagem que divergiu da linhagem dos tubarões há, no mínimo, 380 milhões de anos. As quimeras fósseis ocorreram pela primeira vez no período Mississipiano, atingiram seu auge nos períodos Cretáceo e início do Terciário (120 a 50 milhões de anos) e depois declinaram. Atualmente, existem apenas cerca de 33 espécies.

Anatomicamente, as quimeras têm muitas características unindo-as aos elasmobrânquios, mas elas também têm um conjunto de caracteres únicos. Em vez de dentes distintos, suas mandíbulas exibem grandes placas achatadas. A maxila é completamente fundida ao crânio, uma característica mais incomum nos peixes. Suas brânquias são cobertas por um opérculo cartilaginoso, criando uma abertura respiratória externa única. Seu alimento inclui moluscos, equinodermos, crustáceos e peixes – uma dieta surpreendentemente variada para uma dentição especializada para trituração. As quimeras não são espécies comerciais e são raramente capturadas. Apesar de sua aparência bizarra, elas são lindamente coloridas com uma iridescência perolada.

OSTEICHTHYES | PEIXES ÓSSEOS

Origem, evolução e diversidade

Do início ao médio período Siluriano, uma linhagem de peixes com endoesqueleto ósseo deu origem a um clado de vertebrados que contém 96% dos peixes e todos os tetrápodes atuais. Os peixes desse clado têm sido tradicionalmente chamados de “peixes ósseos” **(Osteichthyes)**. Os peixes ósseos e tetrápodes são unidos pela presença de **osso endocondral** (osso que substitui a cartilagem durante o desenvolvimento, Capítulo 29), presença de pulmões ou uma bexiga natatória derivados do tubo digestivo, e diversos caracteres cranianos e dentários. Pelo fato de o uso tradicional de Osteichthyes não descrever um grupo monofilético (natural) (Figura 24.2), as classificações mais recentes, incluindo a apresentada no final do capítulo, não reconhecem esse termo como um táxon válido. Ao contrário, ele é usado como um termo de conveniência para descrever os vertebrados com osso endocondral que são convencionalmente denominados “peixes ósseos”.

Os fósseis dos primeiros peixes ósseos apresentam semelhanças em várias estruturas craniofaringiais, incluindo um opérculo ósseo e raios branquiostégios, com acantódios (ver Figura 23.17), indicando que eles provavelmente formam um grupo monofilético. Por volta do Devoniano Médio, os peixes ósseos já haviam se diversificado extensivamente em dois grupos principais, com adaptações que os ajustavam para todos os *habitats* aquáticos, exceto os mais inóspitos. Um desses grupos, os peixes de nadadeiras raiadas (classe Actinopterygii), inclui os peixes ósseos modernos (Figura 24.15), o grupo de vertebrados atuais mais rico em espécies. Um segundo grupo, os peixes de nadadeiras lobadas (classe Sarcopterygii), é representado atualmente por somente oito vertebrados semelhantes aos peixes, os peixes pulmonados e os celacantos (Figuras 24.22 e 24.23); contudo, ele inclui o grupo-irmão dos vertebrados terrestres (tetrápodes).

Várias adaptações-chave contribuíram para a diversificação dos peixes ósseos. Eles têm um **opérculo** sobre as brânquias composto por placas ósseas ligadas a uma série de músculos. Essa característica aumenta a eficiência respiratória, pois a rotação do opérculo para fora cria uma pressão negativa, que impulsiona a água através das brânquias, bem como através da

bomba bucal (Figura 31.20). Um divertículo do esôfago, preenchido por gás, fornece um modo adicional de troca gasosa em águas hipóxicas e um modo eficiente para atingir a flutuabilidade neutra. Nos peixes que usam essas bolsas primariamente para troca gasosa, elas são denominadas pulmões, enquanto, nos peixes que usam essas bolsas primariamente para flutuação, elas são chamadas bexigas natatórias (mais adiante). A especialização progressiva da musculatura das mandíbulas e dos elementos esqueléticos envolvidos na alimentação é uma outra característica-chave adicional na evolução dos peixes ósseos.

Classe Actinopterygii | Peixes de nadadeiras raiadas

Os peixes de nadadeiras raiadas constituem um enorme conjunto que contém todos os nossos familiares peixes ósseos – mais de 27.000 espécies. Os primeiros actinopterígios, conhecidos como **paleoniscídeos** (Gr. *palae,* antigo, + *oniskos,* peixe do mar), eram peixes pequenos, com olhos grandes, nadadeira caudal heterocerca (Figura 24.16) e escamas grossas e imbricadas, com uma camada externa de um tipo de esmalte chamado **ganoína** (Figura 24.17). Esses peixes tinham uma única nadadeira dorsal e numerosos raios ósseos derivados de escamas sobrepostas pela extremidade, bem diferentes na aparência dos peixes de nadadeiras lobadas com os quais eles compartilhavam as águas do Devoniano. Os paleoniscídeos são representados por fragmentos fósseis desde o período Siluriano tardio e floresceram durante a Era Paleozoica tardia, no mesmo período em que ostracodermes, placodermes e acantódios desapareceram e os sarcopterígios declinaram em abundância (Figura 24.1).

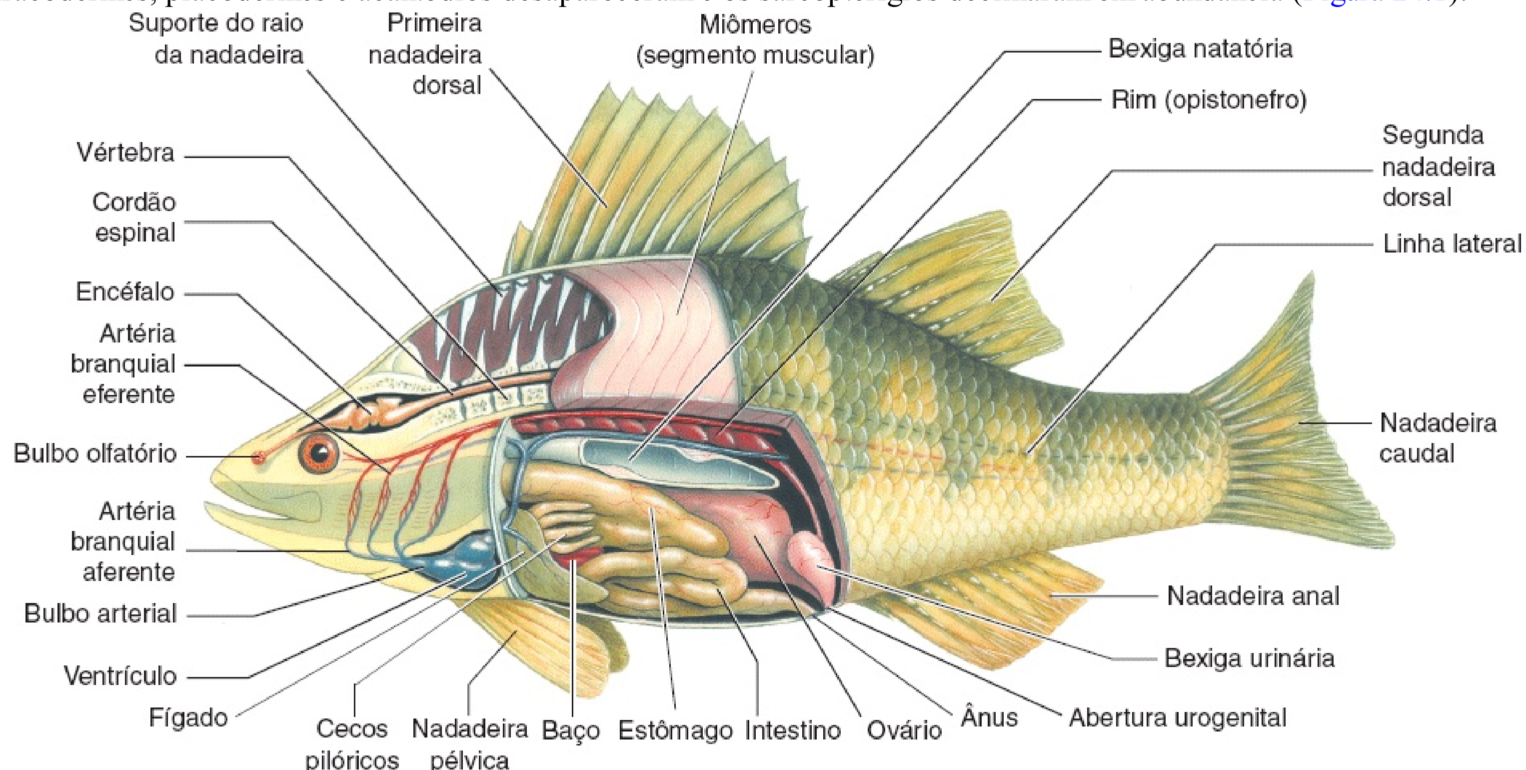


Figura 24.15 Anatomia da perca-amarela, *Perca flavescens*, um peixe teleósteo de água doce.

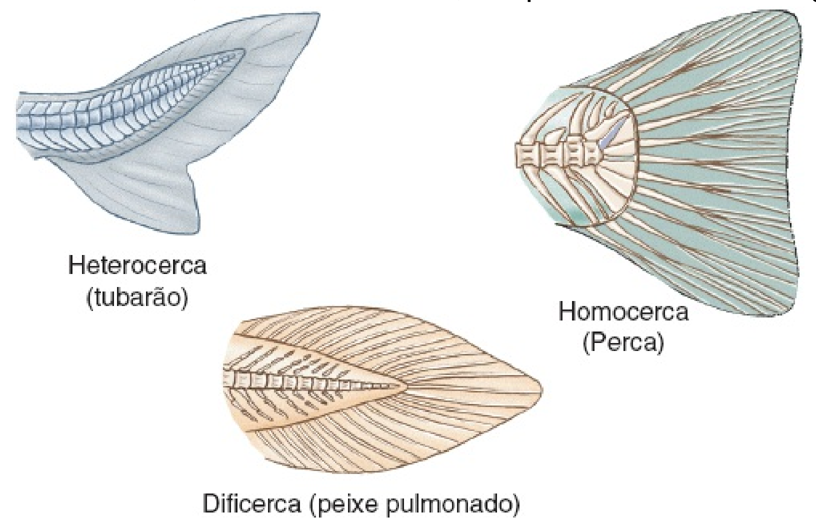


Figura 24.16 Tipos de nadadeira caudal de peixes.

Daqueles primeiros peixes de nadadeiras raiadas surgiram vários clados. Os bichires, no clado Cladistia, têm pulmões, escamas ganoides robustas e outras características semelhantes às dos paleoniscídeos (Figura 24.18). As 16 espécies de

bichires habitam as águas doces da África. Um segundo grupo são os **condrósteos** (Gr. *chondros*, cartilagem + *osteon*, osso), representados por 27 espécies de esturjões de água doce e anádromos e peixes-espátula (Figura 24.18). As populações de quase todos os condrósteos sofreram graves declínios devido a construção de barragens, sobrepesca e poluição.

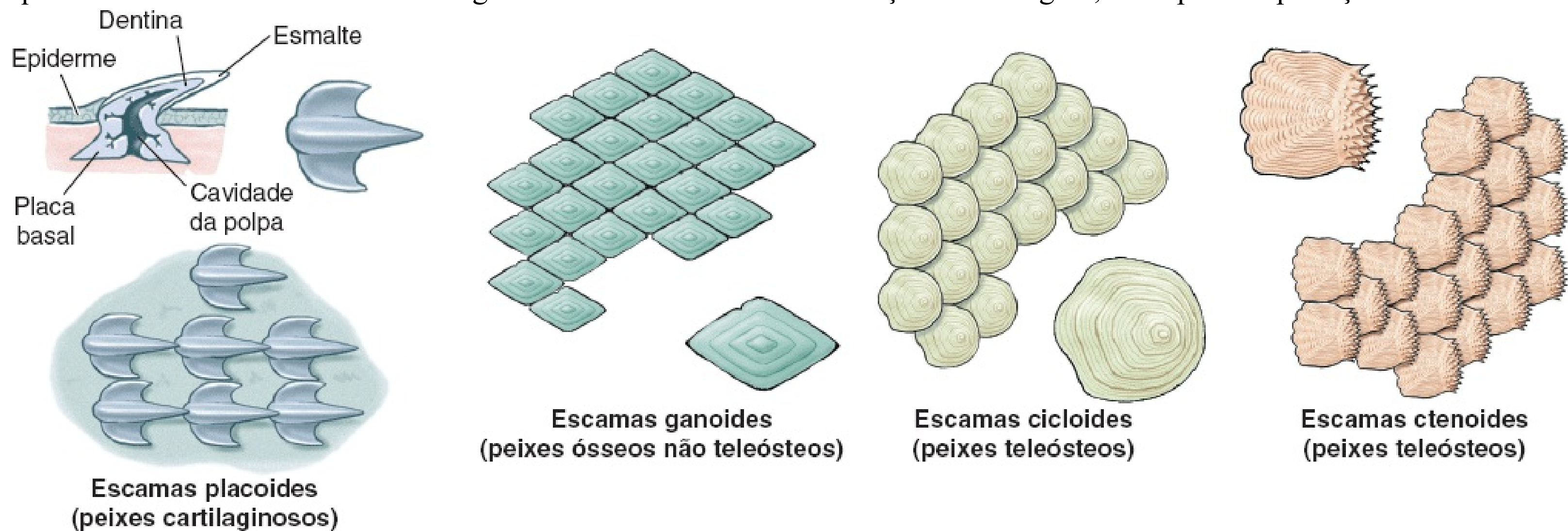


Figura 24.17 Tipos de escamas de peixes. As escamas placoides são estruturas pequenas, semelhantes a dentes, características dos Chondrichthyes. As escamas ganoides em forma de diamantes, presentes nos primeiros peixes ósseos, como "gar", são compostas por camadas de esmalte prateado (ganoína) na superfície superior e osso na inferior. Os teleósteos têm escamas cicloides ou ctenoides, contendo ossos, apesar de serem delgadas e flexíveis, e estão organizadas em fileiras sobrepostas.

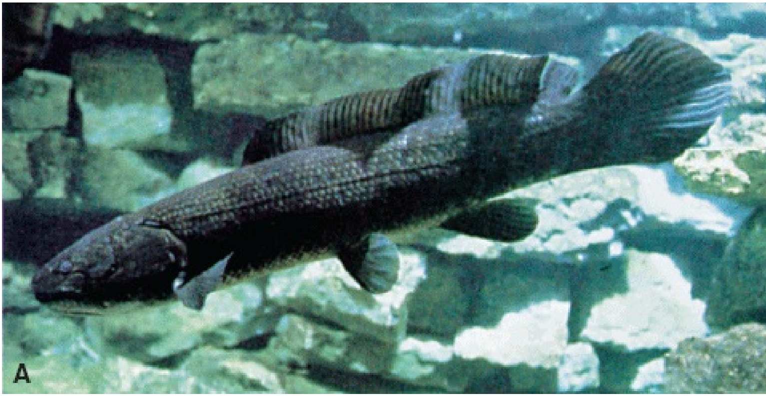


Figura 24.18 Peixes de nadadeiras raiadas não teleósteos, da classe Actinopterygii. **A.** Bichir, *Polypterus bichir*, da África Ocidental, equatorial. É um predador noturno. **B.** Esturjão do Atlântico, *Acipenser oxyrhynchus* (atualmente incomum), dos rios da costa do Atlântico. **C.** Peixe-espátula, *Polyodon spathula*, da bacia do rio Mississippi, atinge 2 m e 80 kg.

O terceiro grupo principal de peixes de nadadeiras raiadas que emergiu do estoque paleoniscídeo foram os **neopterígios** (Gr. *neos*, nova + *pteryx*, nadadeira). Os neopterígios apareceram no Permiano Superior e diversificaram-se extensivamente durante a Era Mesozoica (Figura 24.1) quando uma linhagem deu origem aos peixes ósseos modernos, os teleósteos. Existem três gêneros sobreviventes de neopterígios antigos, *Amia* (Gr. peixe semelhante ao atum), que habitam as águas rasas e ricas em algas dos Grandes Lagos e da bacia do Rio Mississippi, *Lepisosteus* (Gr. *lepidos*, escama + *osteon*, osso) e *Atractosteus* (Gr. *atraktos*, fuso + *osteon*, osso), ambos nativos do Leste e do Sul da América do Norte (Figura 24.19). As sete espécies conhecidas são grandes predadores de tocaia com corpos alongados e mandíbulas providas de dentes pontiagudos. *Amia*, *Lepisosteus* e *Atratosteus* podem subir à superfície para ingerir ar, enchendo suas bexigas natatórias vascularizadas, para suplementar o oxigênio obtido nas brânquias.

O maior clado de neopterígios é o de **teleósteos** (Gr. *teleos*, perfeito + *osteon*, osso), os peixes ósseos modernos (Figura 24.15). A diversidade dos teleósteos é surpreendente, com cerca de 27.000 espécies descritas e até 10.000 espécies não descritas antecipadas, representando aproximadamente 96% de todos os peixes atuais e cerca de metade de todos os vertebrados (Figura 24.20). Embora a maioria das cerca de 200 espécies novas de teleósteos descritas anualmente sejam de áreas pouco amostradas, como a América do Sul ou águas oceânicas profundas, várias espécies novas são anualmente descritas de áreas bem conhecidas como as águas doces da América do Norte. Os teleósteos variam em tamanho desde 7 mm, como alguns ciprinídeos, até o peixe-remo com 17 m e o marlim-azul de 900 kg e 4,5 m (Figura 24.20). Esses peixes ocupam quase todos os *habitats* concebíveis, desde altitudes de 5.200 m no Tibet a 8.000 m abaixo do nível do mar. Algumas espécies

vivem em fontes termais a 44°C, enquanto outras vivem sob o gelo antártico a –2°C. Eles podem viver em lagos com concentrações salinas 3 vezes superiores às da água do mar, em cavernas totalmente escuras, em pântanos com pouco oxigênio, ou até mesmo realizar longas excursões em terra, como alguns gobiídeos (Figura 24.20).



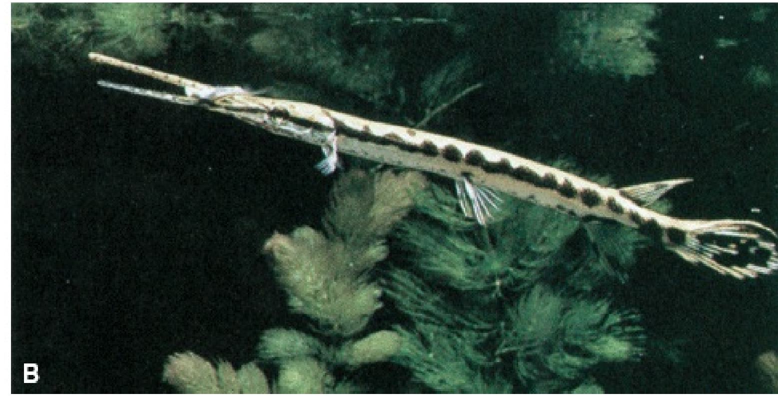


Figura 24.19 Peixes neopterígios não teleósteos. **A.** *Amia calva*. **B.** *Lepisosteus osseus* ("gar"). Eles frequentam riachos e pântanos de correnteza fraca do leste da América do Norte, onde podem permanecer imóveis na água e prontos para agarrar os peixes que passam.

Características da Classe Actinopterygii

- Nadadeira caudal heterocerca (condição ancestral) ou **homocercal** (Figura 24.16); nadadeiras pélvicas e peitorais duplicadas normalmente presentes, sustentadas por **raios ósseos**; músculos que controlam o movimento da nadadeira dentro do corpo
- Pele com **escamas cicloides, ctenoides ou ganoides** de origem dérmica (Figura 24.21) ou **nua**
- **Esqueleto com osso;** notocorda presente, mas reduzida; **vértebras** distintas
- Mandíbulas presentes, normalmente com **dentes polifiodontes, enameloides**; válvula espiral presente (estado ancestral) ou ausente
- Encéfalo bem desenvolvido, mas relativamente pequeno; 10 pares de nervos cranianos
- Desenvolvimento de sentidos variável; três pares de canais semicirculares
- Sexos normalmente separados; muitos hermafroditas; alguns se reproduzem assexuadamente por partenogênese; fertilização normalmente externa e interna em alguns
- Ovíparos ou vivíparos; embriões das espécies vivíparas nutridos pela placenta ou saco vitelino (oviviparidade); estágio larval normalmente muito diferente do adulto
- Sistema excretor com rins opistonéfricos; que drenam pelo ducto arquinéfrico para a cloaca; amônia, principal resíduo nitrogenado
- **Brânquias cobertas por um opérculo ósseo**; **bexiga natatória presente** normalmente funcionando para flutuação, em outras usada para respiração
- Coração com um seio venoso, átrio e ventrículo; **circulação única**; glóbulos vermelhos nucleados

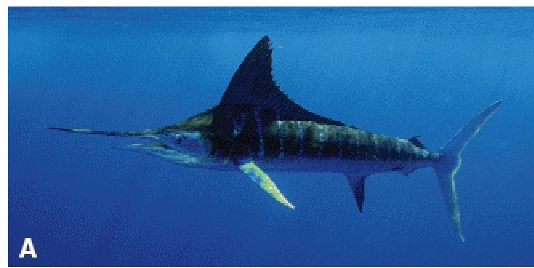








Figura 24.20 Diversidade de teleósteos. **A.** Marlim-azul, *Makaira nigricans*, um dos maiores teleósteos. **B.** O gobiídeo *Periophthalmus* sp. realiza extensas excursões em terra para pastar em algas e capturar insetos; eles constroem ninhos nos quais os juvenis eclodem e são protegidos pela mãe. **C.** Coloração de proteção do peixe-leão, *Pterois volitans*, adverte sobre o perigo; os espinhos dorsais são venenosos. **D.** A ventosa da rêmora, *Echeneis naucrates*, é uma modificação da nadadeira dorsal.

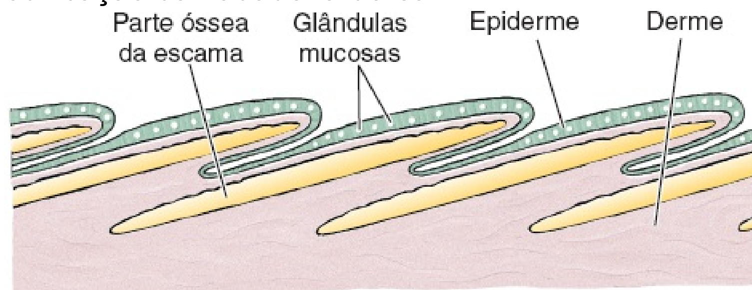


Figura 24.21 Corte através da pele de um peixe ósseo, mostrando as escamas sobrepostas (amarelo). As escamas ficam na derme e são cobertas por epiderme.

Várias tendências morfológicas na linhagem dos teleósteos permitiram-lhes diversificar-se para essa verdadeiramente incrível variedade de *habitats* e formas. A pesada armadura dérmica dos peixes de nadadeiras raiadas primitivos foi

substituída por escamas **cicloides** e **ctenoides**, leves, delgadas e flexíveis (Figura 24.17). Alguns teleósteos, como a maioria das enguias e os bagres, carecem totalmente de escamas. O aumento da mobilidade e velocidade que resultou da perda da pesada armadura melhorou a fuga de predadores à obtenção de alimento. As modificações nas nadadeiras dos teleósteos aumentaram a mobilidade e a velocidade e possibilitaram que as nadadeiras assumissem várias outras funções. O formato simétrico da cauda **homocerca** (Figura 24.16) da maioria dos teleósteos concentrou as contrações musculares na cauda, possibilitando assim maior velocidade. A nadadeira dorsal modificou-se de uma quilha fixa, que primariamente impedia a rotação do corpo, para uma estrutura flexível e altamente especializada (Figura 24.15). Essas modificações na morfologia das nadadeiras são úteis para camuflagem, frenagem e outros movimentos complexos, hidrodinâmica e comunicação social. As modificações bizarras na nadadeira dorsal incluem a isca dos peixes pescadores, os espinhos venenosos dos peixes-escorpião e a ventosa das rêmoras (Figura 24.20). As linhagens de teleósteos demonstram um refinamento crescente no controle da reabsorção e secreção de gás na bexiga natatória. O controle da flutuação provavelmente coevoluiu com as modificações nas nadadeiras para melhorar a locomoção. Muitas modificações anatômicas resultaram em maior eficiência na alimentação. As modificações na suspensão das mandíbulas possibilitaram que a cavidade orobranquial se expandisse rapidamente, criando um aparato de sucção altamente sofisticado. Uma rápida protrusão das mandíbulas pelo deslizamento da maxila para frente aumenta a velocidade final de ataque. Os arcos branquiais de muitos teleósteos diversificaram-se em poderosas **mandíbulas faríngeas,** para mastigar, triturar e moer. Com tantas inovações, não é de surpreender que os teleósteos tenham se tornado os peixes mais diversos.

Classe Sarcopterygii | Peixes de nadadeiras lobadas

O ancestral dos tetrápodes encontra-se em um grupo de sarcopterígios extintos chamados de **ripidístia**, o qual incluía diversas linhagens que floresceram em água doce e áreas costeiras rasas na Era Paleozoica superior. Os ripidístios, como *Eusthenopteron* (ver Figura 25.3), eram peixes cilíndricos, cabeçudos, com nadadeiras carnosas e, provavelmente, pulmões. A evolução dos tetrápodes a partir dos ripidístios é discutida no Capítulo 25.

Todos os antigos sarcopterígios tinham pulmões, assim como brânquias, e uma cauda do tipo **heterocerca**. Contudo, durante a Era Paleozoica, a orientação da coluna vertebral modificou-se de tal forma que a cauda tornou-se simétrica, **dificerca** (Figura 24.16). Esses peixes tinham mandíbulas poderosas; escamas robustas com esmalte e nadadeiras duplicadas lobadas, fortes e carnosas, que podem ser usadas como pernas para sustentar o corpo ou movê-lo sobre os substratos bentônicos. Atualmente, o clado dos sarcopterígios é representado por somente oito espécies de peixes: seis espécies de peixes pulmonados e duas espécies de celacantos (Figuras 24.22 e 24.23).

Dos três gêneros sobreviventes de peixes pulmonados, o mais semelhante às formas antigas é o *Neoceratodus* (Gr. *neos*, novo + *cerato*, corno + *odes*, forma), o peixe pulmonado australiano atual, que pode atingir 1,5 m de comprimento (Figura 24.22). Esse peixe pulmonado, ao contrário de seus parentes vivos, normalmente depende de respiração branquial e não consegue sobreviver por muito tempo fora d'água. O peixe pulmonado sul-americano *Lepidosiren* (Gr. *lepido*, com escamas + *siren*, sereia mítica) e os peixes pulmonados africanos *Protopterus* (Gr. *prōtos*, primeiro + *pteron*, asa) podem viver fora d'água por longos períodos de tempo. *Protopterus* vive em rios e lagoas africanos que secam com regularidade e seus leitos de lama ficam endurecidos pelo calor do sol tropical. O peixe cava o fundo e enterra-se com a aproximação da estação seca, secretando um muco abundante que se mistura com a lama para formar um envoltório rígido dentro do qual repousa até o retorno das chuvas. Ele obtém o oxigênio da atmosfera com seus pulmões, distribuindo-o de maneira eficaz para os tecidos com circuitos cardiovasculares pulmonares e sistêmicos parcialmente separados.

Peixe pulmonado australiano

Peixe pulmonado africano

Peixe pulmonado sul-americano

Figura 24.22 Peixes pulmonados são peixes de nadadeiras lobadas da classe Sarcopterygii. O peixe pulmonado australiano, *Neoceratodus forsteri*, assemelha-se mais aos peixes pulmonados extintos da Era Paleozoica. Os peixes pulmonados africanos, *Protopterus* sp., são os mais bem adaptados dos três para permanecer dormente em envoltórios de muco, respirando ar durante períodos de seca prolongados.

Os **celacantos** também surgiram no período Devoniano, sofreram uma relativa irradiação e atingiram o pico da diversidade na Era Mesozoica. No fim dessa era, eles quase desapareceram, mas deixaram um extraordinário gênero sobrevivente, *Latimeria* (Figura 24.23). Como se acreditava que os últimos celacantos estivessem extintos há 70 milhões de anos, a comunidade científica ficou impressionada quando um celacanto foi encontrado em uma rede de arrasto, na costa da África do Sul, em 1938. Uma busca intensa para localizar mais exemplares foi bem-sucedida na costa das Ilhas Comoro. Os pescadores ocasionalmente os capturam a grandes profundidades com pesca manual com linha, fornecendo exemplares para pesquisa. Esta foi a única população de *Latimeria* conhecida até 1998, quando o mundo científico foi novamente surpreendido pela captura de uma nova espécie de celacanto nas Ilhas Celebes, Indonésia, a 10.000 km das Ilhas Comoros.

Os celacantos marinhos “modernos” são descendentes de um estoque de água doce do Devoniano. A cauda é dificerca (ver Figura 24.16), mas tem um pequeno lobo entre os lobos superior e inferior, formando uma estrutura de três pontas (Figura 24.23). Suas bexigas natatórias são preenchidas por gordura e não são usadas para respiração.

Os celacantos são de um azul metálico profundo, com manchas brancas ou cor de bronze que fornecem camuflagem nos recifes escuros de lava onde habitam. Os jovens nascem completamente formados após a eclosão interna de ovos de 9 cm de diâmetro – os maiores entre os peixes ósseos.

Características da Classe Sarcopterygii

- Nadadeira caudal heterocerca (formas fósseis) ou **dificerca** nas formas vivas (Figura 24.16); nadadeiras pélvicas e peitorais duplicadas normalmente presentes sustentadas por **raios ósseos e ossos fortes**; músculos que controlam o movimento da nadadeira dentro da nadadeira
- Pele com escamas dérmicas compostas de duas camadas de osso, uma camada de **cosmina** (forma de dentina) e uma camada fina de **esmalte** em espécies fósseis
- **Esqueleto ósseo;** vértebras distintas
- Mandíbulas presentes, normalmente com **dentes polifiodontes cobertos por esmalte verdadeiro** que são tipicamente placas trituradoras restritas ao palato; intestino com válvula espiral
- Encéfalo bem desenvolvido, mas relativamente pequeno; 10 pares de nervos cranianos
- Desenvolvimento de sentidos variável; três pares de canais semicirculares
- Sexos separados; fertilização externa (peixes pulmonados) ou interna (celacantos)
- Ovíparos
- Sistema excretor com rins opistonéfricos, que drenam pelo ducto arquinéfrico para a cloaca; amônia e ureia são os principais resíduos nitrogenados
- **Brânquias cobertas por um opérculo ósseo**; **bexiga natatória** presente, usada principalmente para respiração (preenchida por gordura nos celacantos)
- Coração com um seio venoso, átrio e ventrículo parcialmente dividido, e um cone arterial; **circuitos sistêmicos e pulmonares incompletamente**

separados; células vermelhas do sangue nucleadas

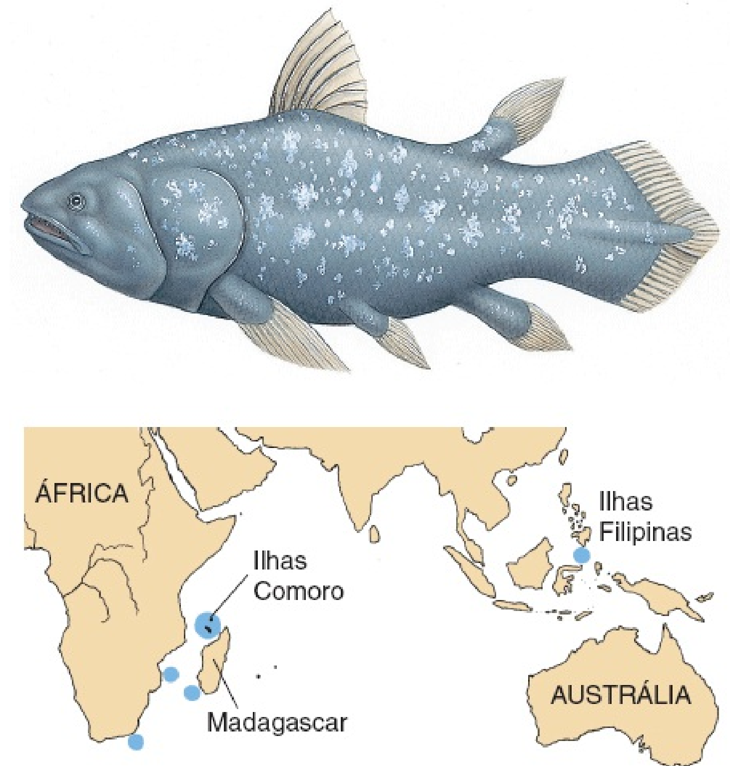


Figura 24.23 O gênero de celacanto *Latimeria* é um relicto marinho sobrevivente de um grupo de peixes de nadadeiras lobadas que floresceu há cerca de 350 milhões de anos.

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DOS PEIXES

Locomoção na água

Para o olho humano, alguns peixes parecem capazes de nadar a velocidades extremamente altas, mas o nosso julgamento é inconscientemente moldado por nossa própria experiência de que a água é um meio altamente resistente ao movimento. A maioria dos peixes, como uma truta ou um lambari, pode nadar no máximo o equivalente a 10 comprimentos do próprio corpo por segundo, obviamente um desempenho impressionante para os padrões humanos. Quando essas velocidades são traduzidas em quilômetros por hora, isso significa que uma truta de 30 cm pode nadar somente a cerca de 10,4 km/h. Como regra geral, quanto maior o peixe, mais rápido pode nadar.

Velocidades de cruzeiro de peixes são mais bem medidas em uma "roda de peixe", um grande canal em forma de anel, cheio de água que é girada a uma velocidade igual e em sentido oposto àquele do peixe. Mais difíceis de medir são as explosões repentinas de velocidade que a maioria dos peixes pode fazer para capturar presas ou para evitar que seja capturado. Um atum-azul fisgado foi certa vez cronometrado a 66 km/h; o espadarte e o marlim são capazes de explosões de velocidade incríveis, chegando ou até ultrapassando os 110 km/h. Essas altas velocidades não podem ser mantidas por mais que 1 a 5 s.

O mecanismo de propulsão de um peixe é a musculatura de seu tronco e cauda. A musculatura axial locomotora é composta de faixas em zigue-zague, chamadas **miômeros**. As fibras musculares em cada miômero são relativamente curtas e conectam os septos de tecido conjuntivo resistente, que separam cada miômero do seguinte. Na superfície, os miômeros adquirem a forma de um W, virado de lado (Figura 24.24), mas, internamente, as bandas são dobradas e alojadas de forma complexa, de modo que a ação de cada miômero estende-se por várias vértebras. Esse arranjo produz mais força e um controle mais refinado do movimento, pois muitos miômeros estão envolvidos na flexão de um dado segmento do corpo.

A compreensão sobre como os peixes nadam pode ser abordada estudando-se o movimento de um peixe muito flexível, como uma enguia (Figura 24.25). O movimento é serpentino, não muito distinto do de uma serpente, com ondas de contração movendo-se para trás ao longo do corpo pela contração alternada dos miômeros de cada lado. A extremidade anterior do corpo flexiona-se menos do que a posterior, de modo que cada ondulação aumenta em amplitude à medida que progride pelo

corpo. Enquanto as ondulações movem-se para trás, a flexão do corpo empurra lateralmente a água, produzindo uma **força de reação** direcionada à frente, mas em ângulo. Ela pode ser analisada como possuindo dois componentes: **impulso**, que é utilizado para vencer a resistência e propelir o peixe para frente, e **força lateral**, que tende a fazer a cabeça do peixe desviar do curso na mesma direção da cauda. Esse movimento lado a lado da cabeça é muito óbvio na natação de uma enguia ou tubarão, mas muitos peixes têm uma cabeça grande e rígida com uma superfície suficiente para minimizar a guinada.

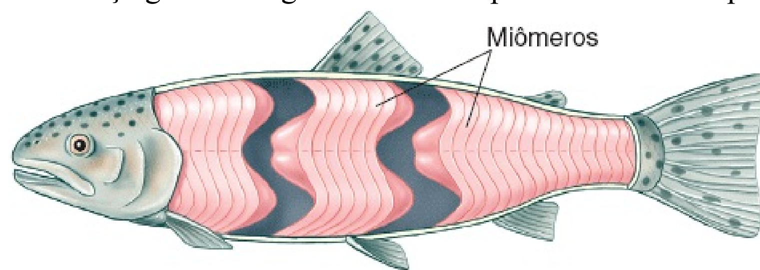


Figura 24.24 Musculatura do tronco de um peixe teleósteo, parcialmente dissecado para mostrar o arranjo interno dos feixes musculares (miômeros). Os miômeros são dobrados em um agrupamento complexo e seriado, um arranjo que favorece uma natação mais forte e controlada.

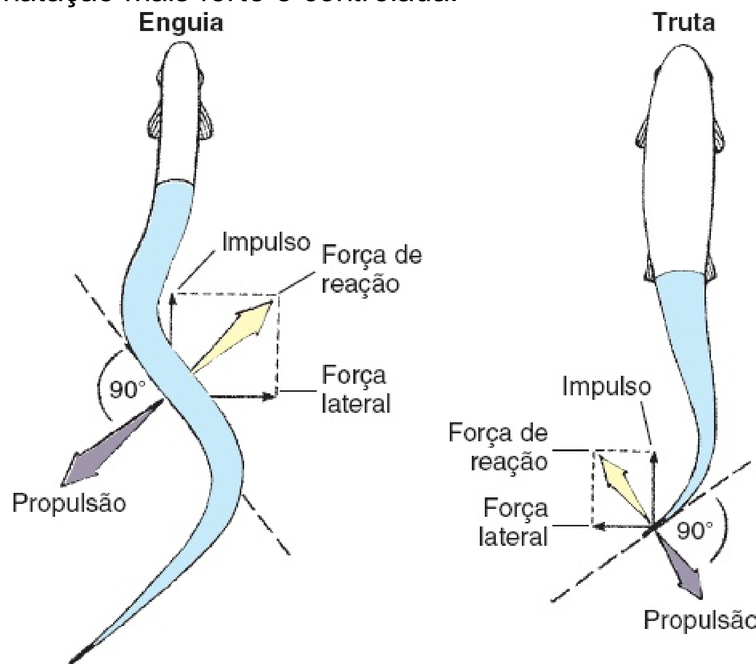


Figura 24.25 Movimentos de peixes nadando, mostrando as forças desenvolvidas por um peixe anguiliforme e por um fusiforme.

O movimento de uma enguia é razoavelmente eficiente em baixa velocidade, mas a forma de seu corpo gera muito arrasto para a natação rápida. Os peixes que nadam rapidamente, como a truta, são menos flexíveis e limitam as ondulações do corpo, principalmente, à região da cauda (Figura 24.25). A força muscular gerada na grande massa muscular anterior é transferida através de tendões para o pedúnculo caudal, relativamente desprovido de músculos, e à nadadeira caudal, onde o impulso é gerado. Essa forma de natação alcança seu maior desenvolvimento nos atuns, cujos corpos não se flexionam. Virtualmente, todo impulso é derivado de poderosas batidas da nadadeira caudal (Figura 24.26). Muitos peixes oceânicos rápidos, como o marlim, o espadarte, alguns carangídeos e a cavala-aipim têm nadadeiras caudais em forma de foice. Tais nadadeiras são a contraparte aquática das asas de alta velocidade das aves mais velozes (Capítulo 27).

A temperatura corporal da maioria dos peixes é a mesma do ambiente em que estão, porque todo calor gerado internamente é rapidamente perdido para a água circundante. Contudo, alguns peixes, como os atuns (Figura 24.26) e os grandes tubarões-brancos (Figura 24.7), mantêm a temperatura de seus músculos e vísceras elevada – até 10°C mais quente que a água circundante. Os marlins (Figura 24.20A) e outros agulhões aumentam a temperatura do seu cérebro e da retina. Uma pesquisa conduzida por F. G. Carey e outros explica como esses peixes realizam esse tipo de termorregulação, chamada de **endotermia regional**. O calor é gerado como um subproduto de várias atividades, incluindo digestão e natação, ou, nos agulhões, por um órgão gerador de calor especializado abaixo do cérebro. O calor é conservado por uma *rete mirabile*, um feixe paralelo de vasos sanguíneos organizados de forma a proporcionar um fluxo contracorrente de sangue (Capítulo 30). As

temperaturas elevadas, aparentemente, promovem uma natação mais potente e aceleram os sistemas digestivo e nervoso. Os peixes com endotermia regional são os mais rápidos no mundo.

A natação é a forma mais econômica de locomoção animal, em grande parte porque os animais aquáticos são quase perfeitamente sustentados pelo seu meio e gastam pouca energia para superar a força da gravidade. Se compararmos o custo energético por quilograma de peso corporal gasto em uma viagem de 1 km por distintas formas de locomoção, encontraremos custos de natação de apenas 0,39 kcal (salmão), comparados a 1,45 kcal para o voo (gaivota) e 5,43 kcal para a caminhada (esquilo terrestre). Contudo, um mistério da biologia é entender como os peixes e os mamíferos aquáticos são capazes de se mover através da água quase sem criar turbulência. O segredo reside no modo pelo qual animais aquáticos flexionam seus corpos e nadadeiras para nadar e nas propriedades de redução de atrito da superfície corporal.

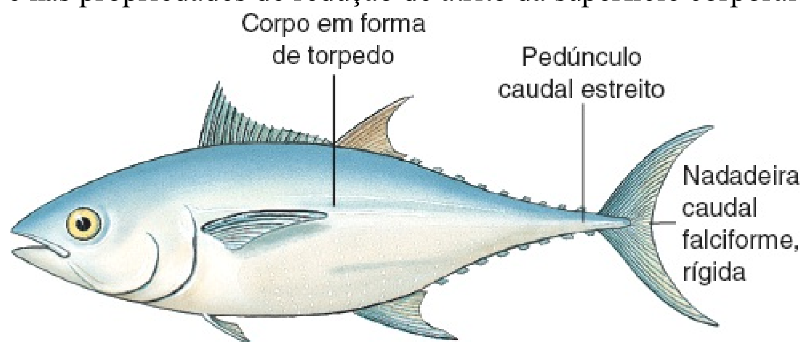


Figura 24.26 Atum-azul, *Thunnus thynnus*, mostrando adaptações para natação rápida. Músculos do tronco, poderosos, tracionam o delgado pedúnculo caudal. Como o corpo não se curva, toda a força vem das batidas da cauda rígida e falciforme.

Flutuabilidade neutra e bexiga natatória

Todos os peixes são ligeiramente mais densos que a água porque os seus esqueletos e outros tecidos contêm elementos pesados presentes em quantidades mínimas em águas naturais. Para evitar afundar, os tubarões, que não têm bexiga natatória, precisam estar sempre se deslocando para frente na água. A cauda assimétrica (heterocerca) de um tubarão fornece suspensão enquanto oscila na água, e a cabeça larga e nadadeiras peitorais achatadas (Figura 24.8) atuam como planos em ângulo para fornecer elevação adicional. Os tubarões também são auxiliados na flutuação, pois têm fígados grandes contendo um lipídio chamado de **esqualeno** com uma densidade de apenas 0,86 g/mℓ. O fígado atua como uma grande bolsa de óleo flutuante que ajuda a compensar o peso do corpo do tubarão.

O equipamento de longe mais eficiente para flutuação é, sem dúvida, um espaço preenchido por gás. A **bexiga natatória** serve a esse propósito nos peixes ósseos (Figura 24.27). Ela surgiu dos pulmões duplicados dos peixes ósseos primitivos do Devoniano. Os pulmões foram, provavelmente, muito comuns em peixes de água doce do Devoniano, quando *habitats* quentes e pantanosos tornaram vantajosa tal estrutura respiratória acessória (Capítulo 25). As bexigas natatórias estão presentes na maioria dos peixes ósseos pelágicos, mas ausentes em atuns e na maioria dos peixes abissais e bentônicos, como linguados e peixes da família Cottidae. Embora seu nome assim sugira, a bexiga natatória não serve para nadar.

Sem bexiga natatória, os peixes ósseos afundam porque seus tecidos são mais densos que a água. Para conseguir uma flutuabilidade neutra, eles deslocam água adicional com um volume de gás em uma bexiga natatória, ajustando assim sua densidade total para se igualar àquela da água circundante. Esse ajuste possibilita aos peixes com bexiga natatória manterem-se suspensos indefinidamente, em qualquer profundidade, sem esforço muscular. Ao contrário de osso, sangue e outros tecidos, o gás é compressível e muda de volume quando o peixe muda de profundidade. Se um peixe descer a uma profundidade maior, o aumento de pressão exercida pela água circundante comprime o gás na bexiga natatória, e o peixe tende a afundar. O volume de gás na bexiga natatória deve ser aumentado para estabelecer um novo equilíbrio de flutuação. Quando o peixe nada para cima, o gás na bexiga expande por causa da menor pressão da água circundante, tornando o peixe menos denso. A menos que o gás seja removido, o peixe continuará a subir com velocidade crescente enquanto a bexiga natatória continuar a se expandir.

O gás pode ser removido da bexiga natatória de duas maneiras. A condição **fisóstoma** (Gr. *phys*, bexiga + *stoma*, boca), mais ancestral (p. ex., truta), consiste em um ducto pneumático que conecta a bexiga natatória ao esôfago, através do qual o peixe pode expelir o ar. O estado derivado é o **fisoclisto** (Gr. *phys*, bexiga + *clist*, fechado), condição na qual o ducto

pneumático é perdido nos adultos. Nos peixes fisoclistos, o gás é difundido para o sangue no **oval**, uma área vascularizada da bexiga natatória (Figura 24.27). Ambos os tipos de peixes requerem que o gás seja secretado na bexiga natatória pelo sangue, embora alguns poucos fisóstomos de águas rasas possam engolir ar para encher suas bexigas natatórias.

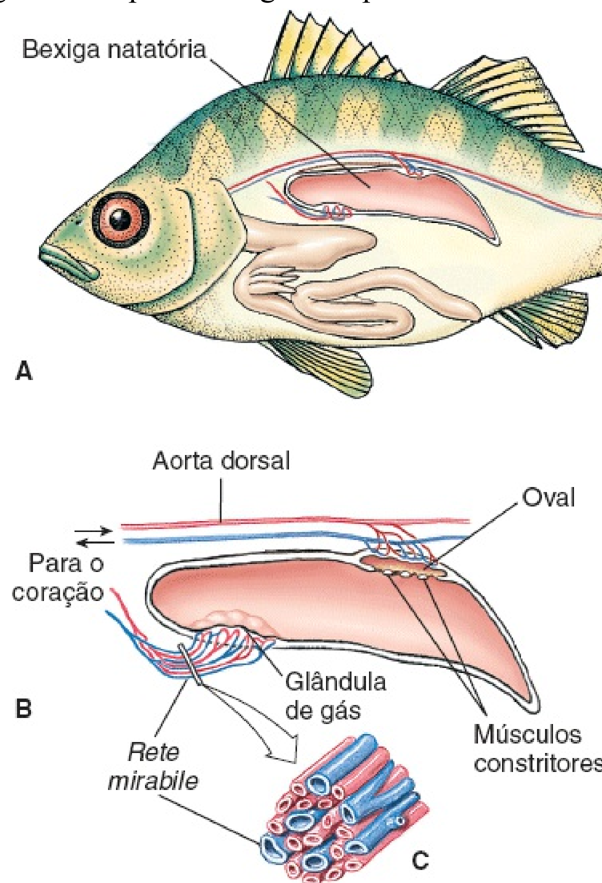


Figura 24.27 A. Bexiga natatória de um peixe teleósteo. A bexiga natatória fica no celoma, logo abaixo da coluna vertebral. **B.** Gás difunde-se para dentro da bexiga natatória na glândula de gás. O gás do sangue move-se para a glândula de gás pela *rete mirabile*, uma complexa rede de capilares firmemente compactados que atua como um multiplicador de contracorrente para aumentar a concentração de oxigênio. O arranjo de capilares venosos e arteriais na rede é mostrado em **C.** Para liberar o gás durante a subida, uma válvula muscular abre-se, permitindo que o gás entre no oval e seja difundido para o sangue.

Os fisiologistas que inicialmente ficaram confusos com o mecanismo de secreção, agora entendem como ele funciona. Resumidamente, a **glândula de gás** secreta ácido láctico, o qual entra no sangue, causando uma alta acidez local na ***rete mirabile*** (L. rede maravilhosa), forçando a hemoglobina a liberar sua carga de oxigênio. Os capilares na rede estão organizados em paralelo, criando um sistema multiplicador de contracorrente (Capítulo 30), possibilitando que o oxigênio atinja altas concentrações na glândula de gás e sua difusão para a bexiga natatória. A pressão final do gás na bexiga natatória depende do comprimento da rede de capilares; ela é relativamente curta em peixes que vivem próximo à superfície, mas extremamente longa em peixes marinhos de profundidade.

A surpreendente eficiência desse aparelho é exemplificada por um peixe que vive a uma profundidade de 2.400 m. Para manter a bexiga inflada nessa profundidade, o gás em seu interior (principalmente oxigênio) precisa ter uma pressão maior que 240 atm, o que é muito mais que a pressão de um cilindro metálico de gás totalmente carregado. No entanto, a pressão do oxigênio no sangue do peixe não pode exceder 0,2 atm – em equilíbrio com a pressão do oxigênio atmosférico na superfície do oceano.

Audição e ossículos de Weber

Os peixes, como outros vertebrados, detectam sons a partir de vibrações na orelha interna. A detecção dessas vibrações é difícil para vertebrados aquáticos, pois seus corpos têm quase a mesma densidade que a água circundante, fazendo com que as ondas sonoras passem através do corpo do peixe praticamente despercebidas.

Uma solução particularmente elegante para esse problema é encontrada nos ostariofíseos, um grupo de teleósteos que

inclui as carpas, lambaris e bagres. Os ostariofíseos incluem aproximadamente 7.900 espécies e são geralmente os peixes dominantes em *habitats* de água doce, tanto em diversidade quanto em abundância. Seu sucesso pode ser devido, em parte, aos **ossículos de Weber**, uma série de pequenos ossos que lhes permite ouvir sons de baixa intensidade em uma amplitude de frequência muito maior que a dos outros teleósteos. A recepção do som se inicia na bexiga natatória, que vibra facilmente, pois é preenchida por ar. As vibrações sonoras são transmitidas da bexiga natatória para a orelha interna através dos ossículos de Weber (Figura 24.28). Esse sistema tem semelhanças com o tímpano e ossículos da orelha média dos mamíferos (Capítulo 33), mas evoluiu independentemente. As adaptações para melhorar a audição não estão restritas aos ostariofíseos. Por exemplo, os arenques e as anchovas têm expansões anteriores da bexiga natatória que contatam diretamente o crânio. A importância da bexiga natatória nesses peixes é demonstrada por experimentos nos quais ela é artificialmente esvaziada, reduzindo a sensibilidade aos sons.

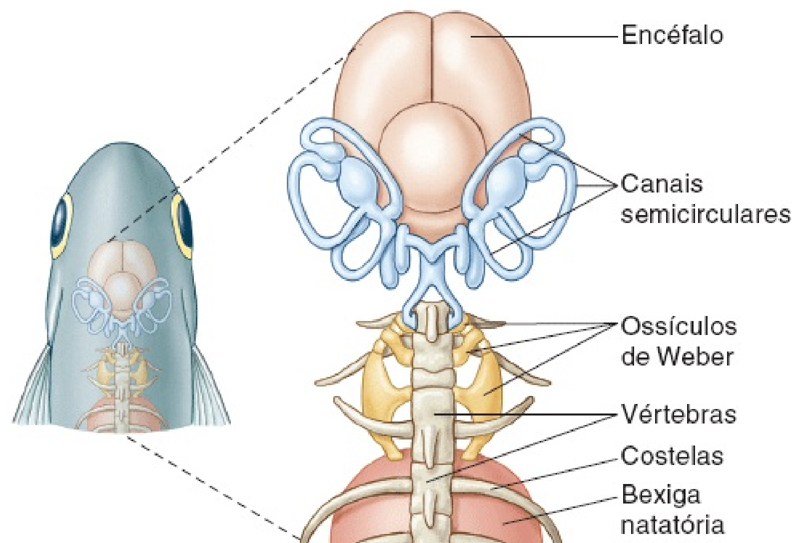


Figura 24.28 Ossículos de Weber são pequenos ossos que transmitem vibrações sonoras recebidas na bexiga natatória para a orelha interna. Os teleósteos com esse dispositivo podem detectar sons de baixa intensidade em uma amplitude de frequência muito maior que outros peixes.

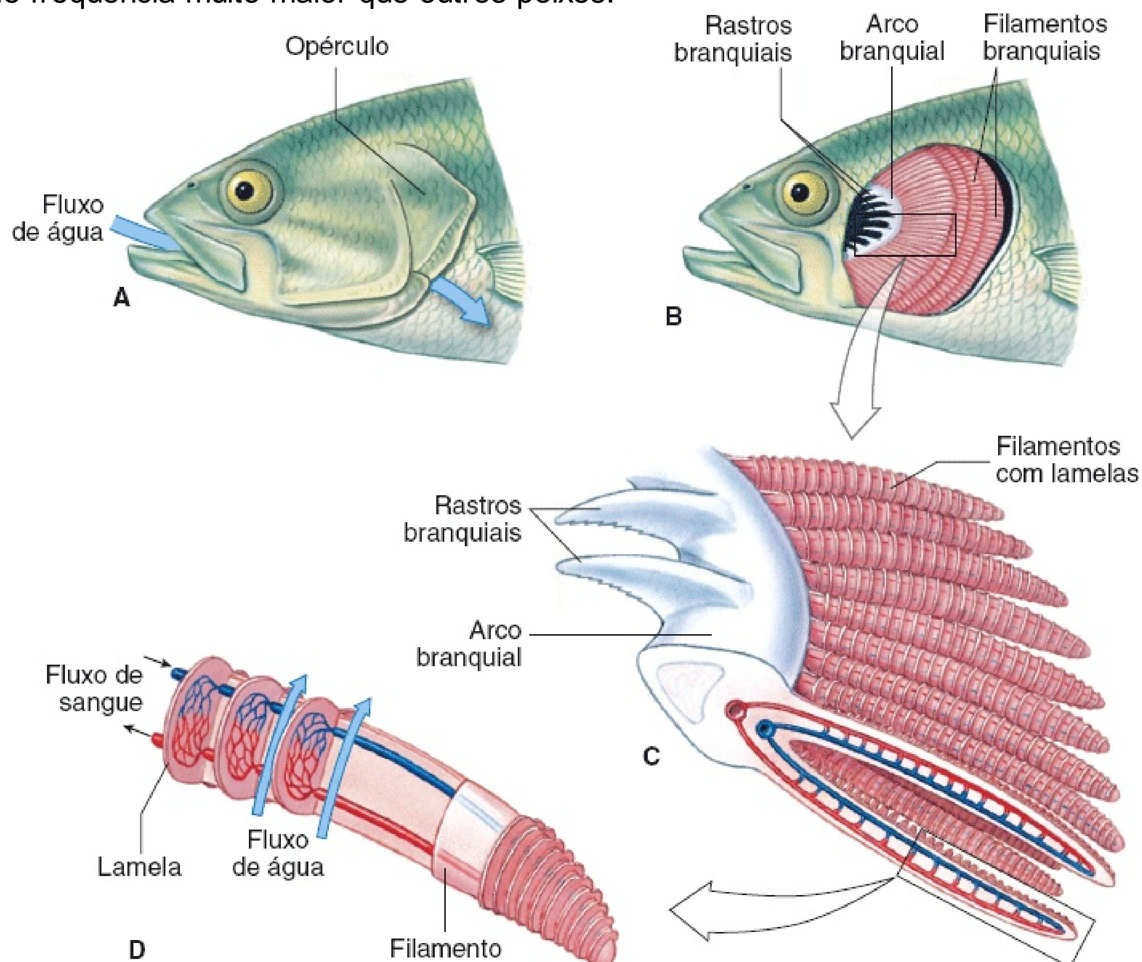


Figura 24.29 Brânquias de peixes. Os músculos fixados ao opérculo (**A**) bombeiam água pelas brânquias e para fora pela fenda branquial. A aba óssea protetora que cobre as brânquias (opérculo) foi removida (**B**) para expor a câmara branquial que contém as brânquias. Há quatro arcos branquiais de cada lado, cada um com numerosos filamentos branquiais. A porção de um arco branquial (**C**) mostra rastros branquiais que se projetam para frente, para filtrar comida e detritos, e filamentos branquiais que se projetam para trás. Um único filamento branquial (**D**) é dissecado para mostrar os capilares sanguíneos nas lamelas achatadas. A direção do fluxo de água (*setas azuis*) é oposta à direção do fluxo sanguíneo.

Respiração

As brânquias dos peixes são compostas por filamentos delgados, cada qual coberto por uma membrana epidérmica fina, dobrada repetidamente em **lamelas** achatadas (Figura 24.29). Elas são ricamente supridas por vasos sanguíneos. As brânquias estão localizadas no interior da cavidade faríngea e são cobertas por uma aba óssea móvel, o **opérculo**. Esse arranjo protege os delicados filamentos branquiais, confere uma característica hidrodinâmica ao corpo e possibilita um sistema de bombeamento para mover água através da boca, das brânquias e para fora pelo único par de aberturas branquiais. Em vez de abas operculares como nos peixes ósseos, os elasmobrânquios têm uma série de **fendas branquiais** (Figura 24.8) pelas quais a água flui para o meio externo. Nos elasmobrânquios e peixes ósseos, o mecanismo branquial está disposto de tal modo a bombear água contínua e suavemente sobre as brânquias, embora para um observador pareça que a respiração nos peixes seja pulsátil. O fluxo de água é na direção oposta ao fluxo sanguíneo (fluxo contracorrente), o melhor arranjo para extrair a maior quantidade possível de oxigênio da água. Alguns peixes ósseos conseguem remover até 85% do oxigênio dissolvido na água que passa pelas brânquias. Os peixes muito ativos, como os arenques ou cavalas, conseguem obter água suficiente para atender às suas altas demandas de oxigênio apenas nadando continuamente, de modo a forçar a água a entrar pela boca aberta e passar através das brânquias. Esse processo é chamado de ventilação hidráulica. Esses peixes ficariam asfixiados se colocados em um aquário que restringisse sua livre natação, mesmo com a água saturada de oxigênio.

Um número surpreendente de peixes pode viver fora d'água por períodos variáveis de tempo, por respirarem ar. Diversos mecanismos são utilizados por diferentes peixes. Já descrevemos os pulmões dos peixes pulmonados, *Lepisosteus* e os Rhipidistia extintos. As enguias de água doce frequentemente realizam excursões terrestres durante tempo chuvoso, utilizando a pele como superfície respiratória. As enguias *Electrophorus* (Gr. *ēlektron*, algo brilhante + *phoros*, que porta) têm brânquias degeneradas e precisam suplementar a respiração branquial pela difusão de oxigênio através do revestimento vascular da cavidade oral. Um dos melhores respiradores de ar de todos é a perca-escaladora-indiana, *Anabas* (Gr. *anabainō*, que sobe), que passa a maior parte do seu tempo em terra, próximo à margem da água, respirando ar através de câmaras especiais de ar situadas sobre as brânquias muito reduzidas.

Regulação osmótica

A água doce é um meio extremamente diluído com concentração salina (0,001 a 0,005 mol por grama por litro [M]) muito abaixo daquela do sangue dos peixes de água doce (0,2 a 0,3 M). Consequentemente, a água tende a entrar em seus corpos osmoticamente, e o sal é perdido por difusão para o meio externo. Embora a superfície do corpo coberta por escamas e muco seja quase totalmente impermeável à água, o ganho de água e a perda de sal de fato ocorrem pelas paredes delgadas das brânquias. Os peixes de água doce são **reguladores hiperosmóticos** com vários mecanismos de defesa contra esses problemas (Figura 24.30). Em primeiro lugar, o excesso de água é bombeado para fora pelos rins **opistonéfricos** (Capítulo 30) que são capazes de formar urina muito diluída. Em segundo lugar, **células de absorção de sal**, especiais, localizadas no epitélio branquial, mobilizam íons de sal ativamente, sobretudo sódio e cloreto, da água para o sangue. Essa absorção, juntamente com o sal presente no alimento do peixe, repõe o sal perdido por difusão. Esses mecanismos são tão eficientes que um peixe de água doce gasta apenas uma pequena parte de sua energia total para manter-se em equilíbrio osmótico.

Talvez 90% de todos os peixes ósseos estejam restritos a um *habitat* de água doce ou marinho por serem incapazes de realizar osmorregulação no *habitat* "errado". A maioria dos peixes de água doce morre rapidamente se colocada em água do mar, como os peixes marinhos se colocados em água doce. Contudo, cerca de 10% de todos os teleósteos conseguem passar com facilidade de um *habitat* para outro. Esses **peixes eurialinos** (Gr. *eurys*, amplo + *hals*, sal) são de dois tipos: aqueles, como muitos linguados, escorpionídeos e guarus, que vivem em estuários ou em algumas áreas entremarés onde a salinidade oscila ao longo do dia; e outros, como

o salmão, a savelha e enguias, que passam parte do seu ciclo de vida em água doce e parte no mar.

Os peixes ósseos marinhos são **reguladores hiposmóticos** que se defrontam com um problema completamente diferente. Por terem uma concentração salina no sangue muito mais baixa (0,3 a 0,4 M) que a água do mar ao seu redor (aproximadamente 1 M), eles perdem água e ganham sal. Um peixe teleósteo marinho quase corre o risco de literalmente desidratar-se, semelhante a um mamífero de deserto, privado de água. Para compensar a perda de água, o teleósteo marinho bebe água do mar (Figura 24.30). O excesso de sal que acompanha a água é descartado de muitas maneiras. Os principais íons de sal marinho (sódio, cloro e potássio) são levados pelo sangue até as brânquias, onde eles são secretados para fora por **células secretoras de sal** especiais. Os íons salinos remanescentes, magnésio, sulfato e cálcio, são eliminados com as fezes ou excretados pelos rins. Ao contrário dos rins de um peixe de água doce, que formam urina pela sequência usual de filtração e reabsorção, típica da maioria dos rins dos vertebrados (Capítulo 30), os rins de um peixe marinho excretam íons divalentes por secreção tubular. Como muito pouco, se tanto, de filtrado é formado, os glomérulos perderam sua importância e desapareceram em alguns teleósteos marinhos. Os peixes-cachimbo e o peixe-pescador (Figura 24.32) são exemplos de peixes marinhos sem glomérulo ("aglomerulares").

Comportamento alimentar

Para qualquer peixe, a alimentação é um dos aspectos mais importantes na vida diária. Embora um pescador desafortunado possa jurar o contrário, um peixe dedica mais tempo e energia para alimentar-se ou para procurar por alimento do que para qualquer outra coisa. Durante a longa evolução dos peixes, tem havido uma pressão seletiva inexorável por aquelas adaptações que capacitam um peixe a vencer a luta entre comer ou ser comido. Certamente, o evento singular de maior alcance foi a evolução das mandíbulas (Capítulo 23). As mandíbulas tornaram os peixes livres de uma existência em que a alimentação era feita basicamente por filtração passiva e os capacitaram a adotar um modo de vida predatório. Os mecanismos aprimorados para a captura de presas maiores demandam músculos mais fortes, movimentos mais ágeis, melhor equilíbrio e sentidos especiais aperfeiçoados. Mais do que qualquer outro aspecto de seu hábito de vida, o comportamento alimentar dá forma ao peixe.

Os peixes são, em sua maioria, **carnívoros** e predam uma grande quantidade de alimentos de origem animal, desde zooplâncton e larva de insetos até grandes vertebrados. Alguns peixes marinhos de profundidade são capazes de ingerir vítimas com quase o dobro de seu próprio tamanho – uma adaptação para a vida em um mundo onde as refeições são raras. Os peixes mais avançados de nadadeiras raiadas não podem mastigar o alimento como nós, porque, ao fazê-lo, a corrente de água através das brânquias seria bloqueada. Alguns, no entanto, como os peixes da família Anarhichadidae (Figura 24.31), têm dentes molariformes nas mandíbulas para triturar presas, que podem incluir crustáceos de carapaças duras. Outros, que esmagam seu alimento, utilizam poderosos dentes faríngeos na sua garganta. A maioria dos peixes carnívoros engole a presa inteira, utilizando dentes pontudos e afiados nas mandíbulas e no palato para segurar a presa. A incompressibilidade da água facilita muitos predadores com bocas amplas a capturar presas. Quando a boca é aberta subitamente, a água é impelida, carregando a vítima para dentro (Figura 24.32).

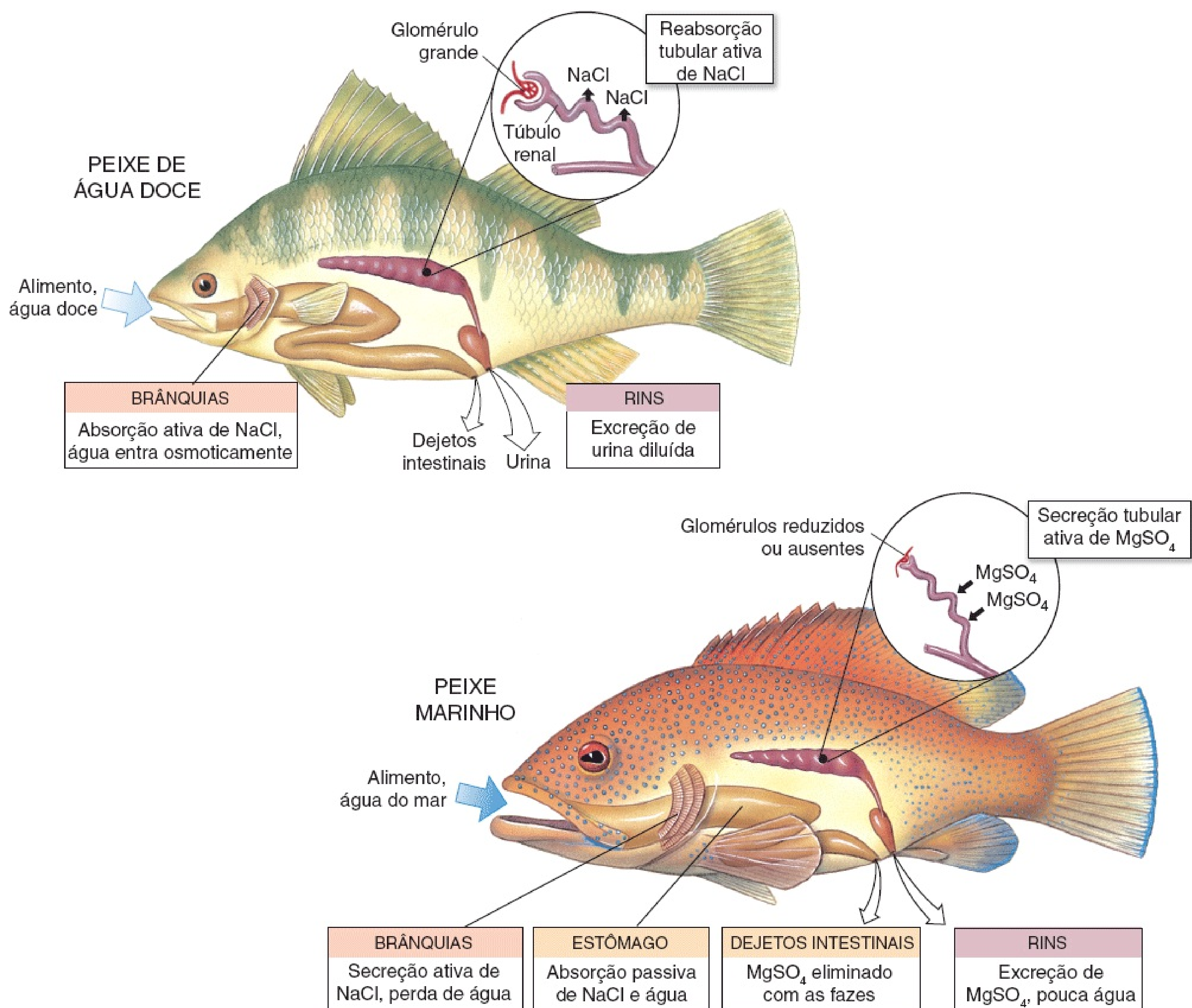


Figura 24.30 Regulação osmótica em peixes ósseos marinhos e de água doce. Um peixe de água doce mantém o equilíbrio osmótico e iônico em seu meio diluído, absorvendo, ativamente, cloreto de sódio (NaCl) através das brânquias (algum sal é adquirido com o alimento). Para eliminar o excesso de água que entra no corpo constantemente, o rim glomerular produz uma urina diluída reabsorvendo cloreto de sódio. Um peixe marinho precisa beber água do mar para repor água perdida por osmose para o ambiente salino. O cloreto de sódio e água são absorvidos do estômago. O excesso de cloreto de sódio é transportado ativamente para fora pelas brânquias. Os sais marinhos divalentes, em sua maioria sulfato de magnésio ($MgSO_4$), são eliminados com as fezes e secretados pelo rim tubular.

Um segundo grupo de peixes é de **herbívoros**, que comem plantas e algas. Embora comedores de plantas sejam relativamente pouco comuns entre os peixes, eles são intermediários cruciais na cadeia alimentar de alguns *habitats*. Os comedores de plantas são mais comuns em recifes de coral (peixes-papagaio; pomacentrídeos e cirurgiões) e em *habitats* de água doce tropicais (alguns ciprinídeos, caracídeos e bagres).

Os **filtradores**, que colhem os microrganismos abundantes do oceano, formam um terceiro e diverso grupo de peixes que vão desde larvas de peixes até o tubarão-peregrino. Contudo, o grupo mais característico de comedores de plâncton são os peixes semelhantes aos arenques (savelha, arenque, anchova e outros); a maioria é de **pelágicos** (habitantes do mar aberto) que se deslocam em grandes cardumes. Tanto o fitoplâncton quanto organismos menores do zooplâncton são filtrados da água com

rastros branquiais semelhantes a uma peneira (ver Figura 32.1). Pelo fato de os filtradores serem os mais abundantes dentre os peixes marinhos, eles constituem um importante recurso alimentar para inúmeros carnívoros, maiores, porém menos abundantes. Muitos peixes de água doce também dependem de plâncton para se alimentarem.



Figura 24.31 Peixe teleósteo, *Anarrhichthys ocellatus* (Anarhichadidae), alimentando-se de um pepino-do-mar que capturou e puxou até a abertura de sua toca.

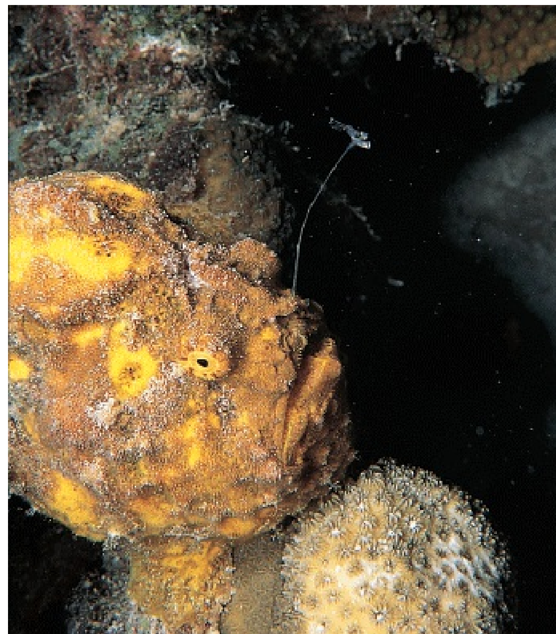


Figura 24.32 Peixe-pescador, *Antennarius multiocellatus*, aguarda sua refeição. Acima de sua cabeça, balança uma espinha da nadadeira dorsal modificada e que termina em um tentáculo carnoso, o qual se contrai e se expande de um modo convincente, como um verme. Quando um peixe se aproxima da atraente isca, a enorme boca abre-se repentinamente, criando uma forte corrente que varre a presa para dentro. O processo inteiro leva apenas 4 ms!

Outros grupos de peixes incluem os **saprófagos**, como as feiticeiras, que consomem animais mortos ou moribundos, e os **detritívoros**, como alguns ciprinídeos, que consomem matéria orgânica particulada. Alguns peixes utilizam um modo **parasito** de alimentação, e consomem partes de outros peixes vivos. Exemplos destes últimos incluem as lampreias (ver anteriormente) e o candiru, *Vandellia*, um peixe muito pequeno e alongado que se alimenta no epitélio branquial dos peixes hospedeiros. Finalmente, é importante salientar que, embora os peixes, em sua maioria, sejam especializados para uma dieta mais restrita, eles podem utilizar outros tipos de alimento quando disponíveis.

A **digestão** na maioria dos peixes segue o plano dos vertebrados (ver Figura 32.9). Com exceção de vários peixes que

não têm estômago, o alimento segue do estômago para o intestino tubular, que tende a ser mais curto nos carnívoros (Figura 24.15), mas pode ser extremamente longo e enrolado em formas herbívoras e detritívoras. Na carpa-capim, herbívora, por exemplo, o intestino pode ter 9 vezes o comprimento do corpo, uma adaptação para a longa digestão requerida pelos carboidratos vegetais. Nos carnívoros, um pouco da digestão de proteínas pode ser iniciada no meio ácido do estômago, mas a principal função do estômago é armazenar refeições geralmente grandes e raras, enquanto aguardam sua recepção pelo intestino.

A digestão e a absorção ocorrem simultaneamente no intestino. Uma característica dos peixes de nadadeiras raiadas, especialmente os teleósteos, é a presença de numerosos **cecos pilóricos** (Figura 24.15), não encontrados em nenhum outro grupo vertebrado. Sua função primária parece ser a absorção de lipídios, embora todas as classes de enzimas digestivas (que quebram proteína, carboidratos e lipídios) sejam secretadas ali.

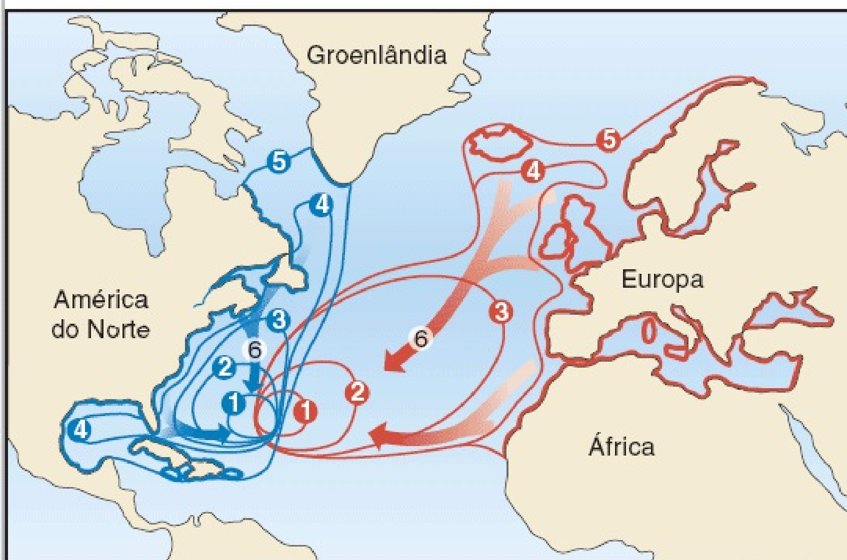
Migração

Enguias de água doce

Durante séculos, os naturalistas têm-se intrigado pela história de vida das enguias de água doce, *Anguilla* (L. enguia), uma espécie comum e comercialmente importante de rios costeiros do Atlântico Norte. As enguias são **catádromas** (Gr. *kata*, abaixo + *dromos*, correr), o que significa que elas passam a maior parte de suas vidas em água doce, mas migram para o mar para desovar. A cada outono, um grande número de enguias era visto nadando rio abaixo, em direção ao mar, mas nenhum adulto jamais retornava. A cada primavera, inúmeras enguias jovens (Figura 24.33), cada uma do comprimento de um palito de fósforo, apareciam em rios costeiros e começavam a nadar rio acima. Além da suposição de que as enguias deveriam desovar em algum lugar no mar, a localização dos seus sítios de reprodução era completamente desconhecida.

A primeira pista foi fornecida por dois cientistas italianos, Grassi e Calandruccio, que, em 1896, registraram que o que se pensava serem larvas de enguias na verdade eram estágios juvenis avançados. As larvas verdadeiras de enguias, como descobriram, eram criaturas pequenas, em forma de folha e completamente transparentes, que tinham pouca semelhança com uma enguia adulta. Elas foram chamadas de **leptocéfalos** (Gr. *lepto*, delgada + *cephal*, cabeça) por antigos naturalistas, que nunca suspeitaram de sua verdadeira identidade. Em 1905, Johann Schmidt iniciou um estudo sistemático sobre a biologia das enguias, examinando milhares de leptocéfalos nas redes de plâncton fornecidas por capitães de embarcações marítimas pescando no Oceano Atlântico. Ao observar onde larvas de diferentes estágios de desenvolvimento eram capturadas, Schmidt e seus colegas, por fim, reconstruíram as migrações reprodutivas.

Quando as enguias adultas partem dos rios costeiros da Europa e da América do Norte, elas nadam sem cessar e, aparentemente, a grande profundidade por 1 a 2 meses, até alcançarem o Mar dos Sargassos, uma vasta área de água oceânica morna, a sudeste das Bermudas (Figura 24.33). Aqui, a profundidades de 300 m ou mais, as enguias desovam e morrem. As larvas diminutas iniciam, então, uma incrível jornada de volta aos rios da Europa e da América do Norte. Como o Mar dos Sargassos é muito mais próximo da costa americana, as larvas da enguia americana completam sua jornada em cerca de apenas 1 ano, comparado aos 3 anos levados pelas larvas da enguia europeia. Os machos, tipicamente, permanecem em água salobra de rios costeiros, enquanto as fêmeas migram rio acima, até várias centenas de quilômetros. Depois de 6 a 15 anos de crescimento, as fêmeas, agora com 1 m de comprimento, retornam para o oceano para se unirem aos machos, menores, na jornada de retorno aos sítios de reprodução no Mar dos Sargassos.



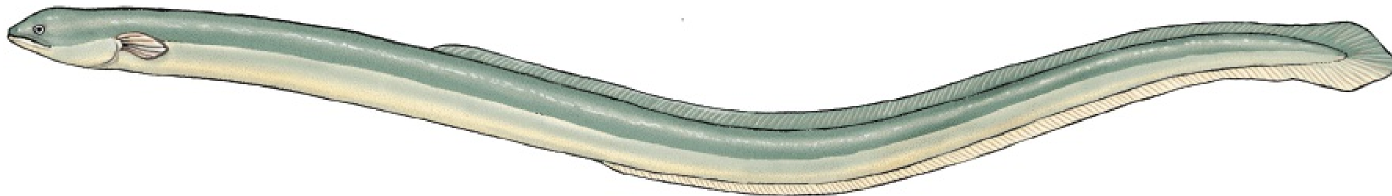


Figura 24.33 História de vida das enguias americanas, *Anguilla rostrata*, e enguias europeias, *Anguilla anguilla*. Os padrões de migração das enguias americanas são mostrados em azul, enquanto os das enguias europeias são mostrados em vermelho. Os números circulados referem-se aos estágios de desenvolvimento. Note que as enguias americanas completam sua metamorfose larval e jornada no mar em 1 ano, enquanto 3 anos são necessários para as enguias europeias completarem sua jornada, muito mais longa.

Análise de eletroforese de enzimas de larvas de enguias confirma não só a existência de espécies europeia e americana, separadas, mas também a crença de Schmidt de que as enguias europeia e americana desovam em áreas parcialmente sobrepostas no Mar dos Sargassos.

Retorno do salmão para casa

A história de vida do salmão é quase tão notável quanto a das enguias de água doce e certamente recebe uma atenção popular muito maior. A maioria dos salmões é de **anádromos** (Gr. *anadromos*, que corre para cima); eles passam a vida adulta no mar, mas retornam para a água doce para desovar. O salmão do Atlântico, *Salmo salar* (L. *salmo*, salmão + *salar*, sal), pode realizar corridas rio acima. As sete espécies de salmão do Pacífico [Gr. *onkos,* gancho + *rhynchus*, focinho] realizam, cada uma, uma única migração reprodutiva (Figura 24.34), depois da qual morrem.

O instinto de “voltar para casa” virtualmente infalível das espécies do Pacífico é lendário. Após migrar rio abaixo como um alevino (um estágio juvenil; Figura 24.35), o salmão “*sockeye*” percorre muitas centenas de quilômetros no Pacífico, por quase 4 anos, engorda de 2 a 5 kg e retorna quase infalivelmente para as cabeceiras do seu rio de origem, para desovar. Alguns desvios acontecem e são um importante meio de aumentar o fluxo gênico e de povoar novos rios.

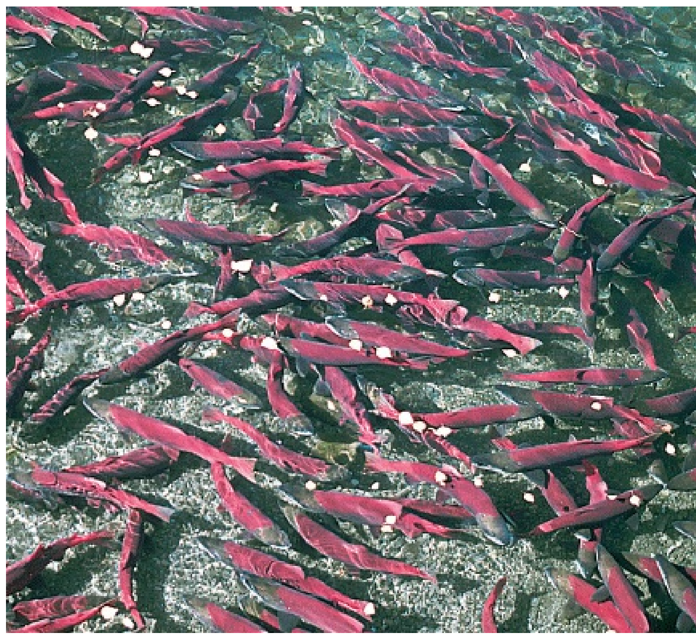


Figura 24.34 Salmão do Pacífico, *Oncorhynchus nerka*, em migração.

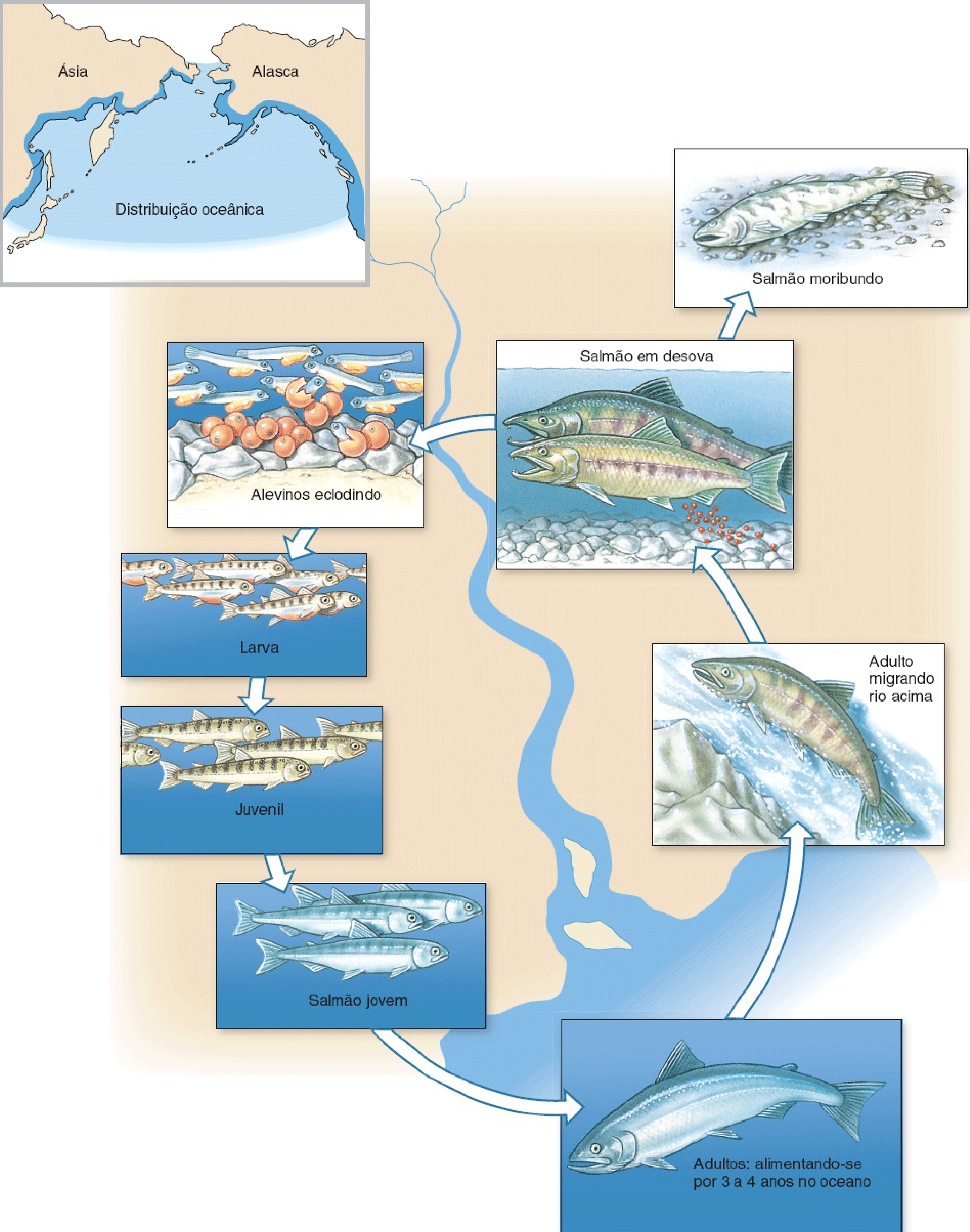


Figura 24.35 História de vida do salmão do Pacífico, *Oncorhynchus*.

Migrações de salmões no noroeste do Pacífico foram devastadas por uma combinação letal do aumento da quantidade de silte por desmatamento, poluição e, especialmente, a presença de mais de 50 represas hidrelétricas, que impedem a migração dos salmões adultos rio acima e matam os migrantes em descida ao passarem pelas turbinas geradoras de energia. Além disso, a cadeia de reservatórios atrás das represas, que converteu os rios Columbia e Snake em uma série de lagos, aumenta a mortalidade dos salmões jovens que migram rio abaixo ao retardarem sua passagem para o mar. O resultado é que a migração anual de salmão selvagem é, atualmente, apenas cerca de 3% dos 10 a 16 milhões de peixes que subiam os rios 150 anos atrás.

Os experimentos realizados por A. D. Hasler e outros mostram que os salmões que retornam ao lar são guiados rio acima por um odor característico do rio de seus pais. Quando o salmão finalmente chega aos locais de desova de seus pais (onde eles próprios eclodiram), eles desovam e morrem. Na primavera seguinte, larvas recém-eclodidas transformam-se em jovens antes e no curso da migração rio abaixo. Nessa fase, eles memorizam (Capítulo 36) o odor característico do rio, o qual é aparentemente um mosaico de compostos liberados pela vegetação e solo característicos da bacia de drenagem do rio de origem. Eles também parecem memorizar odores de outros rios pelos quais passam, enquanto migram rio abaixo e os usam em sequência inversa, como um mapa, quando retornam como adultos.

Como um salmão encontra sua rota para a foz do rio, a partir do oceano aberto? Os salmões deslocam-se por centenas de quilômetros de distância da costa, muito mais longe para poder detectar o odor do seu rio de origem. Os experimentos sugerem que alguns peixes migradores, assim como aves, podem navegar orientando-se pela posição do Sol. Contudo, salmões em migração podem navegar em dias nublados e à noite, indicando que a navegação solar, se usada, não pode ser a única forma de navegação dos salmões. Os peixes também (novamente, como as aves) parecem ser capazes de detectar e navegar pelo campo magnético da Terra. Finalmente, biólogos pesqueiros sustentam que salmões talvez não necessitem de habilidades precisas para navegação, mas utilizem correntes oceânicas, gradientes de temperatura e disponibilidade de alimento para chegar à área costeira mais ampla, onde “seu” rio está localizado. A partir desse ponto, eles navegam através do mapa de odor que memorizaram, fazendo as curvas corretas a cada confluência de rios, até atingirem seu rio natal.

Reprodução e crescimento

Em um grupo tão diversificado como o dos peixes, não é surpresa encontrar variações extraordinárias do tema básico da reprodução sexuada. A maioria dos peixes segue um tema simples: eles são **dioicos**, com fertilização externa e desenvolvimento externo de seus ovos e embriões (oviparidade). Contudo, como é do conhecimento de entusiastas de peixes tropicais, os sempre populares guarus ovovivíparos dos aquários domésticos, e muitos outros teleósteos, desenvolvem-se na cavidade ovariana materna, e depois nascem (Figura 24.36). Como descrito anteriormente neste capítulo, alguns tubarões vivíparos desenvolvem um tipo de ligação placentária, através da qual jovens são nutridos durante a gestação.

A oviparidade é a forma mais comum de reprodução entre os peixes. Muitos peixes marinhos são produtores extraordinariamente prolíficos de gametas. Os machos e as fêmeas aglomeram-se em grandes cardumes e liberam grandes quantidades de gametas na água, para deslocarem-se com as correntes. Uma fêmea grande de bacalhau pode liberar de 4 a 6 milhões de ovos em uma única desova. Menos de um em um milhão de ovos sobreviverá aos inúmeros perigos do oceano e atingirá a maturidade reprodutiva.

Distintamente dos diminutos ovos flutuantes e transparentes dos teleósteos marinhos pelágicos, aqueles de muitas espécies costeiras de fundo (bentônicas) são maiores, tipicamente com bastante vitelo, não flutuantes e adesivos. Alguns enterram seus ovos, muitos os fixam na vegetação, alguns os depositam em ninhos e outros, ainda, os incubam na boca (Figura 24.37). Muitos peixes de desova bentônica guardam seus ovos. Os intrusos, esperando uma refeição fácil de ovos, podem deparar-se com uma exibição vívida e frequentemente beligerante do guardador, que quase sempre é um macho.

Os peixes de água doce geralmente produzem ovos não flutuantes. Alguns, como a perca-amarela, não fornecem cuidado parental e simplesmente espalham miríades de ovos entre as plantas ou no sedimento. Os peixes de água doce que protegem os ovos, como alguns bagres da família Ictaluridae (*Ameiurus*) e peixes da família Percidae, produzem menos ovos e de tamanhos maiores, com chance melhor de sobrevivência.



Figura 24.36 Peixe teleósteo, *Hypsurus caryi*, dando à luz. Todas as espécies da Costa Oeste da América do Norte (família Embiotocidae) são ovovivíparas.



Figura 24.37 Macho do peixe teleósteo, *Opistognathus macrognathus*, incubando seus ovos na boca. O macho pega os ovos da fêmea e os incuba até a eclosão. Durante curtos períodos, quando o peixe está se alimentando, os ovos são deixados em um buraco.

As preliminares elaboradas de acasalamento são regra entre os peixes de água doce. Uma fêmea de salmão do Pacífico, por exemplo, executa uma "dança" de acasalamento ritualizada com seu parceiro reprodutivo, após chegar ao sítio de desova em um riacho de águas rápidas e com fundo de cascalho (Figura 24.35). Ela então se vira sobre o flanco e cava um ninho com a cauda. À medida que os óvulos são depositados pela fêmea, eles são fertilizados pelo macho. Após a fêmea cobrir os ovos com cascalho, os peixes, exaustos, morrem.

Alguns peixes utilizam estratégias reprodutivas pouco usuais. Os **hermafroditas sequenciais** são espécies que, inicialmente, amadurecem sexualmente como um dos sexos e depois mudam para o outro sexo. Em algumas espécies, como muitos budiões e peixes-papagaio, os indivíduos começam como fêmeas, mas depois se tornam machos. Os peixes-palhaço fazem o oposto, iniciando como machos, mas depois se tornam fêmeas. Muitos peixes pequenos da família Serranidae são **hermafroditas sincrônicos**, que apresentam ambos os testículos e ovários funcionais ao mesmo tempo (mas apenas fertilização cruzada). Algumas poucas espécies de peixes consistem apenas em fêmeas. Muitas destas, como a molinésia, *Poecillia formosa*, apresenta uma forma de partenogênese ameiótica, chamada **ginogênese**, na qual o espermatozoide de uma espécie distinta inicia o desenvolvimento do ovo, mas não contribui com material genético (Capítulo 7).

Pouco após um ovo de uma espécie ovípara ser depositado e fertilizado, ele absorve água e a camada externa endurece. Em seguida ocorre a clivagem e forma-se uma blastoderme, ao redor de uma massa relativamente grande de vitelo. Logo, a massa de vitelo é envolvida pela blastoderme em desenvolvimento, que começa então a assumir um formato de peixe. A maioria dos peixes eclode como uma larva, carregando uma bolsa semitransparente de vitelo, que fornece suprimento alimentar até a boca e o trato digestivo estarem desenvolvidos e a larva poder alimentar-se por conta própria (ver Figura 8.24). Após um período de crescimento, a larva passa por uma metamorfose, que é particularmente dramática em muitas espécies marinhas, incluindo as enguias (Figura 24.33). A forma do corpo é remodelada, as nadadeiras e os padrões de colorido mudam e o animal torna-se um juvenil com o formato corporal inconfundível de sua espécie.

Classificação dos peixes atuais

A classificação lineana dos principais táxons de peixes aqui apresentada segue a de Nelson (2006). As prováveis relações desses agrupamentos tradicionais, juntamente com os principais grupos de peixes extintos, são mostradas no cladograma da Figura 24.2. Outros esquemas de classificação foram propostos. Por causa da dificuldade em determinar as relações entre as numerosas espécies atuais e fósseis, a classificação dos peixes sofreu e continua sofrendo revisão contínua.

Filo Chordata

Subfilo Vertebrata (Craniata)

Classe Myxini (Gr. *myxa*, muco): **feiticeiras**. Sem mandíbulas ou nadadeiras duplicadas; boca com quatro pares de tentáculos; funil oral ausente; 1 a 16 pares de aberturas branquiais externas; vértebras ausentes; glândulas de muco presentes. Exemplos: *Myxine*, *Epaptretus*; cerca de 70 espécies, marinhas.

Classe Petromyzontida (Gr. *petros*, pedra + *myzon*, sugar): **lampreias**. Sem mandíbulas ou nadadeiras duplicadas; boca rodeada por dentes queratinizados, mas sem barbilhões; funil oral presente; sete pares de aberturas branquiais externas; vértebras presentes apenas como arcos neurais. Exemplos: *Petromyzon*, *Ichthyomyzon*, *Lampetra*; 38 espécies, de água doce e anádromas.

Superclasse Gnathostomata (Gr. *gnathos*, mandíbula + *stoma*, boca). Mandíbulas presentes; apêndices duplicados presentes (perdidos secundariamente em algumas formas); três pares de canais semicirculares; notocorda parcial ou completamente substituída por centros.

Classe Chondrichthyes (Gr. *chondros*, cartilagem + *ichthys*, peixe): **peixes cartilaginosos**. Esqueleto cartilaginoso; dentes não fundidos às mandíbulas e geralmente substituídos; sem bexiga natatória; intestino com válvula espiral; clásper presente nos machos.

Subclasse Elasmobranchii (Gr. *elasmos*, achatado + *branchia,* brânquias): **tubarões, *skates* e raias**. Escamas placoides ou derivados (escudos e espinhos) geralmente presentes; cinco a sete arcos branquiais e fendas branquiais em câmaras separadas ao longo da faringe; maxila não fundida ao crânio. Exemplos: *Squalus*, *Raja*, *Sphyrna*; aproximadamente 937 espécies, a maioria marinha.

Subclasse Holocephali (Gr. *holos*, inteiro + *kephalē*, cabeça): **quimeras**. Escamas ausentes; quatro fendas branquiais cobertas por um opérculo; mandíbulas com placas de dentes; órgão acessório para segurar (tentáculo) nos machos; maxila fundida ao crânio. Exemplos: *Chimaera*, *Hydrolagus*; 33 espécies, marinhas.

Classe Actinopterygii (Gr. *aktis*, raio + *pteryx*, nadadeira, asa): **peixes de nadadeiras raiadas**. Esqueleto ossificado; brânquias cobertas por opérculo ósseo; nadadeiras duplicadas sustentadas primariamente por raios dérmicos. Musculatura dos membros dentro do corpo; bexiga natatória, quando presente, principalmente para equilíbrio de empuxo; átrio e ventrículo não divididos; dentes cobertos por enameloide.

Subclasse Cladistia (Gr. *cladi*, ramo): **bichires**. Escamas ganoides romboides; pulmões; espiráculo presente; nadadeira dorsal consistindo em 5 a 18 pínulas. Exemplos: *Polypterus*; aproximadamente 16 espécies, de água doce.

Subclasse Chondrostei (Gr. *chondros*, cartilagem + *osteon*, osso): **Peixes-espátula**, **esturjões**. Esqueleto essencialmente cartilaginoso; nadadeira caudal heterocerca; escudos grandes ou escamas ganoides diminutas presentes; espiráculo geralmente presente; raios das nadadeiras em maior número do que seus elementos de suporte. Exemplos: *Polyodon*, *Acipenser*; 29 espécies, de água doce e anádromas.

Subclasse Neopterygii (Gr. *neo*, novo + *pteryx*, nadadeira, asa): **"gars"**, **âmia**, **teleósteos**. Esqueleto primariamente ósseo; nadadeira caudal geralmente homocerca; escamas cicloides, ctenoides, ausentes ou raramente ganoides. Raios das nadadeiras em número igual aos seus elementos de suporte. Exemplos: *Amia*, *Lepisosteus*, *Anguilla*, *Oncorhynchus*, *Perca*; aproximadamente 27.000 espécies; praticamente todos os *habitats* aquáticos.

Classe Sarcopterygii (Gr. *sarkos*, carne + *pteryx*, nadadeira, asa): **peixes de nadadeiras lobadas**. Esqueleto ossificado; brânquias cobertas por opérculo ósseo; nadadeiras duplicadas com esqueleto interno robusto e musculatura dentro dos membros; nadadeira caudal dificerca; intestino com válvula espiral; geralmente com pulmões; átrio e ventrículo pelo menos parcialmente divididos; dentes cobertos por esmalte. Exemplos: *Latimeria* (celacantos); *Neoceratodus*, *Lepidosiren*, *Protopterus* (peixes pulmonados); 8 espécies, marinhos e de água doce. Não monofilético, a não ser que os tetrápodes sejam incluídos.

A diferença na aparência entre larvas e adultos e entre machos e fêmeas às vezes torna difícil a determinação de limites taxonômicos. Até recentemente, três peixes

de mar profundo, muito diferentes morfologicamente entre si, eram incluídos em três famílias taxonômicas diferentes (Mirapinnidae, Megalomycteridae e Cetomimidae). As comparações de exemplares em transformação coletados recentemente e dados genéticos permitiram aos cientistas determinar que esses três grupos na realidade representam larvas, machos e fêmeas, respectivamente, de uma única espécie! Essa incrível variação ontogenética e sexual, que está correlacionada com diferentes mecanismos alimentares, é a mais extrema entre os vertebrados.

O crescimento é dependente da temperatura. Assim, os peixes que vivem em regiões temperadas crescem rapidamente no verão, quando as temperaturas são altas e o alimento abundante, mas praticamente param de crescer no inverno. Os anéis anuais nas escamas, otólitos e outras partes ósseas refletem esse crescimento sazonal (Figura 24.38), um registro distintivo conveniente para biólogos pesqueiros que desejam determinar a idade de um peixe. Ao contrário das aves e mamíferos que param de crescer após atingirem a maturidade, a maioria dos peixes reprodutivamente maduros continua a crescer, embora mais lentamente, durante toda a vida.

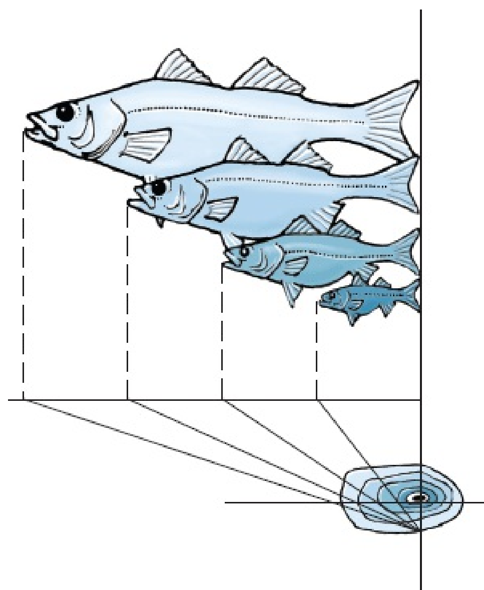


Figura 24.38 Crescimento das escamas. As escamas de peixes sofrem mudanças sazonais nas taxas de crescimento. O crescimento é interrompido durante o inverno, produzindo marcas anuais (ânulos). Cada incremento anual no crescimento da escama é a razão do crescimento anual do comprimento do corpo. Os otólitos (concreções calcárias do ouvido) e certos ossos também podem ser utilizados para determinar a idade e a taxa de crescimento em algumas espécies.

Resumo

Os peixes são vertebrados aquáticos de respiração branquial que têm nadadeiras como membros. Eles incluem os vertebrados mais antigos, que se originaram de um ancestral no período Cambriano ou, possivelmente, antes. Cinco classes de peixes atuais são reconhecidas. As feiticeiras (classe Myxini) e lampreias (classe Petromyzontida), sem mandíbulas, têm corpo anguiliforme, sem nadadeiras duplicadas, um esqueleto cartilaginoso, uma notocorda, que persiste durante toda a vida, e uma boca circular adaptada para sugar ou morder. Todos os outros vertebrados têm mandíbulas, um desenvolvimento de importância considerável na evolução dos vertebrados. Os representantes da classe Chondrichthyes (tubarões, raias e quimeras) têm um esqueleto cartilaginoso, nadadeiras pares, órgãos sensoriais bem desenvolvidos, um hábito ativo e caracteristicamente predador. Os peixes ósseos são divididos em duas classes. Os peixes de nadadeiras lobadas da classe Sarcopterygii, representados atualmente por peixes pulmonados e celacantos, formam um grupo parafilético se os tetrápodes forem excluídos, como é feito em classificações tradicionais. Os vertebrados terrestres surgiram de uma linhagem desse grupo. O segundo é composto pelos peixes de nadadeiras raiadas (classe Actinopterygii), um agrupamento moderno, imenso e diversificado, que contém quase todos os familiares peixes de água doce e marinhos. O sucesso desse grupo pode estar relacionado com as adaptações dos sistemas esquelético e muscular e de flutuação, que aumentaram a eficiência locomotora e de alimentação.

Os peixes ósseos modernos (teleósteos) diversificaram-se em aproximadamente 27.000 espécies que revelam uma enorme diversidade de adaptações, formato de corpo, comportamento e preferência de *habitat*. A maioria dos peixes nada

através de contrações ondulatórias dos músculos do corpo, que geram impulso (força propulsiva) e força lateral. Os peixes anguiliformes oscilam o corpo todo, mas, em nadadores mais rápidos, as ondulações limitam-se à região caudal ou só à nadadeira caudal.

A maioria dos peixes pelágicos consegue atingir a flutuabilidade neutra em água utilizando uma bexiga natatória preenchida por gás, o dispositivo secretor de gás mais eficiente conhecido no reino animal. A sensibilidade a sons é incrementada pelos ossículos de Weber, que transmitem sons da bexiga natatória para a orelha interna. As brânquias dos peixes, que apresentam um fluxo de contracorrente eficiente entre a água e o sangue, facilitam as altas taxas de troca de oxigênio. Todos os peixes têm regulação osmótica e iônica bem desenvolvidas, conseguida principalmente pelos rins e brânquias. Com exceção dos agnatos, todos os peixes têm mandíbulas e dentes que são modificados de forma variada para hábitos alimentares carnívoros, herbívoros, planctívoros e outros.

Muitos peixes são migradores, e alguns, como as enguias de água doce catádromas e os salmões anádromos, realizam migrações notáveis e de grande distância e precisão.

Os peixes exibem uma amplitude de estratégias sexuais reprodutivas extraordinária. A maioria dos peixes é ovípara, mas peixes ovovivíparos e vivíparos não são incomuns. O investimento reprodutivo pode ser em grandes números de ovos com baixa sobrevivência (muitos peixes marinhos) ou em menos ovos com cuidado parental maior para melhor sobrevivência (muitos peixes de água doce).

Questões de revisão

1. Forneça uma breve descrição dos peixes, citando características que os diferenciem de todos os outros animais.
2. Quais as características que diferenciam feiticeiras e lampreias de todos os outros peixes? Como elas se diferenciam morfologicamente umas das outras?
3. Descreva o comportamento alimentar de feiticeiras e lampreias. Como elas se diferenciam nesse aspecto?
4. Descreva o ciclo de vida das lampreias marinhas, *Petromyzon marinus*, e a história de sua invasão nos Grandes Lagos.
5. De que maneira os tubarões estão bem equipados para um hábito de vida predador?
6. Qual a função do sistema da linha lateral? Onde os receptores estão localizados?
7. Explique como os peixes ósseos diferem de tubarões e raias nos seguintes sistemas ou características: esqueleto, escamas, flutuação, respiração e reprodução.
8. Associe os peixes de nadadeiras raiadas da coluna da direita ao grupo ao qual cada um pertence na coluna da esquerda:

____ condrósteos	a. perca
____ neopterígio não teleósteo	b. esturjão
____ teleósteo	c. “gar”
	d. salmão
	e. peixe-espátula
	f. *Amia*

9. Faça um cladograma que inclua os seguintes grupos de peixes: condrósteos, elasmobrânquios, feiticeiras, Holocephali, lampreias, peixes pulmonados, teleósteos. Inclua as seguintes sinapomorfias no diagrama: clásperes, crânio, osso endocondral, nadadeiras com ossos fortes, mandíbulas, vértebras.
10. Liste quatro características dos teleósteos que contribuíram para sua incrível diversidade e abundância.
11. Somente oito espécies de peixes de nadadeiras lobadas existem atualmente, remanescentes de um grupo que floresceu no período Devoniano da Era Paleozoica. Quais as características morfológicas que distinguem os peixes de nadadeiras lobadas? Qual é o significado literal de Sarcopterygii, classe à qual os peixes de nadadeiras lobadas pertencem?
12. Explique como os peixes pulmonados são adaptados para sobreviver fora d’água.
13. Descreva as descobertas dos celacantos atuais. Qual o significado evolutivo do grupo ao qual eles pertencem?
14. Compare os movimentos de natação das enguias com os da truta e explique por que o último é mais eficiente para locomoção rápida.
15. Tubarões e peixes ósseos abordam ou atingem a flutuabilidade neutra de modos distintos. Descreva os métodos que

evoluíram em cada grupo. Por que um peixe teleósteo precisa ajustar o volume de gás em sua bexiga natatória quando nada para cima ou para baixo? Como o volume de gás é ajustado?

16. O que significa "fluxo contracorrente" e como isso se aplica às brânquias dos peixes?
17. Como os ossículos de Weber aumentam a sensibilidade dos peixes aos sons?
18. Compare o problema osmótico e o mecanismo de regulação osmótica em peixes de água doce e marinhos.
19. Dois principais grupos de peixes, com respeito ao comportamento alimentar, são os carnívoros e os filtradores. Como esses dois grupos estão adaptados para seu comportamento alimentar?
20. Descreva o ciclo de vida de enguias de água doce. Como o ciclo de vida da enguia americana difere daquele das enguias europeias?
21. Como os salmões adultos do Pacífico encontram o caminho de retorno para o seu rio de origem para desovar?
22. Qual modo de reprodução em peixes é descrito por cada um dos seguintes termos: ovíparos, ovovivíparos, vivíparos?
23. A reprodução de peixes marinhos pelágicos e de peixes bentônicos de água doce é nitidamente distinta. Como e por que elas diferem?

Para aprofundar seu raciocínio. No que se refere à osmorregulação, quais mudanças comportamentais e fisiológicas ocorreriam conforme um peixe migra de um riacho de água doce para o oceano?

Referências selecionadas

Barton, M. 2007. Bond's biology of fishes, ed. 3. Belmont, California, Thomson Brooks/Cole. *Uma revisão avançada dos textos de Bond, com ênfase na anatomia, na fisiologia e na ecologia.*

Carey, F. G. 1973. Fishes with warm bodies. Sci. Am. **228:**36-44 (Feb.). *Texto clássico sobre como os peixes com endotermia regional se mantêm aquecidos.*

Helfman, G. J., B. B. Collette, D. E. Facey. and B. W. Brown. 2009. The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology, ed. 2. Malden, Massachusetts, Wiley Blackwell. *Esse livro replete de informações tem como foco a adaptação e a diversidade e traz conteúdo significativo sobre evolução e ecologia.*

Johnson, G. D., J. R. Paxton, T. T. Sutton, T. P. Satoh, T. Sado, M. Nishida, and M. Miya. 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families. Biology Letters **5:**235-239. *Peixes morfologicamente diferentes, que, anteriormente, eram incluídos em três famílias, hoje são conhecidos como representações de três estágios diferentes da mesma espécie.*

Long, J. A. 1995. The rise of fishes: 500 million years of evolution. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *Uma história evolutiva dos peixes ricamente ilustrada.*

Martini, F. H. 1998. Secrets of the slime hag. Sci. Am. **279:**70-75 (Oct.). *Biologia de nosso parente craniano existente mais distante.*

Moyle, P. B., and J. J. Cech, Jr. 2004. Fishes: an introduction to ichthyology, ed. 5. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Livro escrito em um estilo alegre, enfatizando a ecologia, em vez da morfologia.*

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world, ed. 4. New York, John Wiley & Sons, Inc. *Classificação oficial de todos os principais grupos de peixes.*

Paxton, J. R., and W. N. Eschmeyer. 1998. Encyclopedia of fishes, ed. 2. San Diego, Academic Press. *Excelente referência oficial, com foco na diversidade, ilustrada de maneira brilhante.*

Robison, B. H., and K. R. Resenbichler. 2008. *Macropinna microstoma* and the paradox of its tubular eyes. Copeia **2008:**780-784. *Peixe que se alimenta de cnidários com olhos tubulares localizados abaixo de uma cúpula transparente que cobre sua cabeça.*

Springer, V. G., and J. P. Gold. 1989. Sharks in question. Washington, Smithsonian Institution Press. *A morfologia, a biologia e a diversidade dos tubarões ricamente ilustradas.*

Weinberg, S. 2000. A fish caught in time: the search for the coelacanth. London, Fourth Estate. *A história emocionante da descoberta dos celacantos.*

*N.R.T.: Os *skates* representam mais de 200 espécies na família Rajidae.

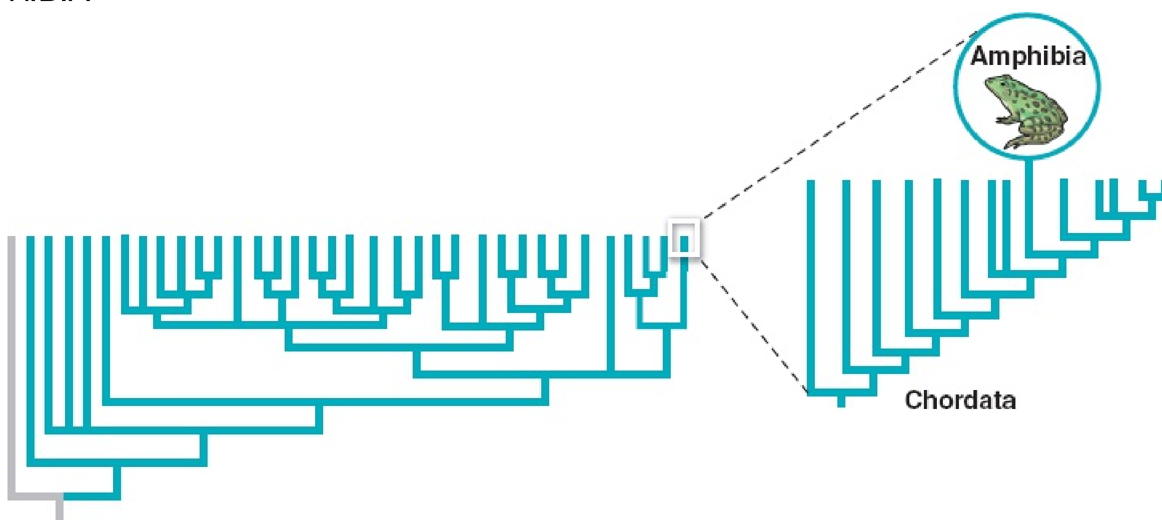
CAPÍTULO 25

Primeiros Tetrápodes e Anfíbios Modernos



Uma rã, *Rana palustris*, durante a metamorfose.

- FILO CHORDATA
- CLASSE AMPHIBIA



Da Terra para a água na ontogenia e na filogenia

Um coro de rãs ao lado de uma lagoa, na primavera, anuncia o início de um novo ciclo de vida. Durante a reprodução, as rãs produzem massas de ovos dos quais mais tarde eclodem girinos muito semelhantes a peixes, desprovidos de membros e com respiração branquial, que se alimentam e crescem. Então uma transformação fantástica acontece. As pernas posteriores aparecem e gradualmente crescem. A cauda encurta e, finalmente, desaparece. Os dentes larvais e as brânquias são perdidos.

As pálpebras se desenvolvem. Os membros anteriores emergem. Em umas poucas semanas, o girino aquático completou sua metamorfose em uma rã adulta.

A transição evolutiva da água para a terra não ocorreu em semanas, mas ao longo de milhões de anos. Uma extensa série de alterações cumulativamente adaptou o plano corporal dos vertebrados para a vida na terra. A origem dos vertebrados terrestres é uma conquista notável – uma conquista que não ocorreria novamente porque os competidores bem estabelecidos excluiriam as formas transicionais pouco adaptadas.

Os anfíbios incluem os únicos vertebrados vivos que têm uma transição da água para a terra tanto em sua ontogenia quanto em sua filogenia. Mesmo depois de 350 milhões de anos de evolução, os anfíbios não chegaram a atingir uma existência plenamente terrestre e permanecem transitando entre ambientes aquáticos e terrestres. Essa vida dupla está expressa em seu nome. Mesmo os anfíbios mais bem adaptados à vida terrestre não podem afastar-se muito de condições mínimas de umidade. Muitos, entretanto, desenvolveram formas de manter seus ovos na água, onde suas larvas estariam expostas a inimigos.

A vida na terra é um tema importante relacionado com os demais grupos de vertebrados, que compõem um clado denominado superclasse Tetrapoda. Os anfíbios e os amniotas (incluindo os répteis não voadores, aves e mamíferos) são os dois ramos principais da filogenia dos **tetrápodes**, que têm origem no período Devoniano. Muitas linhagens de tetrápodes perderam um ou ambos os apêndices duplicados que conferem o nome ao grupo. Os anfíbios são tetrápodes ectotérmicos (Capítulo 30), primitivamente quadrúpedes, com pele glandular. Muitos dependem da água doce corrente ou de lagoas para sua reprodução. Neste capítulo, revisaremos as origens dos vertebrados terrestres e discutiremos o ramo dos anfíbios em detalhe. Os grandes grupos de amniotas serão discutidos nos Capítulos 26 a 28.

A transição da água para a terra é talvez o evento mais dramático da evolução animal porque envolve a invasão de um *habitat* fisicamente inóspito. A vida teve origem na água. Os animais são predominantemente compostos de água e todas as atividades celulares ocorrem nesse meio. No entanto, os organismos invadiram a terra, levando consigo sua composição aquosa. As plantas vasculares, gastrópodes pulmonados e artrópodes traqueados completaram essa transição muito antes dos vertebrados, e assim constituíram o suprimento alimentar que, finalmente, seria utilizado pelos vertebrados terrestres. Embora a invasão da terra tenha exigido modificações em quase todos os sistemas de órgãos, os vertebrados aquáticos e terrestres conservam muitas similaridades estruturais e funcionais. Observamos a transição entre vertebrados aquáticos e terrestres mais claramente hoje em muitos anfíbios atuais, que fazem essa transição durante as suas próprias histórias de vida.

As diferenças físicas importantes com as quais os animais devem conviver na transição da água para a terra incluem (1) disponibilidade de oxigênio, (2) densidade, (3) termorregulação e (4) diversidade de *habitat*. O oxigênio é pelo menos 20 vezes mais abundante no ar, e difunde-se muito mais rapidamente nesse ambiente do que na água. Assim, ele estará prontamente acessível a animais com pulmões e/ou superfície de pele adequada para troca gasosa respiratória. Em comparação com a água, o ar tem densidade de flutuação 1.000 vezes menor e 50 vezes menos viscosidade. Sendo assim, o ar oferece relativamente pouca sustentação contra a gravidade, exigindo que os animais terrestres desenvolvessem membros fortes e remodelassem seu esqueleto em busca de um suporte estrutural adequado. A temperatura do ar varia mais rapidamente do que a da água, e os ambientes terrestres passam por ciclos discrepantes e imprevisíveis de congelamento, degelo, secas e inundações. Os animais terrestres dependem de estratégias comportamentais e fisiológicas para se protegerem dos extremos de temperatura.

ORIGEM DEVONIANA DOS TETRÁPODES

No período Devoniano, que teve início cerca de 416 milhões de anos atrás, os peixes ósseos já haviam se diversificado e incluíam muitas formas características de água doce. Uma combinação importante de características que evoluíram originalmente em *habitats* aquáticos passou a fornecer àqueles que as possuíam alguma habilidade em explorar *habitats* terrestres (Figura 25.1). Entre essas características estão duas estruturas conectadas à faringe, representando uma vesícula de ar que funcionava como uma bexiga natatória, e narinas internas duplicadas (origem evolutiva mostrada na Figura 25.2) que atuavam na quimiorrecepção. Em terra, essa combinação de estruturas captaria ar rico em oxigênio, através das narinas, para dentro da cavidade preenchida de ar, cuja superfície permitiria alguma troca de gases respiratórios com os fluidos corporais. Os elementos ósseos das nadadeiras pareadas, modificados para sustentação e movimento sobre as superfícies subaquáticas

(origem evolutiva mostrada na Figura 25.2), ganharam força suficiente para sustentação e movimentação do corpo na terra.

Portanto, as narinas internas, cavidades com ar e os membros duplicados de um ancestral tetrápode estavam disponíveis para modificação via evolução posterior, para ajustá-los para a respiração e sustentação terrestre. A cavidade com ar ilustra o princípio evolutivo importante da exaptação (Capítulo 6), em que uma estrutura que evoluiu por meio de seleção natural para determinada função inicial, mais tarde, passa a ser empregada em uma nova função. É importante notar que as cavidades com ar denominadas “pulmões” e “bexigas natatórias” são estruturas homólogas, e os nomes empregados distinguem seu papel de respiração aérea (nos peixes pulmonados), ou de flutuabilidade (nos peixes de nadadeiras raiadas). Os zoólogos continuam a debater a questão de se o pulmão ou a bexiga natatória era a função original da cavidade de ar.

Os *habitats* de água doce são inerentemente instáveis, suscetíveis à evaporação ou ao esgotamento do oxigênio dissolvido necessário para a manutenção da vida dos vertebrados. Portanto, não surpreende o fato de que muitos grupos de peixes dotados de uma combinação de estruturas que pudesse ser alternativamente empregada na respiração e na locomoção terrestres evoluíram algum grau de terrestrialidade. Os peixes pulmonados e actinopterígios da família Gobiidae são exemplos ilustrativos de evolução da terrestrialidade entre os peixes; entretanto, apenas uma dessas transições, ocorrida no período Devoniano inferior, levou à linhagem ancestral de todos os vertebrados tetrápodes. Essa linhagem desenvolveu totalmente as adaptações características dos tetrápodes para respiração aérea, incluindo um aumento da vascularização da cavidade de ar com uma rica rede de capilares para formar um pulmão eficiente, e uma **circulação dupla** para direcionar o sangue desoxigenado no sentido dos pulmões, e o sangue oxigenado dos pulmões para os outros tecidos corporais (ver Capítulo 31).

Os tetrápodes desenvolveram seus membros em um *habitat* aquático ancestral durante o período Devoniano, antes de ocuparem a terra de fato. Embora as nadadeiras dos peixes possam parecer muito diferentes dos membros articulados dos tetrápodes, um exame dos elementos ósseos das nadadeiras dos peixes de nadadeiras lobadas mostra que elas se assemelham amplamente às estruturas homólogas dos membros dos anfíbios. Em *Eusthenopteron*, um peixe sarcopterígio do Devoniano, pode-se reconhecer um elemento ósseo proximal (úmero) e dois elementos distais (rádio e ulna) do membro anterior, bem como outros elementos homólogos aos ossos do pulso dos tetrápodes (Figura 25.3). *Eusthenopteron* podia rastejar através do fundo lodoso dos charcos com auxílio de suas nadadeiras, mas não era capaz de caminhar em postura ereta porque os movimentos para frente e para trás das nadadeiras eram limitados a cerca de 20 a 25°. O gênero fóssil *Tiktaalik* é morfologicamente intermediário entre peixes sarcopterígios e tetrápodes. *Tiktaalik* provavelmente habitava correntezas ou pântanos rasos, pobres em oxigênio, utilizando seus apêndices para sustentar o corpo e manter o focinho acima da superfície da água para respirar. Esses animais podem também ter cruzado pequenas distâncias em terra.

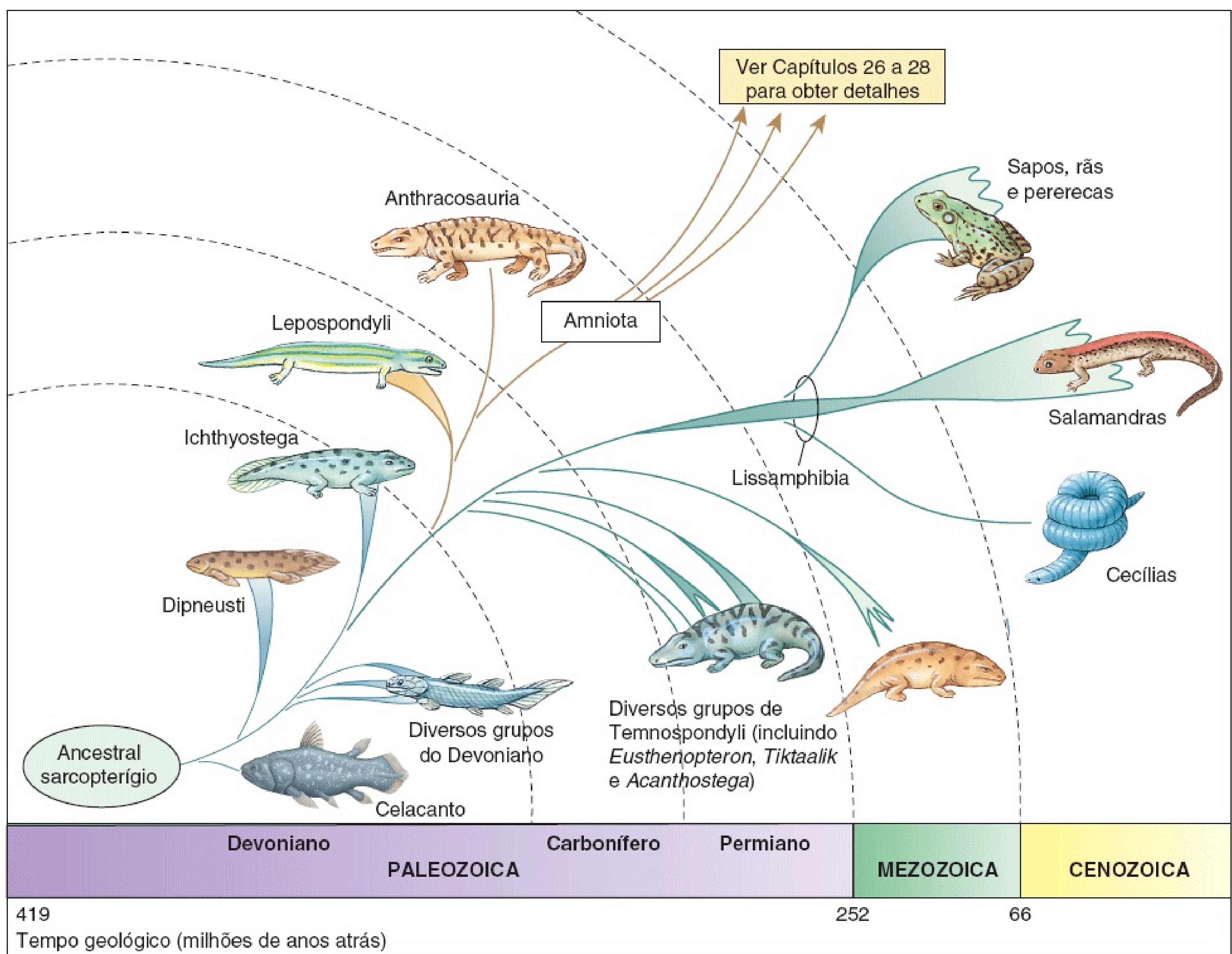


Figura 25.1 Evolução inicial dos tetrápodes e origem dos anfíbios. Os tetrápodes compartilham a ancestralidade comum mais recente com diversos grupos do Devoniano. Os anfíbios compartilham a ancestralidade mais comum com diversos temnospôndilos dos períodos Carbonífero e Permiano da Era Paleozoica, e do período Triássico da Era Mesozoica.

Acanthostega, um dos primeiros tetrápodes conhecidos do Devoniano, tinha membros tetrápodes bem desenvolvidos com dígitos claramente formados, tanto nos membros anteriores quanto nos posteriores, mas esses membros eram de construção frágil para suspender o corpo e caminhar em terra. *Acanthostega* e *Ichthyostega* revelam que os primeiros tetrápodes tinham mais de cinco dígitos por membro e que o padrão pentadáctilo mais característico das formas vivas estabilizou-se posteriormente na evolução do grupo.

Ichthyostega (do grego *ichthys*, peixe, + *stegē*, teto, ou cobertura, em referência ao teto do crânio que era semelhante ao dos peixes) apresentava várias adaptações, além dos membros articulados, que o equipavam para a vida na terra. Entre elas incluem-se vértebras mais fortes, músculos associados à sustentação do corpo no ar e à elevação da cabeça, cinturas pélvica e escapular reforçadas, caixa torácica protetora, estrutura do ouvido modificada para a detecção do som disperso no ar, encurtamento da região anterior do crânio e alongamento do focinho. Não obstante, *Ichthyostega* se assemelhava às formas aquáticas por ainda apresentar uma cauda completa com raios de nadadeiras, além de ossos operculares bem desenvolvidos cobrindo as brânquias.

Os ossos de *Ichthyostega*, o mais minuciosamente estudado dentre todos os primeiros tetrápodes, foram primeiramente descobertos nas encostas montanhosas do leste da Groenlândia em 1897, por cientistas suecos que procuravam três exploradores que tinham então se perdido na região 2 anos antes durante uma tentativa

fracassada de chegar ao Polo Norte em um balão. As expedições posteriores realizadas por Gunar Säve-Söderberg descobriram crânios de *Ichthyostega*, mas Säve-Söderberg faleceu aos 38 anos, antes de poder estudar os crânios. Após o retorno de paleontólogos suecos a essa área da Groenlândia, restos do esqueleto de *Ichthyostega* foram encontrados. Erik Jarvik, um dos assistentes de Säve-Söderberg, examinou o esqueleto em detalhe. Essa investigação tornou-se o trabalho de sua vida, resultando na descrição de *Ichthyostega*, que ainda é a mais detalhada dentre as de todos os tetrápodes do Paleozoico. Jarvik sofreu um sério AVC aos 88 anos, em 1994, quando já havia, praticamente, concluído uma extensa monografia sobre *Ichthyostega*, que foi publicada em 1996.

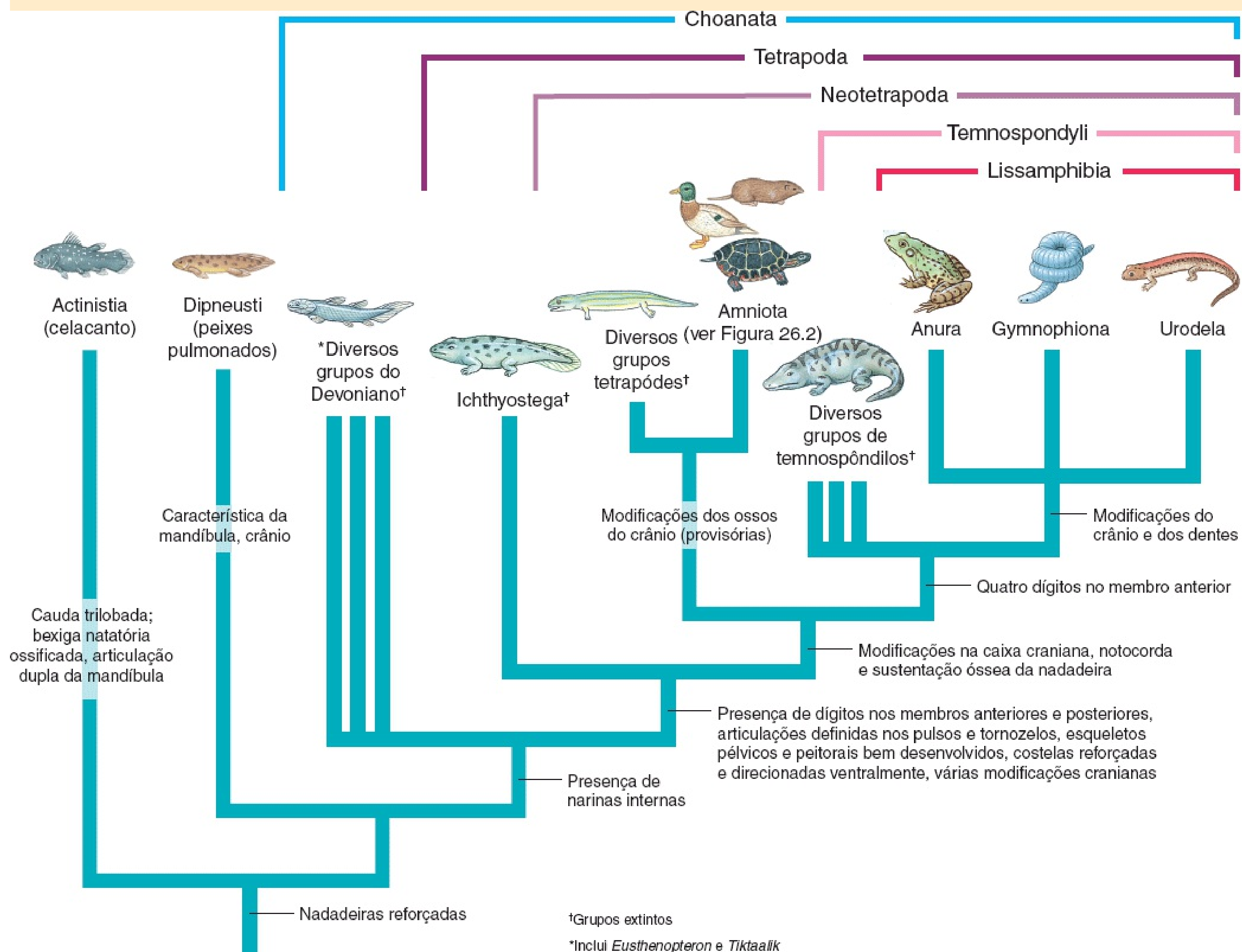


Figura 25.2 Cladograma provisório dos Tetrapoda com ênfase na origem dos anfíbios. Entre os Ichthyostegalia, estão *Acanthostega* e *Ichthyostega*.

Diversificação inicial dos tetrápodes

As relações evolutivas entre os primeiros grupos de tetrápodes permanecem controversas. Apresentamos um cladograma (Figura 25.2) que, certamente, passará por futuras revisões à medida que novos dados forem surgindo. Várias linhagens extintas, além de **Lissamphibia** (anfíbios modernos), formam um grupo denominado **temnospôndilos**. Esse grupo geralmente apresenta quatro dígitos em cada um dos membros anteriores, em vez dos cinco característicos da maioria dos tetrápodes. Os lissanfíbios surgiram durante o Carbonífero e diversificaram-se mais tarde, provavelmente no Triássico Superior, originando os ancestrais dos três grandes grupos de anfíbios atuais, **sapos** (Anura ou Salientia), **salamandras** (Caudata ou Urodela) e **cecílias** (Apoda ou Gymnophiona).

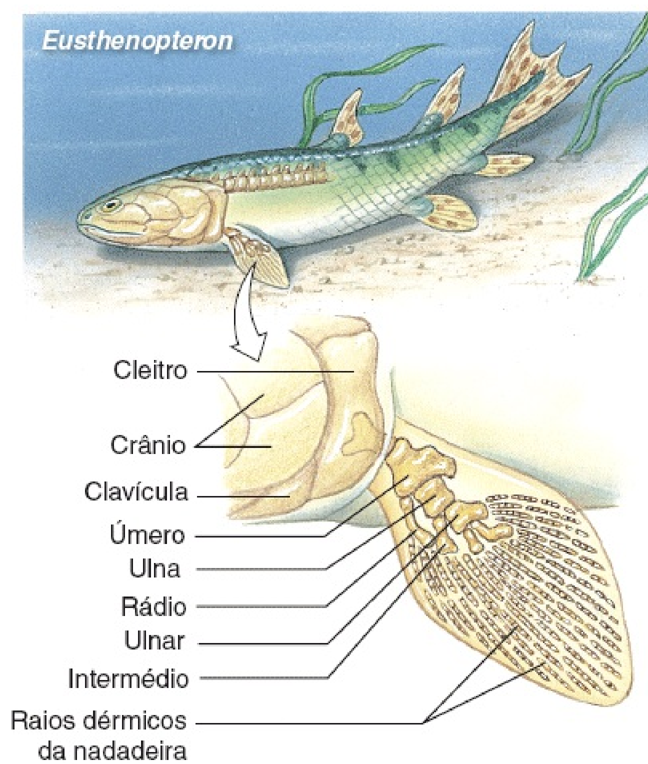
Lepospôndilos e **antracossauros,** dois outros grupos de tetrápodes do Carbonífero e do Permiano, geralmente reconhecidos, mas ainda discutidos, são considerados mais próximos aos amniotas do que aos temnospôndilos (Figura 25.2),

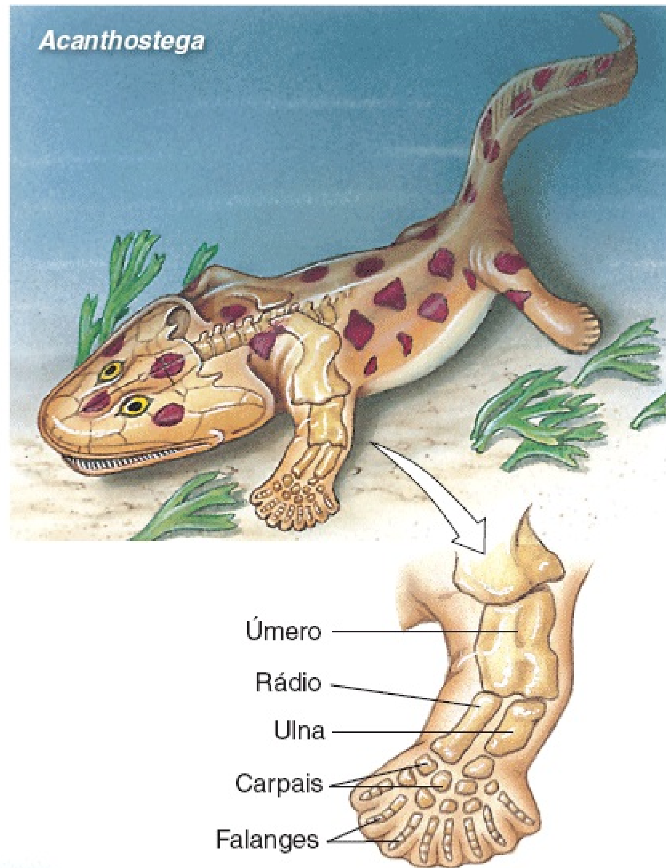
com base na estrutura do crânio. Abordaremos o ramo dos Amniota na filogenia dos tetrápodes entre os Capítulos 26 e 28.

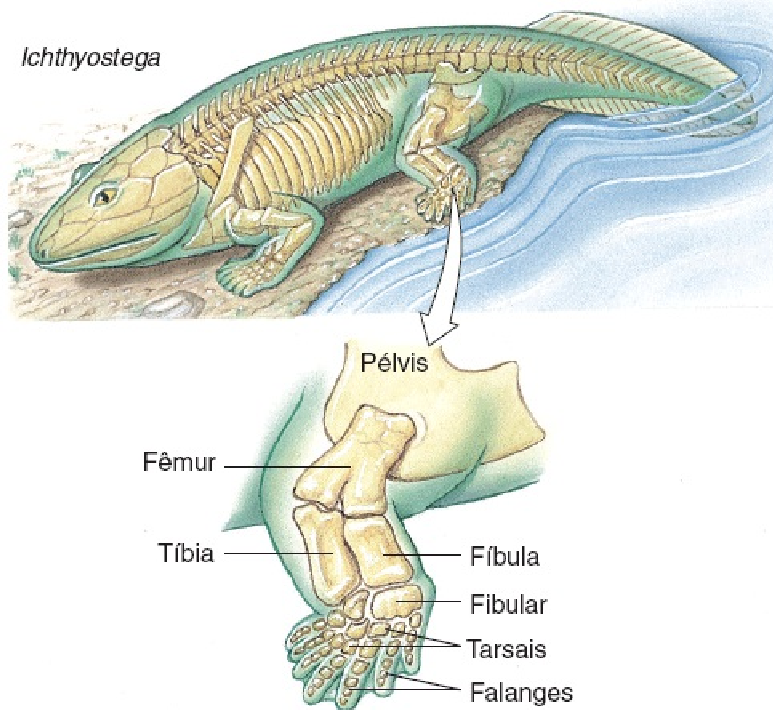
ANFÍBIOS ATUAIS

As três ordens de anfíbios atuais compreendem mais de 6.770 espécies. A maioria compartilha adaptações à vida na terra, incluindo um esqueleto reforçado. As larvas de anfíbios, bem como algumas salamandras adultas, utilizam o sistema ancestral de linha lateral para fins sensoriais, mas adultos metamorfoseados utilizam um epitélio olfatório remodelado para o olfato e ouvidos para distinguir sons.

Ancestralmente, na história natural dos anfíbios, os ovos são aquáticos e eclodem dando origem a uma larva aquática que utiliza brânquias para sua respiração. Uma metamorfose se segue, quando as brânquias se perdem. Os anfíbios metamorfoseados utilizam respiração cutânea, em terra, e muitos têm pulmões que existem durante a fase larval, sendo ativados para respiração aérea na metamorfose. Muitos anfíbios retêm esse padrão geral, mas exceções importantes incluem algumas salamandras que não sofrem metamorfose completa e mantêm uma morfologia larval, permanentemente aquática ao longo de toda a vida. Algumas cecílias, algumas rãs e outras salamandras vivem integralmente na terra e não apresentam uma fase larval aquática. Ambas as alternativas são condições evolutivamente derivadas. Algumas rãs, salamandras e cecílias que passam por metamorfose completa podem permanecer aquáticas quando adultas, em vez de se tornarem gradativamente terrestres durante a metamorfose.







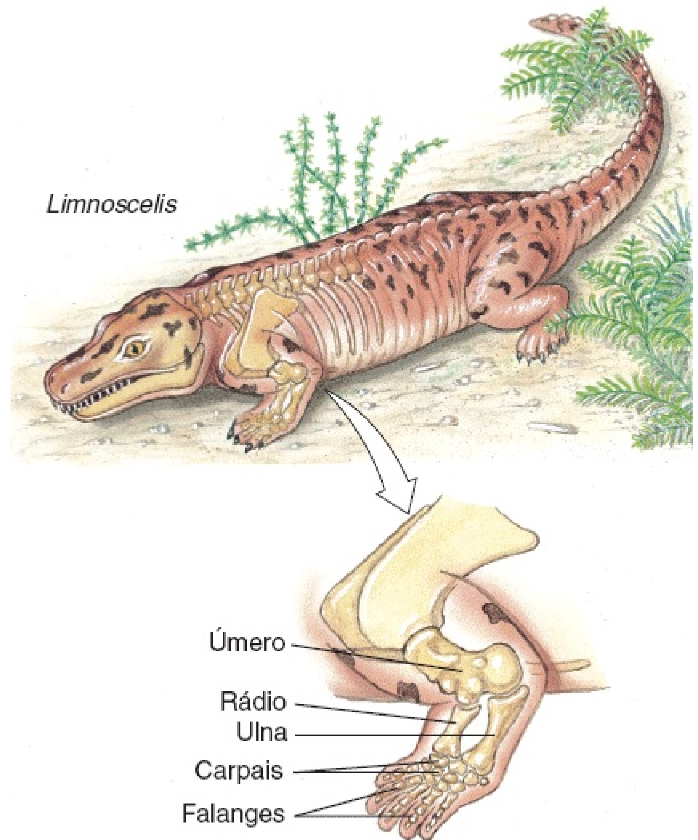


Figura 25.3 Evolução dos membros locomotores dos tetrápodes. Os membros dos tetrápodes evoluíram a partir das nadadeiras de peixes paleozoicos. *Eusthenopteron*, um peixe de nadadeiras lobadas do Devoniano Superior (rhipidistia), tinha nadadeiras musculares duplicadas sustentadas por elementos ósseos que precederam os ossos dos membros tetrápodes. A nadadeira anterior continha um osso proximal (úmero), dois ossos distais (rádio e ulna) e elementos menores homólogos aos ossos do pulso dos tetrápodes. Como é típico nos peixes, a cintura

escapular, consistindo em cleitro, clavícula e outros ossos, era firmemente conectada ao crânio. Em *Acanthostega*, um dos primeiros tetrápodes conhecidos do Devoniano (aparecendo há cerca de 360 milhões de anos), raios dérmicos das nadadeiras anteriores foram substituídos por oito dedos totalmente desenvolvidos. É provável que *Acanthostega* fosse uma forma exclusivamente aquática porque seus membros eram muito frágeis para o deslocamento em terra. *Ichthyostega*, um fóssil contemporâneo de *Acanthostega*, tinha membros tetrápodes totalmente formados e deve ter sido capaz de caminhar sobre a terra. O membro posterior tinha sete dedos (desconhece-se o número de dígitos do membro anterior). *Limnoscelis*, um antracossauro do Carbonífero (cerca de 300 milhões de anos atrás), tinha cinco dígitos, tanto nos membros anteriores quanto nos posteriores, que consistem no plano básico pentadáctilo que se tornou o padrão tetrápode.

Mesmo os anfíbios mais adaptados ao ambiente terrestre permanecem dependentes de ambientes muito úmidos. Sua pele é delgada e requer umidade como forma de proteção contra a dessecação decorrente da exposição ao ar. Os anfíbios também requerem ambientes moderadamente frescos. Como são animais ectotérmicos, sua temperatura corporal varia de acordo com a temperatura ambiental e é determinada por ela, restringindo muito os lugares onde podem viver. Os ambientes úmidos e frescos são especialmente importantes para a reprodução. Os ovos não são bem protegidos contra a dessecação e podem ser depositados diretamente na água ou em superfícies terrestres úmidas.

Cecílias | Ordem Gymnophiona (Apoda)

A ordem Gymnophiona (do grego *gymnos*, nu, + *opineos*, de cobra) contém aproximadamente 190 espécies de animais alongados, sem patas e fossoriais, comumente chamados de **cecílias** (Figura 25.4). Elas ocorrem em florestas tropicais da América do Sul (sua principal área de distribuição), África, Índia e Sudeste Asiático. As cecílias não tinham membros, mas sim um corpo longo e esguio, muitas vértebras, costelas longas e um ânus terminal; algumas tinham pequenas escamas dérmicas na pele. Os olhos são pequenos e as formas adultas de muitas espécies são totalmente cegas. Os tentáculos sensoriais especiais estão presentes no focinho. Por serem quase totalmente fossoriais ou aquáticas, as cecílias raramente são observadas. Seu alimento consiste predominantemente em minhocas e pequenos invertebrados encontrados em galerias. A fecundação é interna, e os machos têm um órgão de cópula eversivo. As cecílias, frequentemente, depositam seus ovos no solo úmido, próximo à água. Algumas espécies têm larvas aquáticas; em outras espécies, o desenvolvimento da larva ocorre todo dentro do ovo. Algumas cecílias protegem seus ovos cuidadosamente em dobras do próprio corpo. A viviparidade também é comum em algumas cecílias, nas quais os embriões obtêm nutrientes consumindo a parede do oviduto.

Salamandras | Ordem Urodela (Caudata)

A ordem Urodela (do grego *oura*, cauda, + *delos*, evidente) compreende os anfíbios com cauda, aproximadamente 620 espécies de salamandras. As salamandras ocorrem em quase todas as regiões temperadas do Hemisfério Norte, sendo abundantes e diversas na América do Norte. Elas também ocorrem em áreas tropicais da América Central e do norte da América do Sul. As salamandras são tipicamente pequenas; a maioria das espécies norte-americanas tem comprimento menor do que 15 cm. Algumas formas aquáticas são consideravelmente maiores, como as salamandras gigantes japonesas, que chegam a comprimentos maiores que 1,5 m.

A maioria das salamandras tem membros anteriores e posteriores de tamanhos semelhantes e posicionados em ângulos retos em relação ao tronco. Em algumas formas aquáticas e fossoriais, os membros são rudimentares ou ausentes.

As salamandras são carnívoras, tanto na fase larval quanto na fase adulta, capturando minhocas, pequenos artrópodes e moluscos. Uma vez que seu alimento é rico em proteínas, elas não armazenam grandes quantidades de gordura ou glicogênio. Como todos os anfíbios, as salamandras são ectotérmicas e apresentam baixa taxa metabólica.

Ciclos de vida

Algumas salamandras são aquáticas ou terrestres ao longo de toda a vida, mas a condição ancestral é metamórfica, incluindo as larvas aquáticas e os adultos terrestres que ocupam locais úmidos sob rochas e troncos em putrefação. Os ovos da maioria das salamandras são fertilizados internamente; a fêmea captura com sua cloaca um pacote de esperma **(espermatóforo)** previamente depositado por um macho sobre uma folha ou um ramo da vegetação (Figura 25.5). As espécies aquáticas depositam seus ovos em massas filamentosas na água. Seus ovos eclodem produzindo uma larva aquática, com brânquias externas e uma cauda em forma de nadadeira. As espécies plenamente terrestres depositam seus ovos agrupados em pequenos

blocos semelhantes a cachos de uva sob troncos ou em galerias escavadas no solo úmido; em muitos casos, os adultos protegem seus ovos (Figura 25.6). As espécies terrestres apresentam **desenvolvimento direto**: elas simplesmente não passam pelo estágio larval e eclodem como miniaturas dos pais. Um ciclo de vida particularmente complexo ocorre em alguns tritões americanos, cujas larvas aquáticas sofrem metamorfose para formar juvenis terrestres que, mais tarde, voltam a se metamorfosear produzindo adultos reprodutivos secundariamente aquáticos (Figura 25.7). Entretanto, muitas populações de tritões não passam por um estágio terrestre intermediário, permanecendo plenamente aquáticos.



Figura 25.4 A. Fêmea de cecília enrodilhada em torno de seus ovos, dentro da toca. **B.** Cecília-de-cabeça-rosada (*Herpele multiplicata*), originária da África Ocidental.

Respiração

As salamandras demonstram uma diversidade incomum de mecanismos respiratórios. Elas compartilham a condição geral dos anfíbios de apresentarem uma extensa rede de vascularização na pele que provê trocas respiratórias de oxigênio e dióxido de carbono. Em vários estágios de sua história de vida, as salamandras podem também ter brânquias externas, pulmões, ambos, ou mesmo nenhuma dessas estruturas. As salamandras com um estágio larval aquático eclodem com brânquias, mas as perdem se a metamorfose ocorre. Muitas linhagens de salamandras evoluíram formas permanentemente aquáticas que deixam de completar a metamorfose, retêm suas brânquias e uma cauda em forma de nadadeira ao longo de toda a vida. Os pulmões, que representam os órgãos respiratórios mais frequentes em todos os grupos de vertebrados terrestres, são observados desde o nascimento nas salamandras que os possuem, e tornam-se o principal meio respiratório após a metamorfose.

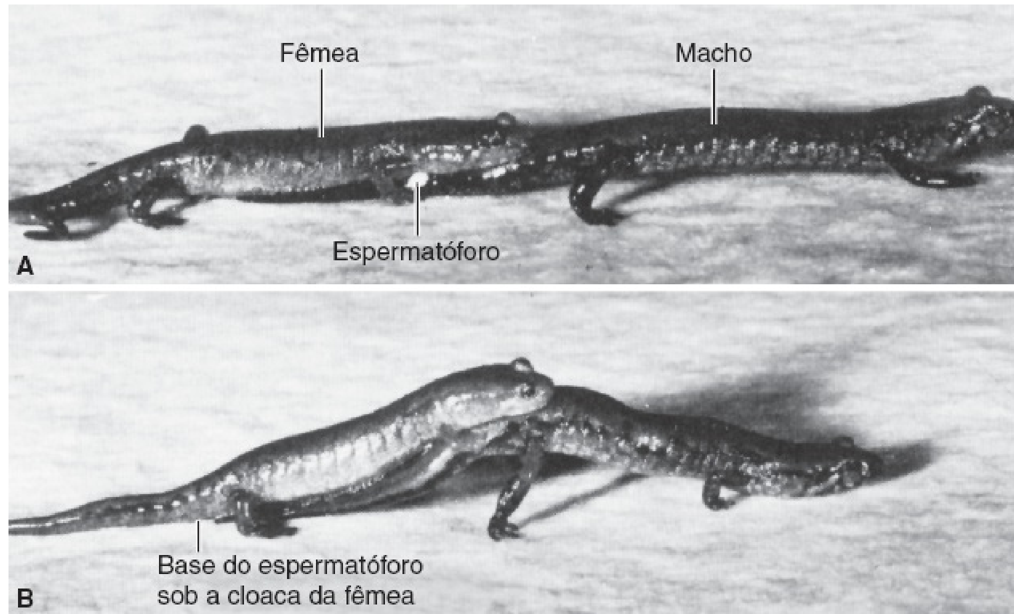


Figura 25.5 Corte e transferência de esperma em salamandras-anãs, *Desmognathus wrighti*. O contato do queixo da fêmea sobre a base da cauda do macho indica que ela está reprodutivamente receptiva; ao detectar isso, o macho deposita o espermatóforo sobre o solo e desloca-se sutilmente para a frente. **A.** Uma massa branca de espermatozoides sobre uma base gelatinosa é visível no nível dos membros anteriores da fêmea. O macho se move para frente e a fêmea o segue até que o espermatóforo atinja o nível de sua cloaca. **B.** A fêmea capta a massa de espermatozoides com a cloaca, enquanto o macho arqueia sua cauda, suspendendo a fêmea,

o que presumivelmente facilita o resgate da massa de espermatozoides. Posteriormente, a fêmea utiliza os espermatozoides armazenados em seu corpo para fertilizar os ovos internamente, antes da postura.



Figura 25.6 Fêmea de salamandra-acinzentada (*Desmognathus* sp.) protegendo seus ovos. Algumas salamandras apresentam cuidado parental, o que inclui girar os ovos e protegê-los de infecções por fungos e do ataque predatório de vários artrópodes e de outras salamandras.

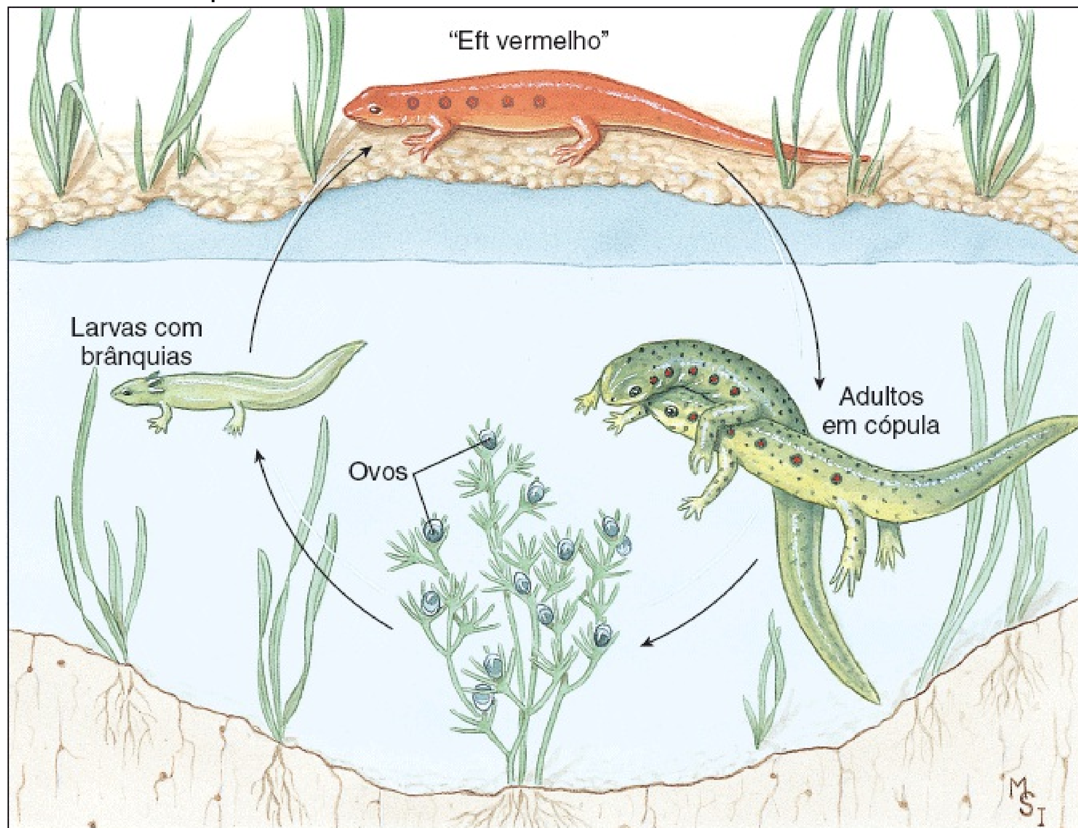


Figura 25.7 História de vida de um tritão-de-pintas-vermelhas, *Notophthalmus viridescens*, da família Salamandridae. Em muitas populações, a larva aquática sofre metamorfose em um estágio "*eft* vermelho" brilhantemente colorido, que permanece em terra entre 1 e 3 anos antes de se transformar em um adulto secundariamente aquático.

Embora, normalmente, os pulmões sejam associados aos organismos terrestres, e as brânquias aos aquáticos, a evolução das salamandras produziu formas aquáticas com respiração primariamente pulmonar, bem como formas terrestres totalmente desprovidas de pulmões. As salamandras da família Amphiumidae desenvolveram uma história de vida completamente aquática com uma metamorfose bastante reduzida. Não obstante, essas salamandras perdem suas brânquias antes de atingirem a idade adulta, passando a respirar principalmente pelos pulmões. Esses animais posicionam suas narinas acima da superfície da água para inspirar o ar.

Ao contrário das salamandras da família Amphiumidae, todas as espécies da família Plethodontidae são desprovidas de pulmões, e muitas de suas espécies são estritamente terrestres. Essa grande família inclui mais de 350 espécies, dentre as quais estão muitas salamandras norte-americanas bastante conhecidas (Figuras 25.5, 25.6 e 25.8). A eficiência da respiração cutânea é incrementada por um aumento da penetração de uma rede de capilares na epiderme, ou pela diminuição da espessura

da epiderme sobre capilares dérmicos superficiais. A respiração cutânea é suplementada pelo bombeamento de ar através da boca, onde os gases respiratórios são trocados por meio das membranas vascularizadas da cavidade bucal (respiração bucofaríngea) (ver Capítulo 31). A perda evolutiva dos pulmões provavelmente ocorreu em uma linhagem ancestral aos pletodontídeos que ocupava correntezas rápidas, onde os pulmões levariam a uma flutuabilidade excessiva. Nesse ambiente, a água deveria ser tão fresca e oxigenada que a sobrevivência seria perfeitamente possível apenas com a respiração cutânea. Alguns pletodontídeos têm larvas aquáticas cujas brânquias se perdem na metamorfose. Outros retêm uma forma permanentemente larval com brânquias durante toda a vida. Muitas outras são completamente terrestres e são os únicos vertebrados que não têm nem brânquias, nem pulmões, durante todo o seu ciclo de vida. É curioso que as salamandras mais plenamente adaptadas à vida terrestre tenham evoluído a partir de um grupo que não tinha pulmões.



Figura 25.8 Salamandra-de-cauda-longa, *Eurycea longicauda*, um pletodontídeo bastante comum.

Características dos anfíbios modernos

- **Geralmente quatro membros (quadrúpedes)** organizados em dois pares com ombro/cintura pélvica associados, embora algumas salamandras apresentem apenas membros anteriores e as cecílias não apresentem quaisquer membros; sem unhas verdadeiras; pés normalmente membranosos; **membros anteriores geralmente com quatro dígitos** e membros posteriores com cinco. **Esqueleto em grande parte ossificado**, com número variável de vértebras; salamandras normalmente têm cabeça, pescoço, tronco e cauda bem delimitados; as rãs adultas têm cabeça e tronco em forma de fuso e normalmente não têm cauda; as cecílias têm tronco alongado, não fortemente demarcado a partir da cabeça, e um ânus terminal; **ectodérmico**
- **Pele lisa, úmida e glandular**; tegumento modificado para **respiração cutânea**; células pigmentares (cromatóforos) comuns e variáveis; **glândulas granulares** associadas à secreção de compostos defensivos
- Crânio relativamente mais leve, menos ossificado, achatado de perfil e com menos ossos do que os vertebrados
- Boca geralmente grande com pequenos dentes na maxila e/ou na mandíbula e no vômer/palato
- **Cérebro tripartido** inclui o prosencéfalo (telencéfalo) coordenando o olfato, o mesencéfalo coordenando a visão e o rombencéfalo coordenando a audição e o equilíbrio; dez pares de nervos cranianos
- Ouvido com **membrana timpânica** (tímpano) e **columela** para transmissão de vibrações à orelha interna; para visão no ar, a córnea em vez do cristalino é a principal superfície de refração da luz; **pálpebras** e **glândulas lacrimais** protegem e lubrificam os olhos; **narinas internas** duplicadas se abrem em uma cavidade nasal revestida de **epitélio olfatório** na parte anterior da cavidade bucal
- Sexos separados; fertilização externa na maioria das rãs, mas interna na maioria das salamandras e cecílias por meio de um espermatóforo; predominantemente ovíparos, alguns ovovivíparos ou vivíparos
- **Ovos com quantidade moderada de vitelo (mesolécitos) recobertos por membrana gelatinosa**; larva aquática normalmente presente com metamorfose para uma forma adulta mais terrestre

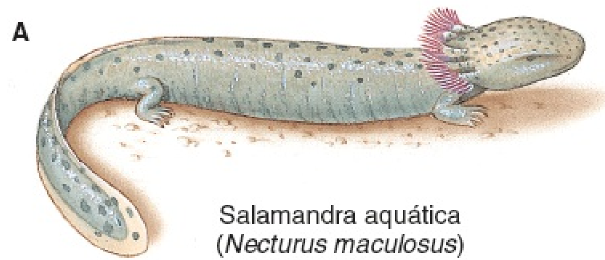
- Sistema excretor composto por um par de rins mesonéfricos ou opistonéfricos; ureia é a principal excreta nitrogenada
- Respiração cutânea e em algumas formas branquial e/ou pulmonar; a presença de brânquias e pulmões varia entre as espécies e de acordo com o estágio de desenvolvimento de algumas espécies; formas de rãs com larvas aquáticas perdem as brânquias durante a metamorfose; muitas salamandras retêm as brânquias e um *habitat* aquático ao longo de toda a vida; narinas duplicadas possibilitam a respiração pelos pulmões; cordas vocais presentes entre os pulmões e as vesículas vocais, principalmente em rãs
- **Coração com um seio venoso**, dois átrios, um ventrículo, um cone arterial; **circulação dupla**, em que as veias e artérias pulmonares irrigam os pulmões (quando presentes) e retornam sangue oxigenado ao coração; pele fartamente irrigada por vasos sanguíneos.

Pedomorfose

Uma tendência filogenética persistente na evolução das salamandras é a presença de características típicas de fases imaturas de seus indivíduos adultos. Algumas características de uma morfologia ancestral adulta são consequentemente eliminadas. Essa condição é denominada **pedomorfose** (do grego "forma juvenil"; ver Capítulo 6). A forma mais dramática de pedomorfose ocorre em espécies que atingem a maturidade sexual ainda conservando as brânquias e o hábito aquático, entre outras características larvais. Essas espécies não metamórficas são **perenibranquiadas** ("permanentemente branquiadas"). As espécies do gênero *Necturus* (Figura 25.9), que habitam substratos submersos em poças e lagos, são um exemplo extremo. Essas e muitas outras salamandras são obrigatoriamente perenibranquiadas; elas não sofrem metamorfose sob nenhuma condição.

Algumas outras espécies de salamandras atingem a maturidade sexual ainda com morfologia larval, mas, diferentemente de *Necturus*, sofrem metamorfose produzindo formas terrestres sob determinadas condições ambientais. As espécies do gênero *Ambystoma* do México e dos EUA incluem formas que se metamorfoseiam naturalmente, bem como formas que não se transformam naturalmente, mas que podem ser induzidas a se metamorfosear mediante indução experimental com o hormônio da tireoide, tiroxina (T_4). Os indivíduos com brânquias são denominados **axolotles** (Figura 25.9). Seu *habitat* típico inclui pequenas lagoas que podem desaparecer pela evaporação da água nos períodos de estiagem. Quando isso acontece, um axolotle sofre metamorfose em uma forma terrestre, perdendo suas brânquias e respirando por meio de pulmões. O animal pode se deslocar por terra à procura de novas fontes de água onde possa se reproduzir. Os axolotles são induzidos a se metamorfosear artificialmente quando tratados com tiroxina (T_4). Os hormônios da tireoide (T_3 e T_4) são essenciais para a metamorfose dos anfíbios. A glândula pituitária parece não se tornar plenamente ativa em formas que não sofrem metamorfose, não liberando assim o hormônio estimulante da tireoide (TSH, Capítulo 34), que estimula a produção de hormônios por essa glândula.

A pedomorfose assume muitas formas distintas nas diferentes salamandras. Ela altera a história de vida e a forma de todo o corpo em algumas espécies, enquanto em outras ela altera somente uma ou algumas poucas estruturas. As espécies da família Amphiumidae perdem as brânquias e ativam seus pulmões antes de atingirem a maturidade, mas retêm características da forma corporal típicas de estágios larvais. A pedomorfose é importante mesmo entre os pletodontídeos terrestres, que nunca apresentam um estágio larval aquático. Seus efeitos podem ser vistos, por exemplo, no formato das patas anteriores e posteriores dos pletodontídeos tropicais do gênero *Bolitoglossa* (Figura 25.10). A morfologia ancestral de *Bolitoglossa* exibe dígitos bem formados que crescem para fora das superfícies plantares das mãos e dos pés durante o desenvolvimento. Algumas espécies aperfeiçoaram sua capacidade de escalar a vegetação lisa, como o tronco de bananeiras, interrompendo o crescimento dos dígitos e retendo pés palmados durante toda a vida. Esses pés conferem sucção, possibilitando a adesão do animal a superfícies verticais lisas, representando assim uma função adaptativa importante.



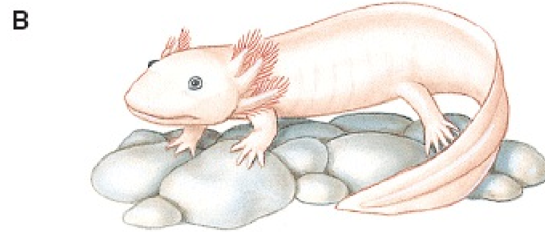


Figura 25.9 Pedomorfose em salamandras. **A.** *Necturus* sp. é uma forma aquática com brânquias durante toda a vida (perenibranquiada). **B.** Um axolotle (*Ambystoma mexicanum*) pode permanecer indefinidamente com brânquias, ou, se a água de seu *habitat* evaporar completamente, pode também sofrer metamorfose, originando uma forma terrestre que perde as brânquias e respira por pulmões. O axolotle desta figura é uma forma albina muito utilizada em experimentos, mas incomum em populações naturais.

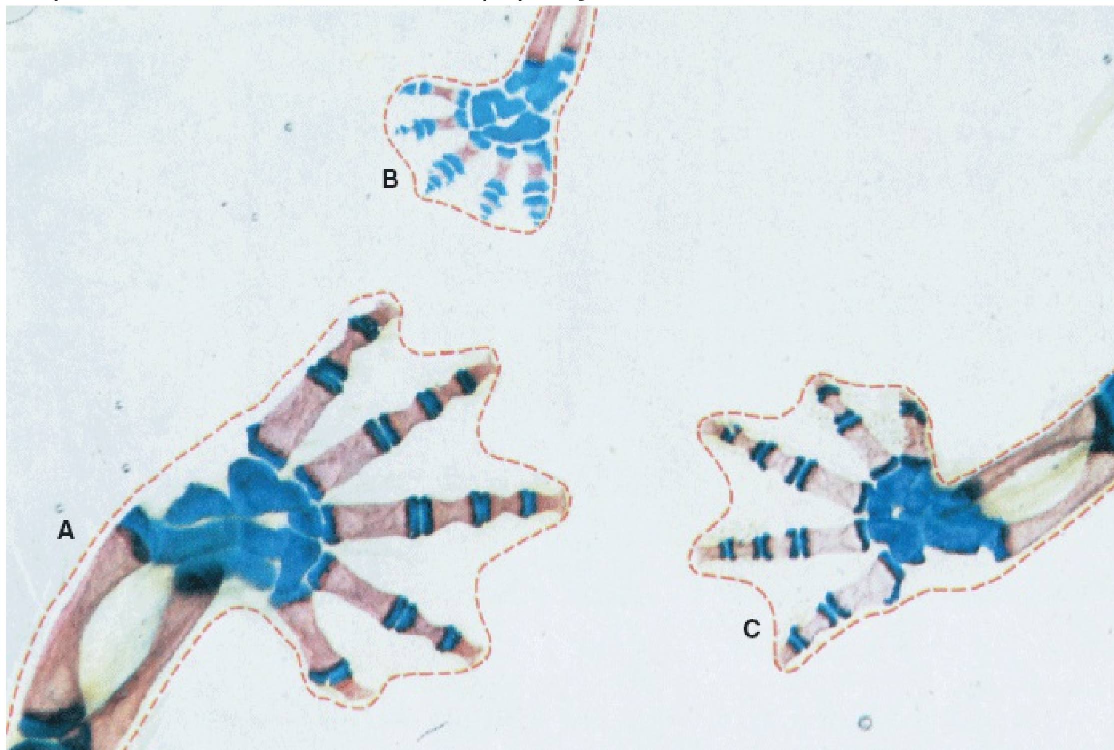


Figura 25.10 Estrutura dos pés de representantes de três espécies distintas da salamandra tropical *Bolitoglossa* (Plethodontidae). Esses espécimes foram tratados quimicamente para clarear a pele e os músculos e para corar os ossos de vermelho/rosa e as cartilagens de azul. As espécies que têm os dígitos mais ossificados e distintos **(A, C)** vivem primariamente no solo da floresta. As espécies que têm os pés palmados em decorrência do crescimento restrito dos dígitos **(B)** escalam folhas e troncos lisos utilizando a superfície plantar para gerar sucção ou adesão. O pé palmado evoluiu por pedomorfose; foi derivado evolutivamente por meio do desenvolvimento corporal truncado, que impede o desenvolvimento total dos dígitos.

Sapos e rãs | Ordem Anura (Salientia)

As aproximadamente 5.970 espécies de sapos e rãs que compõem a ordem Anura (do grego *an,* sem, + *oura,* cauda) são, para a maioria das pessoas, os anfíbios mais familiares. Anura é um grupo antigo, conhecido do período Jurássico, cerca de 190

milhões de anos atrás. Os sapos e rãs ocupam uma grande diversidade de *habitats*. Entretanto, sua reprodução aquática e sua pele permeável os impedem de se afastar muito das fontes de água, e sua ectotermia os restringe de *habitats* polares e subárticos. O nome da ordem, Anura, denota uma característica óbvia do grupo, que é a ausência da cauda nos adultos. Embora todos tenham um estágio larval com cauda durante o desenvolvimento embrionário ou larval, apenas o gênero *Ascaphus* tem estrutura similar a uma cauda na vida adulta. Os sapos e as rãs são especializados à movimentação aos saltos, como sugere o nome alternativo da ordem, Salientia, que significa saltar.

Podemos observar mais diferenças entre as ordens Anura e Caudata na aparência e nos hábitos de suas larvas. Os ovos da maioria das rãs eclodem na forma de um girino que tem uma cauda longa e em formato de nadadeira, brânquias internas e externas, ausência de membros, partes da boca especializadas à dieta herbívora (larvas e alguns girinos de salamandras são carnívoros) e uma anatomia interna altamente especializada. Elas se assemelham muito pouco às rãs adultas. A metamorfose de um girino em uma rã adulta é um evento notável. A condição perenibranquiada nunca ocorre em sapos e rãs, ao contrário das salamandras.

Os taxonomistas reconhecem 49 famílias de sapos e rãs. As mais conhecidas na América do Norte são as famílias Ranidae, que contém a maioria das rãs que conhecemos (Figura 25.11A), e Hylidae, que inclui as pererecas arborícolas (Figura 25.11B). Os sapos verdadeiros, pertencentes à família Bufonidae, têm pernas curtas, corpos robustos e pele espessa, geralmente com verrugas proeminentes (Figura 25.12). Entretanto, o termo "sapo" é utilizado informalmente também para designar alguns membros terrestres de várias outras famílias.

O maior anuro conhecido é o *Conraua goliath*, da África Ocidental, que mede mais de 30 cm de comprimento entre a ponta do focinho e o ânus (Figura 25.13). Esse gigante se alimenta de animais do tamanho de ratos e patos. As menores rãs já registradas são *Eleutherodactylus iberia* e *Psyllophryne didactyla*, que medem menos de 1 cm de comprimento e representam os menores tetrápodes conhecidos. Essas pequenas rãs são menores do que uma moeda de dez centavos e vivem, respectivamente, em Cuba e nas florestas tropicais do Brasil. A maior rã norte-americana é a rã-touro, *Lithobates catesbeianus* (Figura 25.11A), que pode atingir um comprimento total de 20 cm.

Habitats e distribuição

Provavelmente, as rãs mais familiares são as espécies da família Ranidae (do grego rã), encontradas por todas as regiões temperadas e tropicais de todo o mundo, exceto na Nova Zelândia, nas ilhas oceânicas e no sul da América do Sul. Elas geralmente vivem nas proximidades de corpos d'água, embora algumas, como *Lithobates sylvatica*, permaneçam a maior parte do tempo no solo úmido das florestas. Essas rãs provavelmente retornam às lagoas apenas para se reproduzirem no início da primavera. As maiores rãs-touro, *Lithobates catesbeianus*, e as rãs-verdes, *Lithobates clamitans*, são quase sempre encontradas em águas ou pântanos permanentes, ou em suas imediações. As rãs-leopardo, *Lithobates pipiens* e espécies aparentadas, têm uma variedade ampla de *habitats* e são as rãs mais abrangentes da América do Norte; são frequentemente utilizadas em laboratórios de pesquisas clássicas de eletrofisiologia. São encontradas em praticamente todos os estados e se estendem bastante até o norte do Canadá e bem ao sul até o Panamá.

A maioria das rãs de grande porte é solitária, exceto durante a estação reprodutiva. Nesse período, a maioria delas, especialmente os machos, é muito barulhenta. Cada macho geralmente ocupa um ponto ou um poleiro específico próximo à água, onde pode permanecer por horas ou mesmo dias, na tentativa de atrair uma fêmea para o local. Em outros períodos, as rãs são silenciosas e sua presença não é detectada até que sejam perturbadas. Quando entram na água, mergulham rapidamente para o fundo, removendo o substrato para se esconderem em uma nuvem de água lamacenta. Durante a natação, elas mantêm os membros anteriores junto ao corpo e se impulsionam para frente empurrando a água com as patas traseiras. Quando emergem para respirar, apenas a cabeça e a parte anterior do corpo ficam expostas, e elas utilizam a vegetação disponível como refúgio.





Figura 25.11 Dois anuros comuns na América do Norte. **A.** Rã-touro, *Lithobates catesbeianus*, a maior rã americana e prato principal do mercado culinário de pernas de rã (família Ranidae). **B.** Perereca-verde, *Hyla cinerea*, uma habitante comum dos pântanos do Sudeste dos EUA (família Hylidae). Notar os discos adesivos nos dígitos.



Figura 25.12 Sapo norte-americano, *Bufo americanus* (família Bufonidae). Esse anfíbio principalmente noturno, mas familiar, alimenta-se de grandes quantidades de insetos daninhos, bem como de caramujos e minhocas. A pele rugosa contém numerosas glândulas que produzem um líquido leitoso surpreendentemente venenoso, fornecendo excelente proteção contra muitos potenciais predadores.



Figura 25.13 *Conraua (Gigantorana) goliath* (família Petropedetidae), da África Ocidental, o maior anuro do mundo. Esse exemplar pesou 3,3 kg.

As populações de anfíbios estão em declínio em várias partes do mundo, embora muitas espécies continuem prosperando. As infecções epidêmicas por fungos quitrídeos e a perda de habitat podem explicar muitos declínios. As mudanças climáticas, que reduzem a profundidade da água em locais de postura, aumentam a exposição dos embriões à radiação ultravioleta e torna-os mais suscetíveis a infecções por fungos. Os declínios na sobrevivência das populações podem incluir um aumento de indivíduos portadores de malformação, como rãs com membros adicionais. Os membros defeituosos são geralmente associados a infecções por trematódeos (Capítulo 14).

Em oposição a esses declínios, pelo menos duas populações de anfíbios introduzidas prosperaram ao ponto de serem consideradas pragas. As rãs africanas com garras, *Xenopus laevis* (Figura 25.14), após a liberação dos laboratórios biomédicos, estão agora bem estabelecidas no sul da Califórnia. O grande sapo marinho *Bufo marinus*, introduzido na Queenslândia, Austrália, para controlar pragas agrícolas, agora se espalhou para além dos campos agrícolas e é considerado uma praga.



Figura 25.14 *Xenopus laevis*, da África Ocidental. As garras, uma característica incomum em rãs, encontram-se nos membros posteriores. A espécie foi introduzida na Califórnia, onde é considerada uma praga grave.

Durante os meses de inverno, a maioria das rãs de climas temperados hiberna nas águas ricas em oxigênio dos lagos e correntezas. Seus processos vitais permanecem em um ritmo muito baixo de atividade durante a hibernação, mantidos pela difusão do oxigênio através da pele e pela energia derivada dos estoques de glicogênio e da gordura armazenados pelo corpo durante a primavera e o verão. Muitos anuros terrestres, como as pererecas, hibernam no húmus do solo das florestas. Eles toleram baixas temperaturas e muitos realmente sobrevivem ao congelamento dos fluidos extracelulares, que representam 35% da água do corpo. Essas espécies tolerantes ao congelamento se preparam para o inverno acumulando glicose e glicerol nos fluidos corporais, protegendo assim os tecidos da formação de cristais que normalmente podem provocar lesões.

As rãs adultas têm muitos inimigos, incluindo serpentes, aves aquáticas, tartarugas, guaxinins e os seres humanos;

diversos peixes são predadores de girinos, fazendo com que poucos deles sobrevivam até a maturidade. Embora a maioria das rãs e dos sapos seja indefesa, muitos deles nas regiões tropicais e subtropicais são agressivos, saltando e mordendo os predadores. Alguns se defendem fingindo-se de mortos. A maioria dos anuros pode inflar seus pulmões de forma a dificultar a deglutição por parte de predadores. Quando perturbados junto à margem de uma lagoa ou de um riacho, uma rã permanece imóvel ou salta na vegetação em busca de refúgio. Quando contida, uma rã pode deixar de resistir por alguns instantes, saltando de repente logo em seguida, expelindo urina. A proteção mais eficaz dos sapos reside em sua capacidade de saltar e, em algumas espécies, nas glândulas de veneno. As espécies da família Dendrobatidae utilizam toxinas potentes como forma de defesa.

Tegumento e coloração

A pele de uma rã é fina, úmida e frouxamente conectada ao corpo. Histologicamente, a pele compreende duas camadas: uma **epiderme** externa estratificada e uma **derme** esponjosa (Figura 25.15). A camada epidérmica, que é descartada periodicamente quando um sapo ou rã fazem a muda, contém depósitos de **queratina**, uma proteína fibrosa rígida que limita a abrasão da pele, bem como a perda de água através dela. A maioria dos anfíbios terrestres como os sapos tem depósitos pesados de queratina. Entretanto, a queratina dos anfíbios é mais flexível do que a queratina que forma as escamas, garras, penas, cornos e pelos dos amniotas.

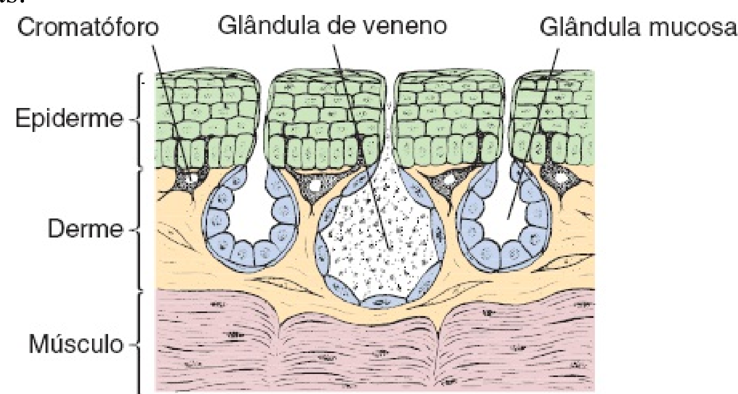


Figura 25.15 Corte da pele de um sapo.

A epiderme dá origem a dois tipos de glândulas tegumentares que se desenvolvem mergulhadas na camada frouxa subjacente de tecidos dérmicos. Umas pequenas glândulas **mucosas** produzem um muco protetor insolúvel em água sobre a pele, enquanto grandes glândulas granulares produzem um veneno aquoso e geralmente de coloração esbranquiçada que é altamente irritante para os predadores. Todos os anfíbios produzem veneno na epiderme, mas sua eficiência varia entre as espécies e para seus diferentes predadores. O veneno de três espécies de *Phyllobates*, um gênero de pequenos dendrobatídeos sul-americanos, é extremamente tóxico e é utilizado na ponta das flechas dos índios de uma tribo do Oeste da Colômbia. A maioria das espécies da família Dendrobatidae produz secreções cutâneas tóxicas, algumas das quais estão entre as secreções animais mais letais que se conhecem. Esses venenos são mais perigosos do que, por exemplo, os venenos das serpentes marinhas ou dos aracnídeos mais venenosos.

A cor da pele dos sapos é produzida, como em outros anfíbios, por células pigmentares especiais, **cromatóforos**, localizados principalmente na derme. Os cromatóforos dos anfíbios, como os de muitos outros vertebrados, são células ramificadas contendo pigmento. Esse pigmento pode ser concentrado em uma pequena área ou disperso através dos prolongamentos para controlar a coloração da pele (Figura 25.16; ver também Capítulo 29). A maioria dos anfíbios tem três tipos de cromatóforos: os mais superficiais da derme são **xantóforos**, que contêm pigmento amarelo, laranja ou vermelho; logo abaixo destes estão os **iridóforos**, que contêm um pigmento prateado que reflete a luz; e na camada mais profunda da derme estão os **melanóforos**, que contêm melanina, de coloração negra ou marrom. Os iridóforos atuam como pequenos espelhos, que refletem a luz através dos xantóforos para produzir as cores brilhantes de muitas de rãs tropicais. Surpreendentemente, os tons esverdeados, tão comuns em espécies de rãs da América do Norte, não são produzidos por pigmentos verdes, mas por uma interação de xantóforos que contêm um pigmento amarelo e iridóforos subjacentes que refletem e dispersam a luz (efeito Tyndall) produzindo uma cor azul. A luz azul é filtrada pelo pigmento amarelo logo acima e, assim, assume a cor verde. Muitas rãs podem ajustar sua coloração com a coloração do fundo, para diminuir os contrastes com o ambiente e, assim, camuflar-se (Figura 25.17).

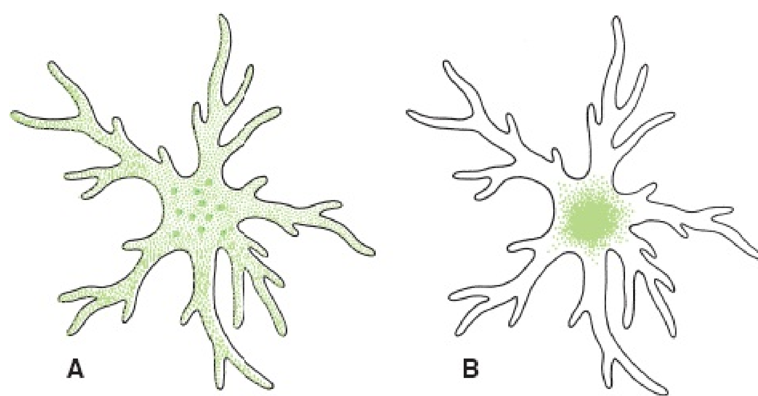


Figura 25.16 Células pigmentares (cromatóforos). **A.** Pigmento disperso. **B.** Pigmento concentrado. A célula pigmentar não se contrai nem expande; os efeitos de cor são produzidos por fluxos de citoplasma que carregam grânulos de pigmento no sentido das ramificações celulares para produzir um efeito de coloração máxima, ou para a região central da célula para um efeito mínimo. O controle sobre a dispersão ou concentração do pigmento dá-se, principalmente, por estímulos luminosos, que atuam por meio do hormônio da glândula pituitária.



Figura 25.17 Coloração críptica da perereca-cinzenta, *Hyla versicolor*. A camuflagem é tão eficiente que a presença dessa perereca é geralmente notada apenas durante a noite pelo seu canto, que lembra o som de uma flauta.

Sistemas esquelético e muscular

Os anfíbios, como outros vertebrados, têm um **endoesqueleto** bem desenvolvido formado por ossos e cartilagens para fornecer sustentação ao corpo e aos movimentos dos músculos. A conquista da terra exigiu a presença de membros que fossem capazes de suportar o peso do corpo, culminando em um novo conjunto de problemas mecânicos. Todo o sistema musculoesquelético de um sapo adulto é especializado para saltar e para nadar através da extensão simultânea dos membros

posteriores.

A coluna vertebral dos anfíbios assume um novo papel como estrutura de sustentação do abdome, e os membros encontram-se ligados a ela. Ela se tornou assim uma estrutura rígida que transmite as forças dos membros posteriores para o corpo. Os anuros são ainda caracterizados por um encurtamento extremo do corpo. Sapos têm apenas nove vértebras e um **uróstilo** cilíndrico, que representa as várias vértebras caudais fusionadas em uma única estrutura (cóccix) (Figura 25.18). As cecílias, que não compartilham essas especializações de locomoção, podem ter até 285 vértebras.

O crânio de um sapo é muito diferente do crânio de outros vertebrados; é muito mais leve, tem formato achatado, tem menos ossos e menor ossificação. A região anterior do crânio, que compreende o focinho, os olhos e o encéfalo, é mais desenvolvida, enquanto a região posterior, que nos peixes contém o aparato branquial, é muito reduzida (Figura 25.18).

Os membros apresentam o padrão típico dos tetrápodes, com três articulações principais (quadril, joelho e tornozelo; ombro, cotovelo e pulso). O pé é tipicamente pentarradiado (pentadáctilo) e a mão é tetrarradiada, com quatro dígitos. Tanto as mãos quanto os pés têm muitas articulações em cada um dos dígitos (Figura 25.18). Esse sistema repetitivo lembra a estrutura das nadadeiras lobadas, que são muito similares aos membros dos anfíbios (Figura 25.3). Não é difícil imaginar como as pressões seletivas remodelaram as nadadeiras lobadas ancestrais até atingir a estrutura de membros locomotores terrestres.

Os músculos dos membros são presumivelmente homólogos aos músculos radiais que movimentam as nadadeiras dos peixes, mas o arranjo muscular tornou-se tão complexo nos membros dos tetrápodes que é difícil traçar seus correspondentes exatos na musculatura das nadadeiras. Apesar da complexidade, podemos identificar dois grandes grupos de músculos em qualquer membro: um anterior e ventral, que puxa o membro para frente e na direção do eixo do corpo (protração e adução), e um segundo grupo de músculos posteriores e dorsais, que puxa o membro para trás e o afasta do eixo do corpo (retração e abdução).

A musculatura do tronco, que nos peixes é organizada em poderosos segmentos musculares (miômeros, Capítulo 24) voltados à locomoção por flexão lateral, foi muito modificada durante a evolução dos anfíbios. Os músculos dorsais (epaxiais) estão organizados para sustentar a cabeça e envolver a coluna vertebral. Os músculos ventrais (hipaxiais) que, nos peixes, cecílias e salamandras são voltados quase que exclusivamente para a locomoção, servem, nos sapos, principalmente para comprimir o abdome durante a respiração e flexionaro tronco.

Respiração e vocalização

Os anfíbios utilizam três superfícies respiratórias para realizar trocas gasosas no ar: a pele (respiração cutânea), a boca (respiração bucal) e os pulmões. Os sapos e rãs são mais dependentes da respiração pulmonar do que as salamandras; não obstante, a pele fornece um importante complemento durante as trocas gasosas dos anuros, especialmente durante a hibernação, no inverno. Mesmo quando a respiração pulmonar predomina, o dióxido de carbono é eliminado principalmente através da pele, enquanto o oxigênio é primariamente absorvido pelos pulmões.

Os pulmões são supridos por artérias pulmonares (derivadas do sexto par de arcos aórticos), e o sangue retorna diretamente para o átrio esquerdo através das veias pulmonares. Os pulmões das rãs são vesículas ovoides elásticas, com suas superfícies internas divididas em redes de septos, que se subdividem em pequenas câmaras de ar terminais chamadas favéolos. Os favéolos dos pulmões das rãs são muito maiores do que os alvéolos de vertebrados amniotas, e, consequentemente, os pulmões apresentam menor superfície relativa para trocas gasosas: a superfície respiratória de *Lithobates pipiens* é de cerca de 20 cm^2 por centímetro cúbico de ar contido nos pulmões, comparada a 300 cm^2 de área respiratória em seres humanos. O principal desafio na evolução dos pulmões não foi o desenvolvimento de uma superfície vascular interna eficiente, mas sim o mecanismo de movimentação do ar. Uma rã respira através de pressão positiva, exercendo uma força para deslocar o ar para dentro do corpo, inflando os pulmões; esse sistema contrasta com o sistema de pressão negativa dos amniotas (ver Capítulo 31). A respiração de uma rã está explicada na Figura 25.19. Em uma rã viva, em situação de repouso, é possível acompanhar os seguintes eventos: movimentos rítmicos da região gular (garganta) ocorrem continuamente antes que os movimentos dos flancos indiquem que os pulmões estejam sendo esvaziados e novamente preenchidos.

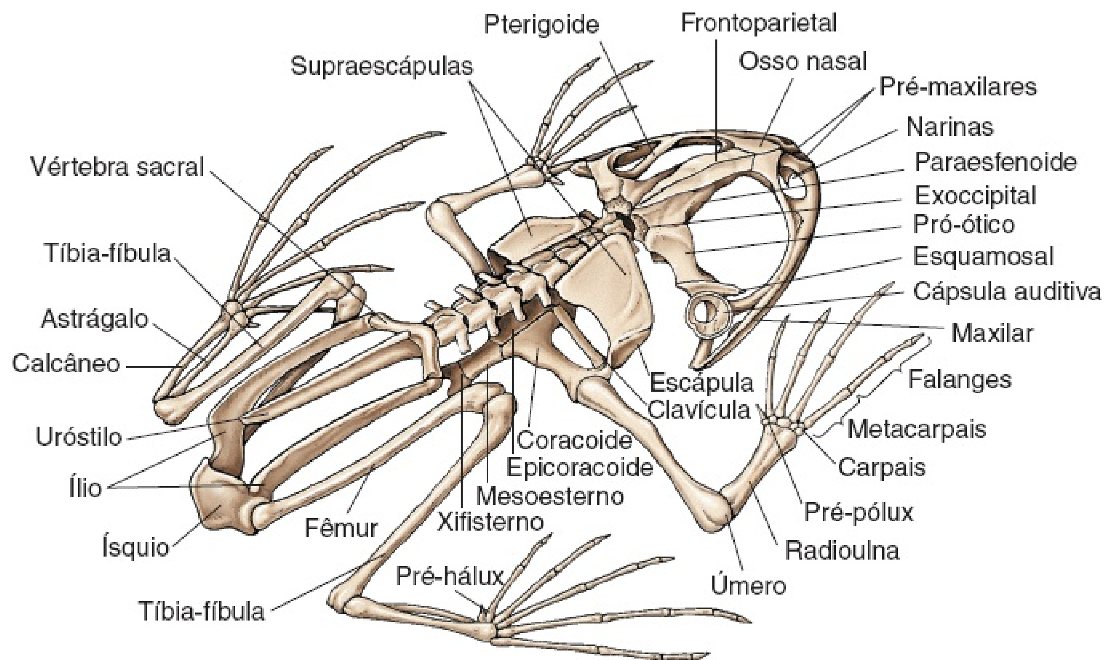


Figura 25.18 Esqueleto de uma rã-touro, *Rana catesbeiana*.

As **cordas vocais**, localizadas na **laringe**, ou caixa vocal, são muito mais desenvolvidas nos machos do que nas fêmeas. Uma rã produz som por meio da passagem de ar para frente e para trás através das cordas vocais, localizadas entre os pulmões e um par de grandes sacos vocais no assoalho da boca. Estes últimos também atuam como caixas de ressonância nos machos, que se utilizam da voz para atrair parceiras. A maioria das espécies tem padrões de som exclusivos.

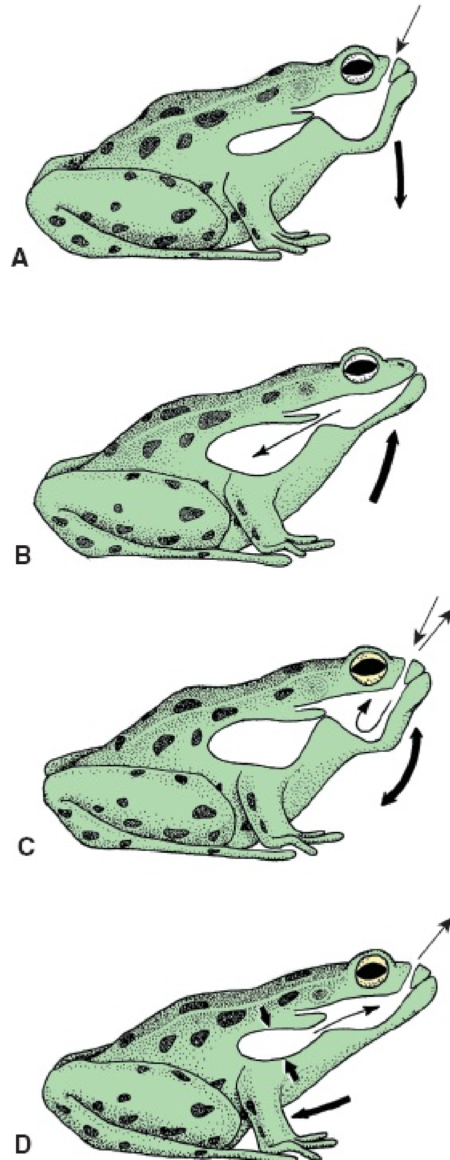


Figura 25.19 A respiração de uma rã. As rãs respiram através de pressão positiva que infla seus pulmões,

forçando o ar para dentro deles. **A.** O assoalho da boca é abaixado, puxando o ar para dentro através das narinas. **B.** Com as narinas fechadas e a glote aberta, a rã força o ar para dentro dos pulmões elevando o assoalho da boca. **C.** Com a glote fechada, a cavidade da boca pode ventilar ritmicamente por algum tempo. **D.** Os pulmões são esvaziados por meio da contração da musculatura da parede do corpo e pela retração elástica dos pulmões.

Circulação

A circulação dos anfíbios é um sistema fechado de artérias e veias que servem uma vasta rede periférica de capilares, por meio da qual o sangue é propelido por uma única bomba, o coração (ver Capítulo 31). Em relação aos peixes, as principais diferenças de circuito envolvem a mudança da respiração branquial para a pulmonar. A perda das brânquias representou a eliminação de um importante obstáculo ao fluxo do sangue no circuito arterial, mas a respiração pulmonar implica dois novos desafios evolutivos. O primeiro é o surgimento de um circuito sanguíneo para os pulmões. Como já vimos, esse problema foi solucionado pela conversão do sexto arco aórtico em artérias pulmonares para abastecer os pulmões e pelo desenvolvimento de novas veias que reconduzem o sangue oxigenado para o coração (Capítulo 31). O segundo desafio evolutivo foi a separação da circulação pulmonar do restante da circulação corporal, de forma que o sangue oxigenado pelos pulmões seja enviado para o corpo (circuito sistêmico) e o sangue venoso desoxigenado retorne dos tecidos para os pulmões (circuito pulmonar). Os tetrápodes resolveram esse problema desenvolvendo uma subdivisão na região central do coração, originando uma bomba de pressão dupla que abastece cada um desses circuitos. Entretanto, essa subdivisão é apenas parcial nos anfíbios e na maioria dos répteis; aves e mamíferos têm o coração completamente subdividido em dois átrios e dois ventrículos.

O coração das rãs (Figura 25.20) apresenta dois átrios distintos e um único ventrículo. O sangue oriundo do corpo (circuito sistêmico) penetra primeiramente em uma grande câmara, o seio venoso, a partir da qual é aspirado para dentro do átrio direito. O átrio esquerdo recebe sangue oxigenado proveniente dos pulmões e da pele. Os átrios direito e esquerdo contraem-se assincronicamente; dessa forma, mesmo sendo o **ventrículo** uma câmara simples (não dividida), o sangue oxigenado e o sangue venoso praticamente não se misturam ao serem impulsionados para essa câmara. Quando o ventrículo se contrai, o sangue pulmonar oxigenado mergulha dentro do circuito sistêmico, enquanto o sangue sistêmico desoxigenado é lançado no circuito pulmonar. Essa separação sanguínea é auxiliada pela **válvula espiral**, que divide as correntes sistêmica e pulmonar no **cone arterial** (Figura 25.20), e pela diferença de pressão nos vasos pulmonares e sistêmicos que emergem do cone arterial.

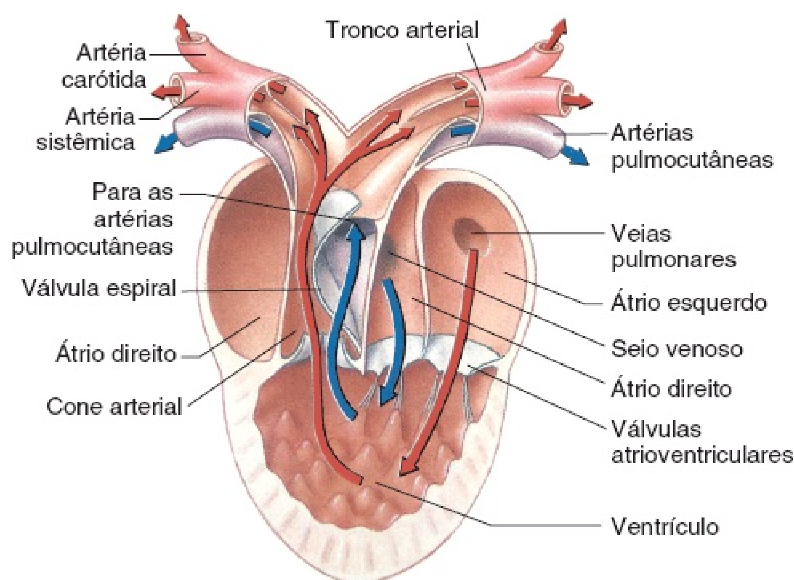


Figura 25.20 Estrutura do coração de uma rã. *Setas vermelhas*, sangue oxigenado. *Setas azuis*, sangue desoxigenado.

Alimentação e digestão

Como a maioria dos anfíbios, as rãs adultas são carnívoras, alimentando-se de insetos, aranhas, minhocas, lesmas, caramujos, centopeias e tudo mais que se movimente e seja pequeno o suficiente para ser engolido inteiro. Eles abocanham as presas em movimento com sua língua protrátil, que é presa à região anterior da boca e tem a extremidade posterior livre. Essa extremidade livre é altamente glandular, produzindo uma secreção pegajosa que adere à presa. Quando os dentes estão

presentes no pré-maxilar, no maxilar e no vômer, estes não têm o papel de mastigação, mas sim prender a presa. O trato digestivo de anfíbios adultos é relativamente curto, uma característica da maioria dos carnívoros, produzindo uma variedade de enzimas voltadas à digestão de proteínas, carboidratos e gorduras.

As larvas dos anuros (girinos) são geralmente herbívoras, alimentando-se de algas de água doce e outros nutrientes de origem vegetal; elas têm um trato digestivo relativamente longo, já que a digestão de matéria vegetal requer fermentações demoradas para que as substâncias úteis sejam absorvidas.

Sistema nervoso e sentidos especiais

Três partes fundamentais do encéfalo – o telencéfalo, que coordena o olfato, o mesencéfalo, que coordena a visão, e o rombencéfalo, que coordena a audição e o equilíbrio – demonstram tendências evolutivas dramáticas nos tetrápodes (Capítulo 33). A cefalização aumenta com ênfase no processamento de informação pelo encéfalo e a correspondente perda da independência dos gânglios espinais, capazes apenas de comportamentos estereotipados de reflexo. Não obstante, uma rã com o encéfalo lesado, mas com a medula espinal intacta, mantém uma postura corporal normal e consegue perfeitamente levantar a pata para se livrar de uma eventual irritação na pele.

O telencéfalo (Figura 25.21) contém o centro do olfato, que assume importância mais significativa na terra para a detecção de partículas odoríferas diluídas no ar. O olfato é um dos sentidos especiais dominantes entre as rãs. O restante do telencéfalo, o cérebro, é pouco importante nos anfíbios; em contrapartida, as atividades integrativas mais complexas das rãs ocorrem nos lóbulos ópticos do mesencéfalo. O rombencéfalo é dividido em um cerebelo e em um bulbo posterior (mielencéfalo). O cerebelo (Figura 25.21), que coordena o equilíbrio e os movimentos, não é bem desenvolvido nos anfíbios. Todos os neurônios sensoriais, exceto os relacionados com a visão e o olfato, passam pelo bulbo, localizado na extremidade anterior da medula espinal. Ali se encontram os centros dos reflexos auditivos, da respiração, da deglutição e do controle vasomotor.

Classificação da Classe Amphibia

Ordem Gymnophiona (do grego *gymnos,* nu, + *ophioneos*, de cobra) **(Apoda): cecílias.** Corpo alongado, desprovido de membros e cinturas escapular e pélvica; escamas dérmicas presentes na pele de alguns representantes; cauda curta ou ausente; 95 a 285 vértebras; pantropical; três famílias, 34 gêneros, aproximadamente 190 espécies.

Ordem Urodela (do grego *oura,* cauda, + *delos,* evidente)

(Caudata): salamandras. Corpo com cabeça, tronco e cauda bem definidos; escamas ausentes; geralmente dois pares de membros de tamanhos semelhantes; 10 a 60 vértebras; predominantemente holárticos; 9 famílias atuais, 70 gêneros, aproximadamente 620 espécies.

Ordem Anura (do grego *an,* sem, + *oura,* cauda)

(Salientia): sapos e rãs. Cabeça e tronco fusionados; cauda e escamas ausentes; dois pares de membros; boca grande; pulmões; 6 a 10 vértebras incluindo o uróstilo (cóccix); cosmopolitas, predominantemente tropicais; 49 famílias, 406 gêneros, aproximadamente 5.970 espécies.

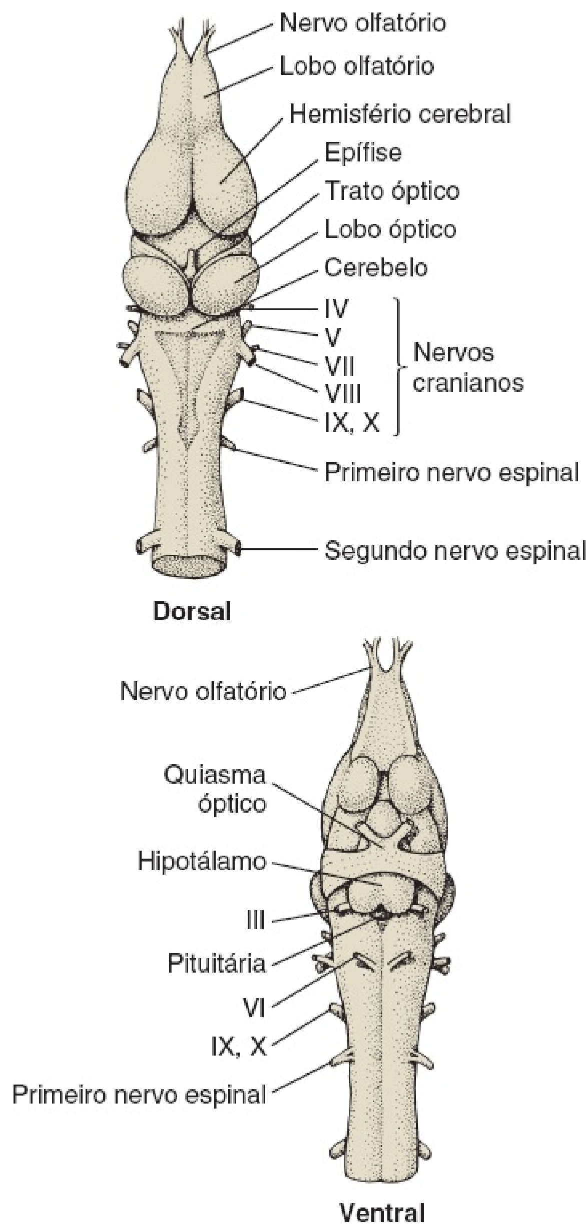


Figura 25.21 Encéfalo de uma rã, em vistas dorsal e ventral.

A evolução de uma existência semiterrestre pelos anfíbios exigiu uma reorganização das prioridades dos receptores sensoriais com vistas ao ambiente terrestre. O sistema de linha lateral (acústico-lateral) sensível à pressão, característico dos peixes, permanece somente nas larvas aquáticas dos anfíbios, bem como em algumas espécies de hábito estritamente aquático. Esse sistema não é eficiente no ambiente terrestre, pois foi desenvolvido para detectar objetos através de ondas de pressão refletidas no meio aquático.

O ouvido de um sapo é uma estrutura simples, em comparação com os padrões dos amniotas: uma orelha média fechada externamente por uma **membrana timpânica** (tímpano) e contendo uma **columela** (homóloga ao estribo dos mamíferos) que transmite vibrações para a orelha interna (Figura 25.22). Esta última contém um **utrículo**, a partir do qual emergem três canais semicirculares, e um **sáculo** contendo um divertículo, ou **lagena**. A lagena é parcialmente recoberta por uma **membrana tectórica,** cuja estrutura lembra muito a cóclea dos mamíferos (ver Capítulo 33). Na maioria das rãs, essa estrutura é sensível a sons de baixa frequência que não excedem 4.000 Hz (ciclos por segundo); nas rãs-touro, a frequência de resposta principal situa-se na faixa de 100 a 200 Hz, que corresponde à energia do chamado grave de um macho.

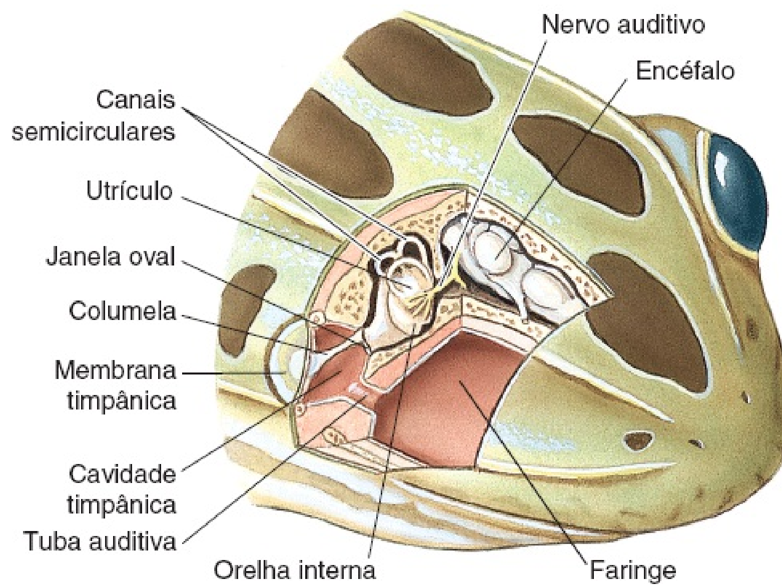


Figura 25.22 Corte da cabeça de um sapo expondo a estrutura do ouvido. As vibrações sonoras são transmitidas a partir da membrana timpânica para a orelha interna por intermédio da columela. A tuba auditiva permite o equilíbrio da pressão entre a cavidade timpânica e a faringe.

A visão é o sentido especial dominante de muitos anfíbios (a maior parte das cecílias cegas são exceções). Muitas modificações sobre o padrão ancestral dos olhos aquáticos ocorreram para o seu uso no meio aéreo. As glândulas lacrimais e as pálpebras mantêm os olhos úmidos, livres da poeira e protegidos de lesões. Como a córnea está exposta ao ar, ela representa uma superfície de refração importante, assumindo boa parte da função do cristalino no direcionamento dos raios luminosos e focalização da imagem na retina. Como nos peixes, a acomodação (ajuste do foco para objetos próximos e distantes) se dá pela movimentação do cristalino. Quando em descanso, ao contrário da maioria dos peixes, os olhos dos anfíbios estão ajustados para objetos distantes, e o cristalino é movimentado para frente para focalizar objetos próximos.

A manutenção de uma imagem nítida na retina para objetos em aproximação ou afastamento requer acomodação, um processo que ocorre de várias formas diferentes entre os vertebrados. Os olhos dos peixes ósseos e das lampreias, em estado de descanso, são ajustados para visão próxima; para focalizar objetos distantes, o cristalino é deslocado para trás. Nos anfíbios, tubarões e serpentes, o olho em estado de relaxamento está ajustado para objetos distantes, e o cristalino é movimentado para *a frente* para focalizar objetos próximos. Nas aves, mamíferos e em todos os répteis (exceto as serpentes), o cristalino acomoda-se por meio da alteração de sua curvatura, em vez de movimentar-se no sentido anterior ou posterior. Em repouso, o olho desses animais está ajustado para a visão a distância e, para focalizar objetos próximos, a curvatura do cristalino é aumentada por compressão (ou, em alguns casos, relaxamento), assumindo uma forma arredondada.

A **retina** contém **cones** e **bastonetes,** os últimos sendo responsáveis pela distinção de cores (ver Capítulo 33). A íris contém músculos circulares e radiais bem desenvolvidos, e pode expandir ou contrair sua abertura (a pupila) rapidamente para ajustar-se às alterações de luminosidade. A pálpebra superior do olho é fixa, mas a inferior dobra-se em uma **membrana nictitante** capaz de mover-se através da superfície ocular (Figura 25.23). Os sapos e rãs são geralmente dotados de boa visão, o que é crucial para animais que dependem de uma fuga rápida para evitarem seus vários predadores, bem como de movimentos acurados para capturarem presas que se movem rapidamente.

Outros receptores sensoriais incluem receptores táteis e químicos na pele, papilas gustativas na língua e no palato, além de um epitélio olfatório bem desenvolvido revestindo a cavidade nasal.

Reprodução

Como os sapos e as rãs são animais ectotérmicos, eles se reproduzem, se alimentam e crescem somente durante as estações quentes. Um dos primeiros instintos após o período de dormência é a reprodução. Na primavera, os machos vocalizam de forma intensa e ruidosa para atrair as fêmeas. Quando seus ovos estão maduros, as fêmeas entram na água e são agarradas pelos machos em um processo denominado **amplexo** (Figura 25.24), em que os ovos são fertilizados externamente (após serem expelidos pela fêmea). Enquanto a fêmea libera os ovos, o macho expele esperma sobre eles para fertilizá-los. Após a fertilização, as camadas gelatinosas absorvem água e incham. Os ovos são depositados em grandes massas, que geralmente

permanecem ancoradas na vegetação.

Um ovo fertilizado (zigoto) inicia seu desenvolvimento quase imediatamente (Figura 25.25). Por divisões celulares repetitivas (clivagens), um zigoto se transforma em uma esfera oca de células (blástula). A blástula sofre gastrulação e continua a diferenciar-se até formar um embrião dotado de um primórdio de cauda. Entre 2 e 21 dias, dependendo da temperatura, um girino eclode das membranas gelatinosas protetoras que envolviam o ovo original fecundado.

No momento da eclosão, um girino apresenta uma cabeça distinta, tronco e uma cauda comprimida. Sua boca encontra-se na superfície ventral da cabeça e conta com mandíbulas queratinizadas para raspar a vegetação associada ao substrato duro. Posteriormente à boca, encontra-se um disco adesivo para aderir ao substrato. Na sua frente existem duas depressões profundas, que mais tarde darão origem às narinas. As protuberâncias em ambos os lados da cabeça, mais tarde, converter-se-ão em brânquias externas. Há três pares de brânquias externas, que mais tarde se tornarão brânquias internas cobertas por uma aba de pele (opérculo) em cada lado. Do lado direito, o opérculo funde-se totalmente com a parede do corpo; entretanto, do lado esquerdo, uma pequena abertura, o espiráculo (do latim *spiraculum*, orifício de ar), permanece. A água flui através do espiráculo depois de entrar na boca e passar pelas brânquias internas. Os membros posteriores aparecem primeiro durante a metamorfose, enquanto os membros anteriores permanecem temporariamente ocultos por dobras do opérculo. A cauda é reabsorvida. O intestino sofre um sensível encurtamento. A boca passa por transformações até atingir a estrutura da boca de um adulto. Os pulmões desenvolvem-se, e as brânquias são reabsorvidas (Figura 25.25). As rãs-leopardo geralmente completam sua metamorfose em 3 meses, enquanto as rãs-touro levam 2 ou 3 anos para completar o processo.

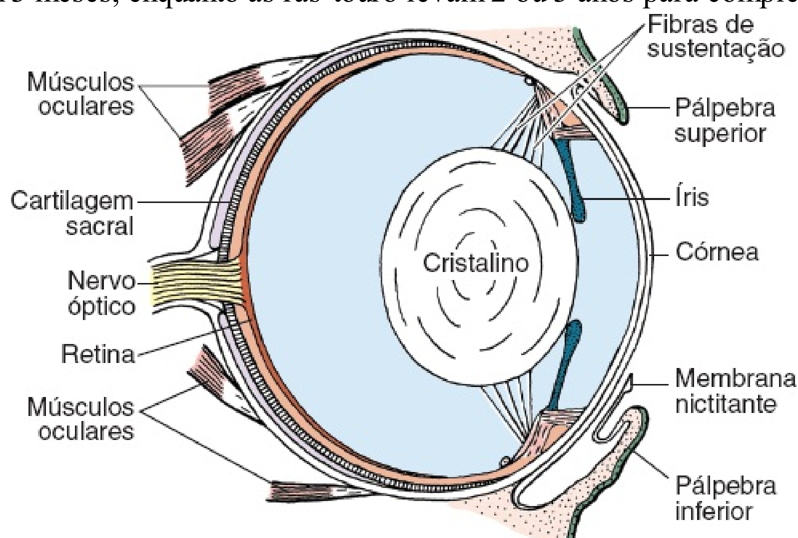


Figura 25.23 Olho de anfíbio.



Figura 25.24 Um macho de perereca-verde, *Hyla cinerea*, agarra uma fêmea, de tamanho maior, durante a estação reprodutiva em um pântano na Carolina do Sul. O amplexo é mantido até que a fêmea libere seus ovos. Como a maioria das pererecas, estas podem mudar de cor de forma rápida; aqui, o macho, normalmente verde, escureceu durante o amplexo.

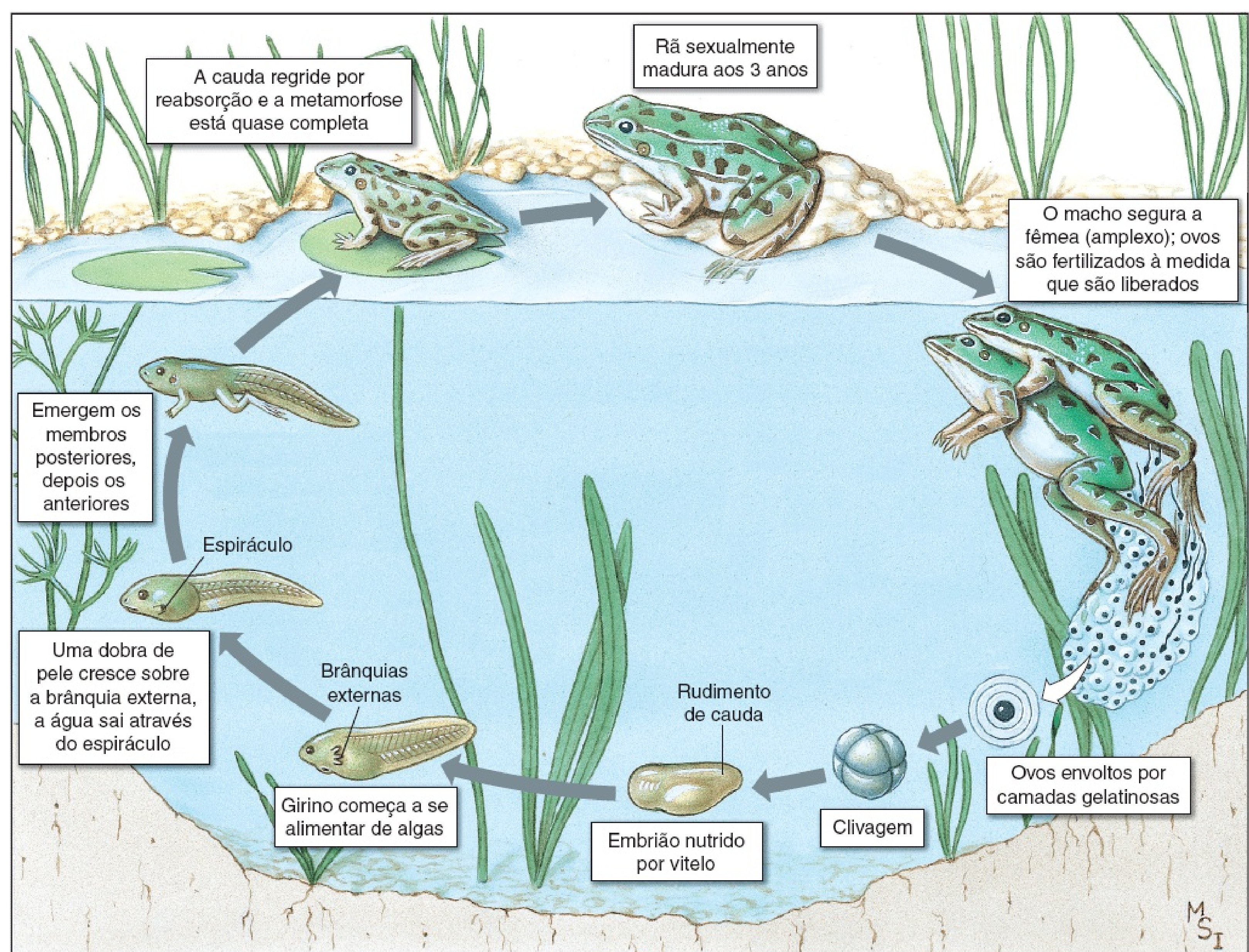


Figura 25.25 Ciclo de vida de uma rã-leopardo, *Lithobates pipiens*. A clivagem e os diversos estágios embrionários ocorrem dentro dos ovos revestidos por uma camada gelatinosa e organizados em blocos ou massas, como ilustrado no lado direito da figura. A clivagem e os estágios embrionários são ilustrados individualmente e em escala desproporcionalmente grande para enfatizar detalhe estrutural.

A história de vida recém-descrita é típica da maioria dos anuros de zonas temperadas, mas apenas um dos vários padrões alternativos exibidos por anuros tropicais. Algumas estratégias reprodutivas notáveis estão ilustradas na Figura 25.26. Algumas espécies depositam seus ovos em massas de espuma que flutuam na superfície da água; outras depositam os ovos em folhas pendendo sobre as lagoas e riachos, nos quais os girinos caem naturalmente ao eclodirem; algumas, ainda, desovam em tocas úmidas ou na água acumulada nas câmeras de algumas bromélias (plantas epífitas no dossel das florestas tropicais).

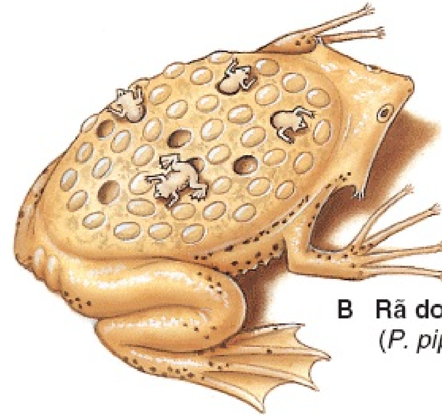
Enquanto a maioria dos anuros abandona os ovos, alguns, como os dendrobatídeos tropicais (uma família que inclui espécies muito venenosas), cuidam de seus ovos. Quando os girinos eclodem, eles rastejam sobre o dorso dos pais, e são carregados por estes por períodos variáveis de tempo (Figura 25.26C). Os girinos das rãs-de-darwin desenvolvem-se em pequenas rãs na bolsa vocal de seus progenitores (Figura 25.26D), enquanto as rãs australianas de incubação gástrica desenvolvem-se no estômago de suas mães. Os sapos marsupiais carregam seus ovos em desenvolvimento dentro de uma bolsa de pele localizada no dorso (Figura 25.26A). Em uma espécie do Suriname (Figura 25.26B), o macho e a fêmea realizam *loopings* durante o acasalamento, de forma que os ovos e o esperma são acomodados no pequeno espaço que permanece entre o dorso da fêmea e o ventre do macho; assim, o macho pressiona os ovos fertilizados contra o dorso da fêmea, que desenvolve uma camada incubadora esponjosa que, finalmente, se dissolve logo após a eclosão dos juvenis.

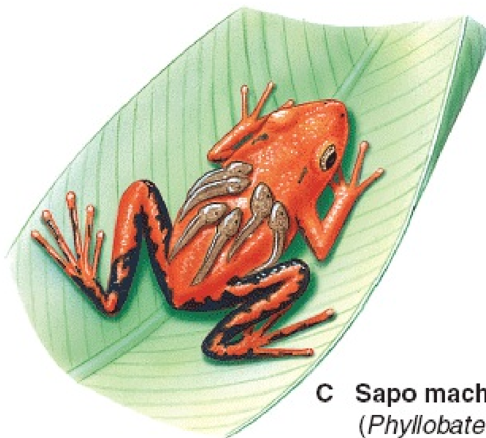
No gênero tropical *Eleutherodactylus*, extremamente diverso, o acasalamento ocorre em terra, e pequenas rãs

completamente formadas eclodem dos ovos; o estágio larval aquático é eliminado, libertando essas rãs de uma associação obrigatória com lagoas ou riachos. Uma espécie porto-riquenha *E. jasperi* desenvolveu uma fertilização interna e dá a luz à sua prole.

Nos anuros, a migração está correlacionada com os hábitos reprodutivos. Os machos geralmente retornam a uma lagoa ou a um riacho em um momento anterior à chegada das fêmeas, que eles atraem por meio de sua vocalização (canto). Algumas salamandras também têm um forte instinto ligado à sua área de origem; voltando a cada ano para se reproduzirem na mesma lagoa, guiadas por sinais olfatórios. O estímulo inicial para a migração é, em muitos casos, atribuível a um ciclo sazonal das gônadas combinado a alterações hormonais que aumentam a sensibilidade às mudanças de temperatura e umidade.







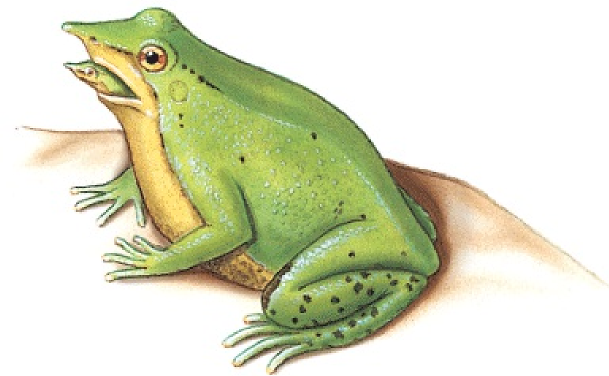


Figura 25.26 Estratégias reprodutivas incomuns de algumas espécies de anuros. **A.** As fêmeas de rã-marsupial da América do Sul, *Flectonotus pygmeaus*, carrega as larvas em desenvolvimento em uma bolsa dorsal. **B.** Fêmea de uma espécie do Suriname (*Pipa* sp., família Pipidae), que carrega os ovos imersos no tecido esponjoso especializado que desenvolve em seu dorso; os juvenis emergem e se afastam nadando, quando termina o desenvolvimento. **C.** Dendrobatídeo macho da espécie *Phillobates bicolor* carrega girinos aderidos ao seu dorso. **D.** Girinos de *Rhinoderma darwinii* desenvolvem-se dentro do saco vocal do macho; quando estão completamente metamorfoseados, as pequenas rãs jovens rastejam para fora da boca do pai, que se abre, permitindo que eles saiam.

Resumo

Os anfíbios são vertebrados ectotérmicos primitivamente quadrúpedes, com pele glandular e respiram por pulmões, brânquias e/ou pela pele. Eles representam um dos dois ramos principais da filogenia dos tetrápodes, o segundo sendo composto pelos amniotas. Os anfíbios modernos compreendem três linhagens evolutivas principais. As cecílias (ordem Gymnophiona) representam um pequeno grupo de formas alongadas e desprovidas de patas. As salamandras (ordem Urodela) são anfíbios

que preservam a cauda, muitos mantendo também o padrão corporal generalizado de quatro apêndices locomotores de seus ancestrais da Era Paleozoica. Os sapos e rãs (ordem Anura) compõem o maior grupo de anfíbios atuais, e os adultos são especializados para um modo de locomoção aos saltos.

A maioria dos anfíbios tem um ciclo de vida composto por duas fases distintas, iniciando-se com uma larva aquática que, mais tarde, sofre metamorfose para dar origem aos adultos terrestres, que por sua vez retornam à água para depositar seus ovos. Algumas rãs, salamandras e cecílias apresentam desenvolvimento direto, suprimindo o estágio larval; algumas cecílias desenvolveram um modo de reprodução por viviparidade. As salamandras são os únicos anfíbios atuais que incluem espécies perenibranquiadas, que retêm uma morfologia larval permanente durante toda a vida, eliminando completamente a fase terrestre. A condição perenibranquiada é obrigatória em algumas espécies, mas outras se metamorfoseiam em uma forma terrestre se a água da lagoa onde vivem vier a evaporar por completo.

Embora os anfíbios tenham desenvolvido adaptações relacionadas com a fase larval de seu ciclo de vida, as adaptações das formas terrestres adultas são particularmente notáveis. Em todos os anfíbios, as trocas de gases respiratórios se dão através de uma pele porosa, sendo na maioria dos casos complementada pelos pulmões. Curiosamente, as salamandras de hábitos terrestres mais acentuados não têm pulmões, enquanto, em algumas formas aquáticas, os pulmões representam as principais estruturas respiratórias. A vida na terra também exigiu a evolução de um esqueleto reforçado e com adaptações aos hábitos terrestres, evidenciados na estruturação das costelas, cinturas e membros. As características derivadas dos sistemas auditivo e visual associadas a regiões específicas do encéfalo dos anfíbios facilitam a percepção sensorial em terra.

A despeito de suas adaptações para a vida terrestre, os adultos e os ovos de todos os anfíbios necessitam de ambientes frescos e úmidos, caso não disponham de lagoas nem riachos propriamente ditos. Os ovos e a pele dos adultos não dispõem de proteções efetivas contra condições climáticas extremas (frio, calor ou estiagens), restringindo muito a diversificação adaptativa dos anfíbios a ambientes de temperatura moderada e com água em abundância.

Questões de revisão

1. Como as diferenças características entre os ambientes aquático e terrestre influenciaram na evolução inicial dos tetrápodes?
2. Descreva os diferentes modos de respiração dos anfíbios. Que paradoxo as salamandras da família Amphiumidae e os pletodontídeos terrestres apresentam com relação à associação dos pulmões à vida terrestre?
3. A evolução do membro tetrápode foi um dos eventos mais importantes na história dos vertebrados. Descreva a suposta sequência de sua evolução.
4. Compare os padrões gerais do ciclo de vida das salamandras com os das rãs. Qual desses grupos tem a maior variedade de mudanças evolutivas de um padrão ancestral representado por um ciclo de vida bifásico?
5. Dê o significado literal do nome Gymnophiona. Que animais se incluem nessa ordem de anfíbios, qual a sua aparência e onde eles vivem?
6. Quais são os significados literais dos nomes Urodela e Anura? Quais as principais características que distinguem os membros dessas duas ordens?
7. Descreva o comportamento reprodutivo de uma salamandra típica de florestas.
8. Como a pedomorfose foi importante para a diversificação evolutiva das salamandras?
9. Descreva o tegumento de uma rã. Como são produzidas as várias cores desses animais?
10. Descreva a circulação dos anfíbios.
11. Explique como o telencéfalo, o mesencéfalo, o rombencéfalo e suas estruturas sensoriais associadas se desenvolveram para atender às demandas sensoriais para a vida dos anfíbios em terra.
12. Descreva brevemente o comportamento reprodutivo das rãs. De que formas importantes as rãs-leopardos (*Lithobates pipiens*) e as salamandras-pigmeus (*Desmognathus wrighti*) diferem em sua reprodução?

    Para aprofundar seu raciocínio. No contexto de "escala natural" do século 19, os anfíbios atuais eram considerados remanescentes de vertebrados terrestres arcaicos amplamente suplantados por formas "superiores", como as aves e os mamíferos. Não obstante, espécies de anfíbios são frequentemente mais abundantes e apresentam maior longevidade evolutiva do que espécies desses grupos. De que formas os anfíbios estão adaptados para atingir essa longevidade

evolutiva?

Referências selecionadas

Clack, J. A. 2002. Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods. Bloomington, Indiana, Indiana University Press. *Um relato confiável das evidências paleontológicas a respeito da origem dos tetrápodes.*

Conant, R., and J. T. Collins. 1998. A field guide to reptiles and amphibians: eastern and central North America. The Peterson field guide series. Boston, Houghton Mifflin Company. *Versão atualizada de um guia de campo popular; ilustrações coloridas e mapas de distribuição para todas as espécies.*

Daeschler, E. B., N. H. Shubin, and F. A. Jenkins, Jr. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. Nature **440:**757-763. *Descreve* Tiktaalik, *um fóssil intermediário entre os peixes de nadadeira lobada e tetrápodes.*

Duellman, W. E., and L. R. Trueb. 1994. Biology of amphibians. Baltimore, Johns Hopkins University Press. *Importante e abrangente livro de referências com informações sobre os anfíbios, amplamente ilustrado e referenciado.*

Exbrayat, J. M. (ed.). 2006. Reproductive biology and phylogeny of Gymnophiona (caecilians). Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc. *Aborda de maneira confiável a biologia das cecílias*.

Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green, and W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **297:**1-370. *Uma filogenia para os anfíbios existentes derivada de uma grande compilação de caracteres morfológicos e moleculares.*

Halliday, T. R., and K. Adler (eds.). 2002. Firefly encyclopedia of reptiles and amphibians. Toronto, Canada, Firefly Books. *Excelente e confiável trabalho de referência com ilustrações de alta qualidade.*

Heatwole, H., ed. 1995–2012. Amphibian biology. Baulkham Hills, Australia. Surrey Beatty and Sons. *Os primeiros 10 volumes de uma série permanente que abrange a biologia dos anfíbios de maneira bastante detalhada.*

Jamieson, B. G. M. (ed.). 2003. Reproductive biology and phylogeny of Anura. Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc. *Abrange de forma detalhada a biologia reprodutiva e a diversificação evolutiva inicial de rãs e sapos.*

Lannoo, M. (ed.). 2005. Amphibian declines: the conservation status of United States species. Berkeley, California, University of California Press. *Uma pesquisa sobre a situação da discussão sobre os anfíbios americanos.*

Lewis, S. 1989. Cane toads: an unnatural history. New York, Dolphin/Doubleday. *Tendo como base um filme pedagógico e divertido com o mesmo título, esse livro descreve a introdução dos sapos-cururus em Queensland, Austrália, e as consequências inesperadas da explosão de sua população nesse local. "Se Monty Python se juntasse com o National Geographic, o resultado seria* Cane Toads."

Petranka, J. W. 1998. Salamanders of the United States and Canada. Washington, DC, Smithsonian Institution Press. *Aborda de maneira completa a história de vida e ecologia das salamandras americanas e canadenses.*

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitsky, and K. D. Wells. 2004. Herpetology, ed. 3. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall. *Um livro didático geral e atual sobre herpetologia.*

Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. Chicago, University of Chicago Press. *A Costa Rica abriga uma diversidade de espécies de anuros, cecílias e salamandras. Cursos oferecidos pela Organização para Estudos Tropicais proporcionam aos acadêmicos uma oportunidade de estudar esta fauna de anfíbios.*

Sever, D. M. (ed.). 2003. Reproductive biology and phylogeny of Urodela (Amphibia). Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc. *Uma revisão detalhada da biologia reprodutiva e das relações evolutivas entre as salamandras.*

Stebbins, R. C., and N. W. Cohen. 1995. A natural history of amphibians. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Tratamento global da biologia dos anfíbios, enfatizando adaptações fisiológicas, ecologia, reprodução, comportamento e um capítulo de conclusão sobre o declínio dos anfíbios.*

Vitt, L.J., and J. P. Caldwell. 2008. Herpetology: an introduction to the biology of amphibians and reptiles, ed. 3. San Diego, Academic Press. *Um livro didático geral e atual sobre herpetologia.*

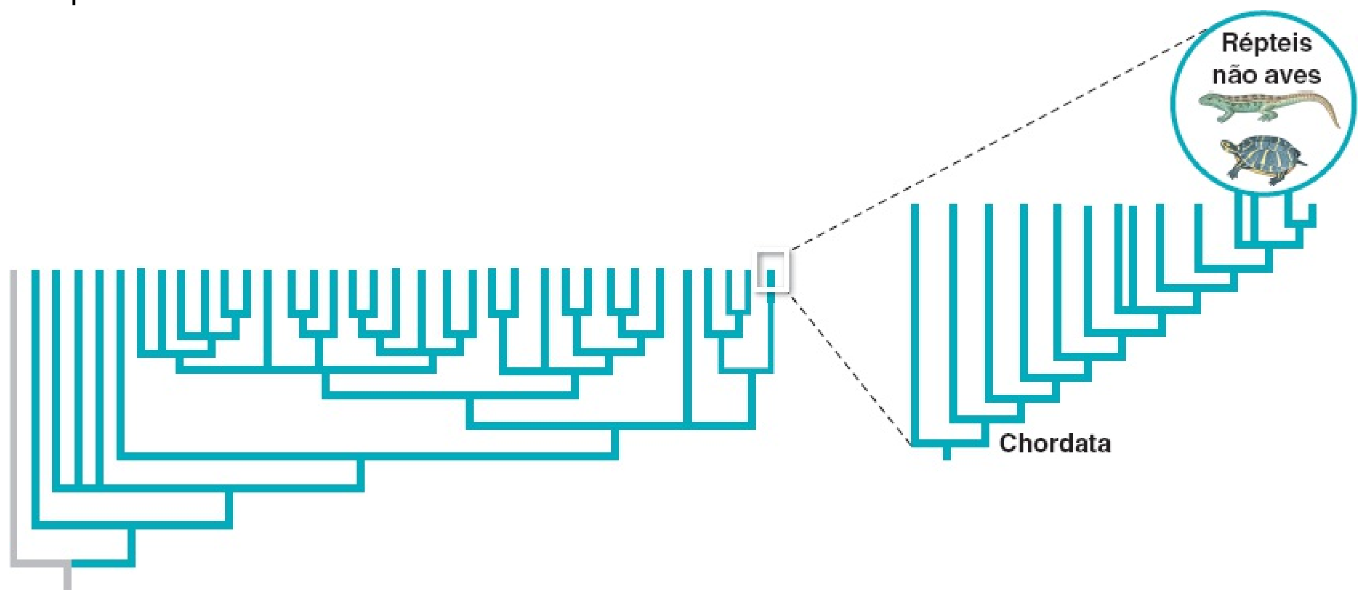
CAPÍTULO 26

A Origem dos Amniota e os Répteis Não Aves*



Eclosão de um dragão-de-komodo (*Varanus komodoensis*).

- **FILO CHORDATA**
  - Classe Reptilia



Envolvendo o líquido

Os anfíbios, com membros bem desenvolvidos, sistemas respiratório e sensorial reprojetados e modificações do esqueleto pós-craniano para sustentar o corpo no ar, realizaram uma conquista notável da vida em terra. Entretanto, seus ovos sem casca, sua pele delgada e úmida e suas larvas geralmente branquiadas mantiveram seu desenvolvimento perigosamente ligado à água.

Um ancestral de um clado contendo os répteis não voadores, as aves e os mamíferos, desenvolveu um ovo mais bem adaptado às condições secas terrestres. Esse ovo com casca, talvez mais do que qualquer outra adaptação, libertou os primeiros répteis do ambiente aquático ao eliminar a dependência do processo do desenvolvimento na água ou de ambientes úmidos. Na realidade, o estágio de "habitante de poça" não foi eliminado, mas encapsulado dentro de uma série de membranas extraembrionárias, que proporcionaram um suporte completo ao desenvolvimento do embrião. Uma membrana, o âmnio, envolve uma cavidade de líquido, a "poça", que protege o embrião em desenvolvimento. Um outro saco membranoso, o alantoide, serve tanto como uma superfície respiratória quanto como uma câmara para armazenar os resíduos nitrogenados. Envolvendo essas duas membranas, existe uma terceira, o córion, através da qual o oxigênio e o dióxido de carbono passam livremente. Finalmente, envolvendo e protegendo tudo isso, há uma casca porosa.

Com os últimos laços à reprodução aquática rompidos, a conquista da terra pelos vertebrados ficou assegurada. Os tetrápodes paleozoicos que desenvolveram esse padrão reprodutivo eram ancestrais de um arranjo monofilético único denominado Amniota, nomeado em alusão à mais interna das três membranas embrionárias, o âmnio. Antes do fim da Era Paleozoica, os amniotas já tinham divergido nas múltiplas linhagens que deram origem a todos os répteis não voadores, às aves e aos mamíferos.

A classe parafilética Reptilia (L. *repto*, rastejar) (ver adiante) inclui quase 9.500 espécies (aproximadamente 320 espécies nativas dos EUA e do Canadá) ocupando uma grande variedade de *habitats* aquáticos e terrestres, em muitos dos quais são diversas e abundantes. Não obstante, talvez os répteis sejam mais bem lembrados pelo que eles já foram uma vez e não pelo que são agora. A Era dos Répteis na Era Mesozoica, que durou mais de 165 milhões de anos, viu a diversificação de linhagens reptilianas em uma impressionante variedade de formas aquáticas e terrestres. Entre essas, estavam os dinossauros herbívoros e carnívoros, muitos de estatura imensa e aparência incrível, que dominaram a vida animal terrestre. Então, durante uma extinção maciça no fim da Era Mesozoica, muitas linhagens reptilianas se extinguiram. Entre as que sobreviveram àquela extinção estão os répteis atuais. Uma dessas linhagens inclui duas espécies de tuataras (*Sphenodon*) da Nova Zelândia, os únicos sobreviventes de um grupo cujos demais representantes desapareceram há 100 milhões de anos. Os seus parentes vivos mais próximos, os lagartos e as serpentes, diversificaram-se muito após a Era Mesozoica. A morfologia, a fisiologia e o comportamento de alguns répteis atuais, especialmente dos lagartos, são provavelmente mais semelhantes aos dos primeiros amniotas do que qualquer outro grupo de vertebrados. Na próxima seção, discutiremos a origem dos amniotas, sua diversificação em vários grupos e adaptações a uma vida terrestre totalmente independente da água.

ORIGEM E EVOLUÇÃO INICIAL DOS AMNIOTAS

Como mencionado no prólogo deste capítulo, os amniotas constituem um grupo monofilético que surgiu e se diversificou na Era Paleozoica superior. A maioria dos zoólogos concorda que os amniotas são mais aparentados aos antracossauros, um grupo de **anamniotas** (vertebrados desprovidos de âmnio) do período Carbonífero inferior. Os antracossauros eram mais bem adaptados à vida terrestre do que a grande maioria dos demais anamniotas, e por vezes chegaram a ser confundidos com os répteis primitivos. É provável que sua dieta fosse principalmente constituída de insetos, que tiveram grande diversificação durante o Carbonífero. O grupo *Diadectes* é o candidato mais provável a grupo-irmão dos amniotas; curiosamente, esses animais podem ter sido os únicos tetrápodes anamniotas herbívoros que já existiram. Os primeiros amniotas eram pequenos e semelhantes a lagartos, mas, no Permiano inferior, diversificaram-se em formas numerosas, diversas em morfologia, biologia alimentar e no uso do *habitat* (Figura 26.1).

A diversificação inicial dos amniotas resultou em três padrões de aberturas (fenestras) na região temporal do crânio. Os crânios **anápsidos** (Gr. *an*, sem, + *apsis*, arco) não têm aberturas na região temporal, atrás da **órbita** (abertura no crânio para o olho); assim, a região temporal do crânio é completamente recoberta por ossos dérmicos (Figura 26.2). Essa morfologia craniana estava presente nos primeiros amniotas. Ela também ocorre em um grupo atual, as tartarugas, embora a condição anápsida nas tartarugas provavelmente tenha evoluído de forma secundária a partir de ancestrais dotados de fenestras temporais. Dois outros clados de amniotas, Diapsida e Synapsida, representam derivações evolutivas independentes da condição ancestral anápsida.

O crânio **diápsido** (Gr. *di*, duplo, + *apsis*, arco) tem duas aberturas temporais: um par localizado na região lateral inferior, e um segundo par localizado sobre o par inferior, no teto do crânio e separado do primeiro par por um arco ósseo

(Figura 26.2). Os crânios diápsidos caracterizam as aves e todos os amniotas tradicionalmente conhecidos como “répteis”, à exceção das tartarugas (ver Figura 26.1). Em muitos diápsidos atuais (lagartos, serpentes e aves), um ou ambos os arcos ósseos e suas respectivas aberturas se perderam, talvez para favorecer a cinese craniana (ver Figura 26.13). Os primeiros diápsidos deram origem a quatro clados morfologicamente distintos. Os **lepidossauros** incluem os lagartos, as serpentes e os tuataras. Os **arcossauros** incluem os dinossauros, pterossauros, além das aves e crocodilianos. Discutimos a origem e a evolução inicial das aves no Capítulo 27. Um terceiro e menor clado, representado pelos **sauropterígios**, inclui vários grupos aquáticos extintos, cujos representantes mais famosos são os grandes plesiossauros, dotados de pescoços longos (Figura 26.1). Os **ictiossauros**, representados por formas aquáticas fósseis semelhantes a golfinhos (Figura 26.1), formam um quarto clado de diápsidos. O posicionamento do quinto clado, as **tartarugas**, é controverso, embora tratemos esses animais como membros altamente modificados do clado Diapsida. A morfologia das tartarugas é um complexo de características ancestrais e derivadas que sofreu muito poucas alterações desde que esses animais surgiram no registro fóssil no período Triássico, há cerca de 220 milhões de anos. Todas as tartarugas, inclusive as primeiras formas fósseis, não tinham fenestras temporais e têm sido consideradas as únicas descendentes dos Parareptilia, um grupo primitivo de anápsidos. Entretanto, outras evidências morfológicas e moleculares publicadas ao longo dos últimos 20 anos posicionam as tartarugas dentro do clado dos diápsidos, sugerindo que os dois pares de fenestras temporais característicos desse grupo teriam sido perdidos precocemente na evolução das tartarugas. As relações das tartarugas com os demais diápsidos são obscuras; a morfologia do tegumento e do esqueleto apendicular sugere afinidades com os lepidossauros, mas evidências genéticas apontam para um relacionamento mais próximo com os arcossauros.

A terceira condição de fenestração craniana é a **sinápsida** (Gr. *syn*, junto, + *apsis*, arco), caracterizada por um único par de aberturas temporais localizadas na região laterodorsal do crânio e margeada por um arco ósseo (Figura 26.2). Essa conformação ocorre em um clado que inclui os mamíferos e seus parentes fósseis, os terápsidos e os pelicossauros (Figura 26.1). Os sinápsidos foram o primeiro grupo de amniotas a passar por uma extensa diversificação adaptativa e foram os grandes amniotas dominantes na Era Paleozoica superior. A evolução dos mamíferos é discutida no Capítulo 28.

Qual teria sido o significado funcional das aberturas temporais para os primeiros amniotas? Nas formas atuais, essas aberturas são ocupadas por grandes músculos que elevam (fecham) a mandíbula. As modificações na musculatura mandibular poderiam refletir uma mudança na modalidade de alimentação por sucção, presente em vertebrados aquáticos, para a alimentação em meio terrestre, que requer músculos mais poderosos, capazes de exercer maior pressão estática empregada em determinadas funções mecânicas, como cortar matéria vegetal com os dentes anteriores ou macerar o alimento com os dentes posteriores. Os amniotas apresentam uma variação muito maior em sua biologia alimentar do que os anamniotas, e a herbivoria é comum em muitas de suas linhagens. Embora não se saiba ao certo o significado funcional da evolução das aberturas temporais dos amniotas, está claro que a expansão da musculatura adutora das mandíbulas representou um evento importante. Mesmo entre as tartarugas, que não têm fenestras temporais, projeções e reentrâncias na região temporal do crânio fornecem espaço para acomodação de músculos adutores.

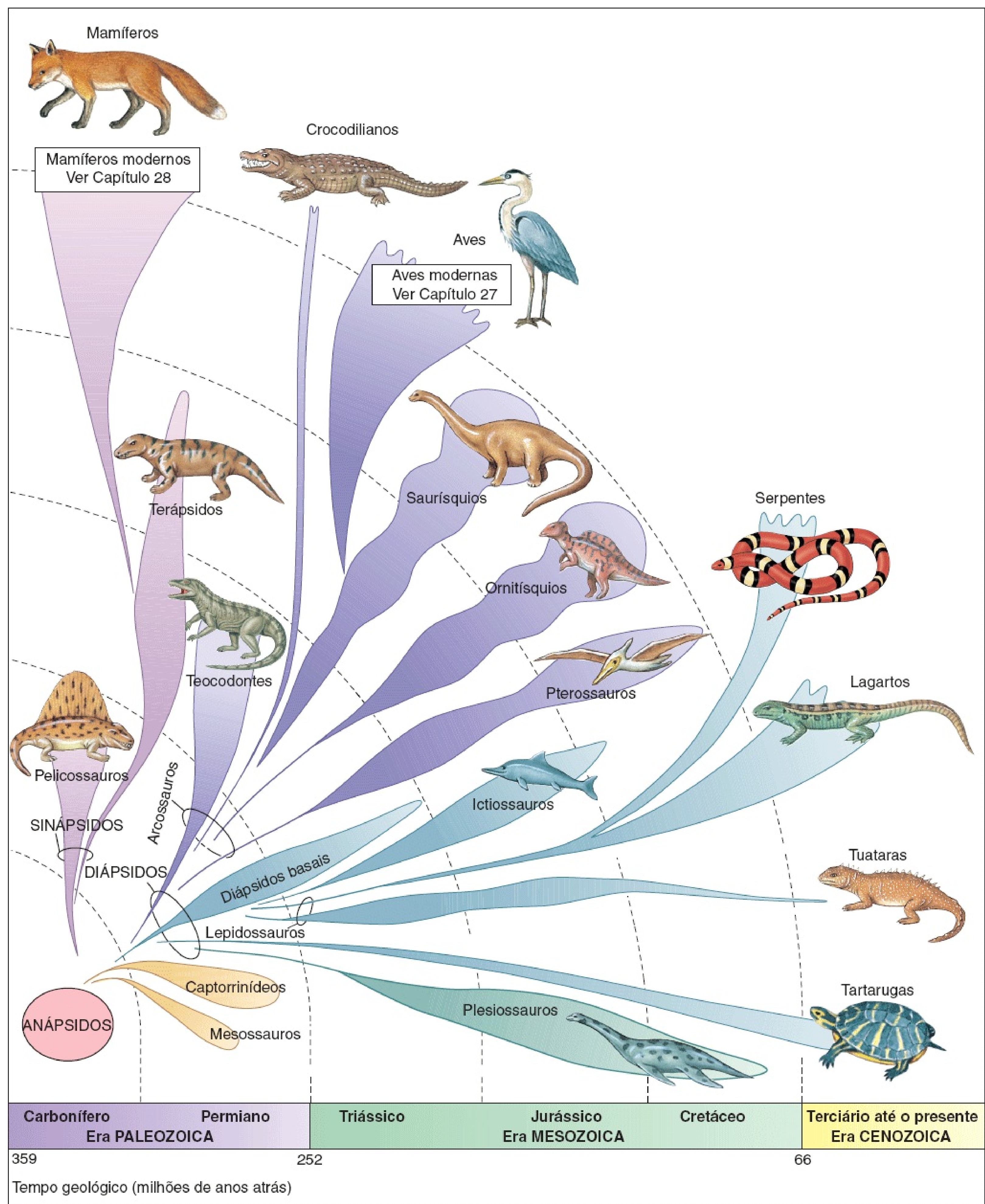


Figura 26.1 Evolução dos amniotas. Os primeiros amniotas desenvolveram um ovo amniótico, uma novidade evolutiva que permitiu aos amniotas explorar *habitats* mais secos. Os amniotas atuais, que incluem os répteis, as

aves e os mamíferos, evoluíram de uma linhagem de formas de pequeno porte e semelhantes a lagartos, que conservavam um padrão craniano anápsido similar ao dos primeiros tetrápodes anamniotas. Uma linhagem que descendeu dos primeiros amniotas tinha um padrão craniano sinápsido e deu origem aos mamíferos modernos. As aves, os escamados e os crocodilianos tinham um padrão craniano diápsido. As tartarugas tinham um crânio anápsido, embora nesse caso essa conformação tenha evoluído independentemente.

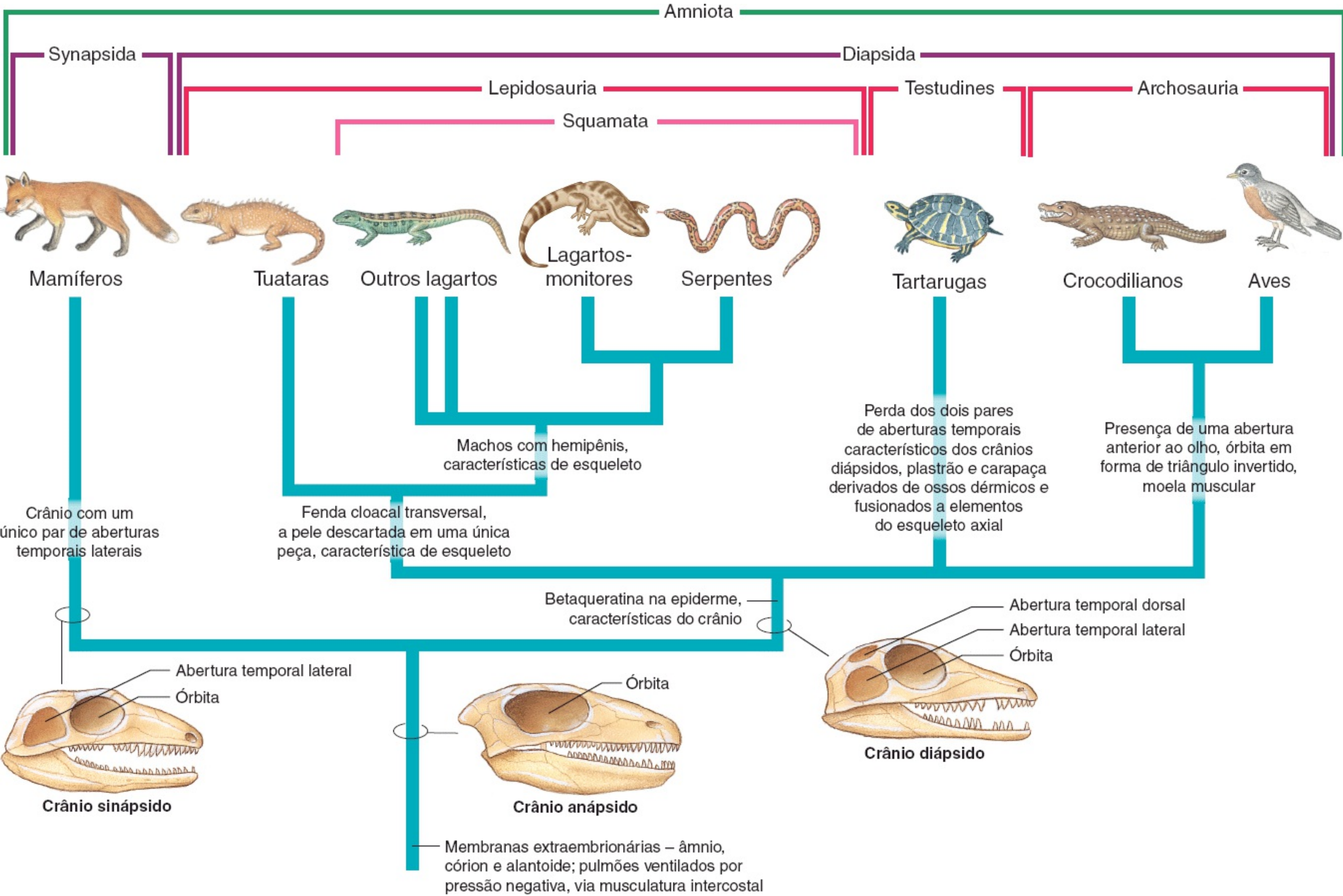


Figura 26.2 Cladograma dos Amniota atuais mostrando os grupos monofiléticos. Os crânios representam a condição ancestral dos três grupos. Os crânios dos diápsidos e sinápsidos atuais são frequentemente muito modificados pela perda ou fusão de ossos cranianos, que obscurece a condição ancestral. O crânio representativo dos anápsidos é o de *Nyctiphruetus* do período Permiano Superior; para os diápsidos, de *Youngina*, do Permiano Superior; para os sinápsidos, de *Aerosaurus*, um pelicossauro do período Permiano Inferior. As relações entre as tartarugas e os demais répteis são controversas: alguns pesquisadores as consideram arcossauros; outros as consideram lepidossauros ou o táxon-irmão vivo de todos os outros amniotas.

Adaptações dos amniotas

Os caracteres derivados dos amniotas incluem um ovo amniótico, ventilação através de contrações da musculatura intercostal, pele resistente à dessecação, além de características esqueléticas da cabeça, cintura escapular e do tornozelo. Essas e outras características morfológicas e fisiológicas permitiram que os amniotas fossem mais enérgicos e tivessem maior sucesso ao explorar *habitats* terrestres secos do que os anamniotas (especialmente os anfíbios modernos).

Ovo amniótico. Todos os amniotas caracterizam-se por ovos dotados de quatro membranas extraembrionárias, o **âmnio**, o **alantoide**, o **córion** e o **saco vitelino** (Figura 26.3). O âmnio envolve o embrião em fluido, proporcionando um meio aquoso para seu crescimento. As excretas metabólicas são armazenadas em uma estrutura saculiforme representada pelo alantoide. O córion envolve todos os elementos que compõem o ovo e, assim como o alantoide, é altamente vascularizado. Por isso, tanto o córion quanto o alantoide compreendem eficientes superfícies respiratórias para eliminação do dióxido de carbono e absorção

de oxigênio. A maioria dos ovos amnióticos tem uma casca mineralizada, mas frequentemente flexível, embora muitos lagartos, serpentes e a grande maioria dos mamíferos não depositem ovos com casca. A casca forma um suporte mecânico importante e, especialmente para as aves, uma barreira semipermeável que permite a passagem de gases, mas limita a perda de água. Como os ovos dos anamniotas, ovos amnióticos têm um saco vitelino para armazenamento de nutrientes (ver Capítulo 8), mas essa estrutura tende a ser mais desenvolvida nos amniotas. Nos mamíferos marsupiais e placentários, o saco vitelino não armazena vitelo, mas pode formar uma placenta temporária ou persistente para transferência de nutrientes, gases e excretas entre a mãe e o embrião. Em muitas espécies de amniotas, o desenvolvimento do embrião se dá no interior do trato reprodutivo da fêmea, fornecendo proteção ainda maior contra predadores, desidratação e potencial para que a mãe controle as principais necessidades nutricionais e ainda outras fisiológicas do embrião.

Como o ovo amniótico evoluiu? É tentador considerar o ovo amniótico como *o* ovo terrestre. Entretanto, muitos anfíbios depositam seus ovos no meio terrestre; por outro lado, muitos ovos amnióticos, como os das tartarugas, devem ser enterrados em solo úmido ou depositados em lugares de grande umidade. Mesmo assim, os ovos amnióticos podem permanecer em locais de aridez insuportável para qualquer espécie de anfíbio e está claro que essa inovação evolutiva representou um fator fundamental para o sucesso dos tetrápodes no ambiente terrestre. É possível que a maior vantagem seletiva do ovo amniótico seja que ele permitiu o desenvolvimento de embriões maiores e de crescimento mais rápido. O suporte dos ovos dos anamniotas é fornecido por uma camada gelatinosa espessa. Essa camada não é adequada à sustentação de ovos grandes, e limita a difusão do oxigênio para dentro do ovo. Uma hipótese sugere que o primeiro passo na evolução do ovo amniótico consistiu na substituição do revestimento gelatinoso pela casca, que forneceu melhor suporte e maior eficiência de difusão do oxigênio. Adicionalmente, o cálcio da casca pode ser absorvido pelo embrião em desenvolvimento, abastecendo-o de um elemento fundamental para a formação do esqueleto. Essa hipótese é sustentada por estudos de fisiologia que demonstram que os embriões das espécies com os menores ovos amnióticos conhecidos exibem taxas metabólicas cerca de 3 vezes superiores às de embriões de anamniotas com ovos de tamanho semelhante.

Todos os amniotas têm fecundação interna e suas larvas são desprovidas de brânquias. Uma vez que a casca constitui uma barreira física que impede a fertilização pelos espermatozoides, a presença do ovo amniótico depende da fecundação interna em um momento anterior à formação da casca. Entre os amniotas, a fecundação interna se dá com o auxílio de um órgão copulador. Exceções a essa regra são os tuataras e a maioria das aves, em que a transferência de esperma do macho para a fêmea se faz por contato cloacal. O órgão copulatório mais comum entre os amniotas é o pênis, derivado da parede cloacal, que parece ser também mais uma das inovações dos amniotas.

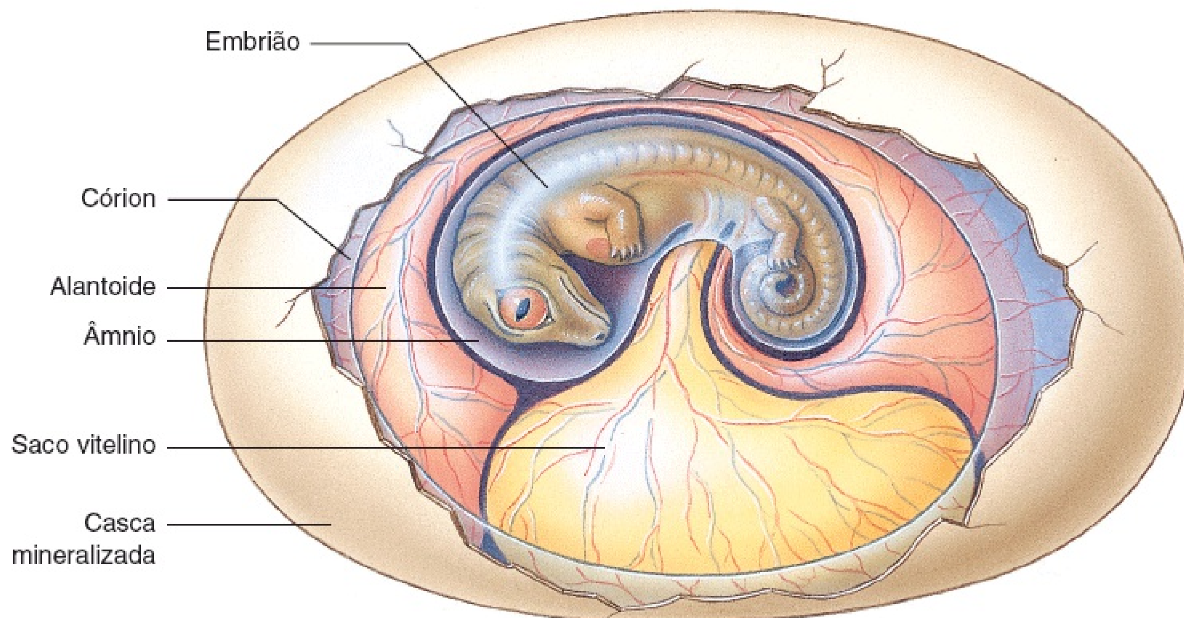


Figura 26.3 Ovo amniótico. O embrião se desenvolve internamente ao âmnio, enquanto o líquido amniótico o amortece e protege. O alimento provém do vitelo contido no saco vitelino, enquanto os resíduos metabólicos são armazenados no alantoide. Ao longo do desenvolvimento, o alantoide funde-se ao córion, uma membrana que reveste a superfície interna da casca; ambas as membranas são supridas de vasos sanguíneos que auxiliam nas

trocas gasosas respiratórias através da casca porosa. Por constituir um sistema fechado e autossuficiente, esse tipo de ovo é também frequentemente chamado de ovo "cledoico" (Gr. *kleidoun*, fechar).

Pele mais grossa e impermeável. Os anfíbios precisam manter sua pele delgada constantemente umedecida para permitir trocas gasosas eficientes. Entretanto, essa pele os torna vulneráveis à desidratação e a traumas físicos. Nos amniotas, nota-se uma mudança radical na morfologia da pele, que abandona a função respiratória. Embora a pele tenha estrutura extremamente variável entre os amniotas atuais e os tetrápodes anamniotas, a pele dos primeiros tende a ser muito mais espessa, queratinizada e menos permeável à água. Uma grande variedade de estruturas compostas de queratina, como escamas (Figura 26.4), pelos, penas e garras, projeta-se da pele dos amniotas. A queratina protege a pele de traumas físicos; a perda de água através da pele é limitada pela presença de lipídios hidrofílicos. Uma característica única no clado Reptilia (aves e répteis não voadores) consiste em uma epiderme dotada de uma forma dura de queratina denominada betaqueratina. As escamas características dos répteis, formadas principalmente por betaqueratina, oferecem proteção contra o desgaste em ambientes terrestres. Essas escamas epidérmicas não são homólogas às escamas dos peixes, que são estruturas dérmicas, predominantemente ósseas (ver Figura 29.2).

Nos crocodilianos, as escamas permanecem durante toda a vida, crescendo gradualmente para compensar o desgaste. Em lagartos e serpentes, uma nova camada de epiderme queratinizada se forma abaixo da camada antiga, que é então descartada periodicamente. As tartarugas adicionam novas camadas de queratina sob as camadas antigas dos escudos placoides, que são escamas modificadas. Os crocodilianos e muitos lagartos (como os sincídeos, por exemplo) têm placas ósseas, denominadas **osteodermos** (Figura 26.4), localizadas na derme, subjacentes às escamas queratinizadas. A derme possui cromatóforos (Capítulo 29), células dotadas de pigmentos que conferem a muitos lagartos e serpentes suas tonalidades coloridas. Essa camada é utilizada na fabricação de artigos de couro de jacarés e serpentes (especialmente bolsas e sapatos caros), muito apreciados no mercado, o que pode ser um problema para a conservação desses animais.

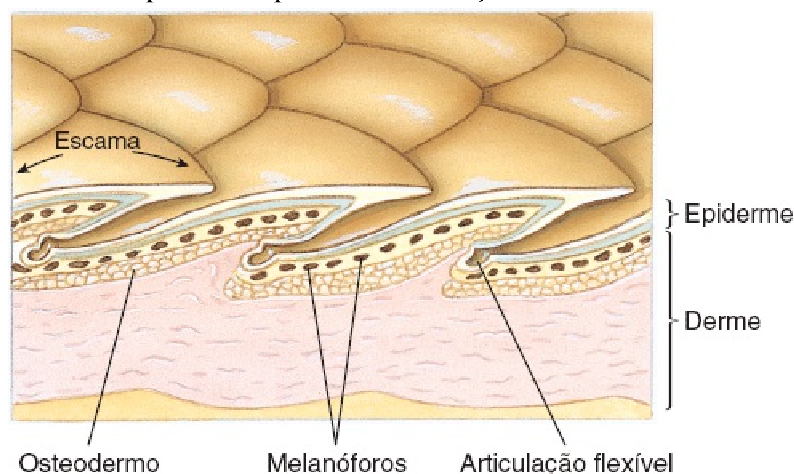


Figura 26.4 Corte da pele de um réptil mostrando escamas queratinizadas sobrepostas na epiderme, além de osteodermos ósseos na derme.

A queratina e os compostos de gordura da pele limitam sua capacidade como superfície de trocas gasosas – assim, diferentemente de muitos anfíbios, poucos amniotas utilizam a pele como principal órgão respiratório. As trocas gasosas dos amniotas se processam principalmente nos pulmões, cuja área respiratória é consideravelmente maior do que aquela dos anamniotas.

Ventilação pulmonar através de contrações da musculatura intercostal. Os pulmões dos amniotas são muito mais desenvolvidos do que os dos anfíbios; comparativamente, os pulmões dos amniotas têm superfície de absorção muito maior (ver Figura 31.21) e são ventilados por um mecanismo diferente. Essas mudanças refletem a alta demanda metabólica dos amniotas, além da baixíssima permeabilidade de sua pele para servir como superfície de trocas gasosas.

Os anfíbios, assim como os peixes que realizam respiração aérea, inflam seus pulmões *empurrando* o ar para dentro destes a partir das cavidades oral e da faringe (ver Figura 31.22). Em contraste com esse sistema, os amniotas *puxam* o ar para dentro dos pulmões **(aspiração)** através da expansão da caixa torácica utilizando a musculatura intercostal (associada às costelas) ou deslocando o fígado (utilizando para isso outros complexos musculares) no sentido posterior. É provável que essa transição de um padrão de ventilação por pressão positiva para um padrão de ventilação por pressão negativa tenha exercido

alguma influência na evolução dos apêndices dos amniotas. Entre os primeiros tetrápodes, a musculatura intercostal era empregada na locomoção, produzindo ondulações laterais do eixo do corpo em uma movimentação sinusoidal não muito diferente do movimento de natação das enguias (Capítulo 24). O aumento e a reorganização mecânica dos membros permitiram o desenvolvimento de uma locomoção mais eficiente entre os amniotas, particularmente considerando as formas de maior tamanho corporal, ao passo que a musculatura intercostal passou a atuar principalmente na função de ventilação pulmonar. Entretanto, é importante ressaltar que os membros não representam uma condição indispensável à locomoção terrestre, já que alguns amniotas, como serpentes e cobras-de-duas-cabeças (anfisbenas), são formas extremamente bem-sucedidas em terra, mesmo sendo totalmente desprovidas de membros! Embora os pulmões sejam os principais órgãos envolvidos nas trocas gasosas para quase todos os amniotas, outras áreas do corpo podem ser úteis. Muitas tartarugas aquáticas suplementam a respiração pulmonar com trocas gasosas realizadas na faringe e na cloaca, e muitas serpentes marinhas realizam trocas gasosas através da pele.

Mandíbulas mais fortes. As mandíbulas da maioria dos peixes são projetadas para sucção e fechamento rápido, mas geralmente são capazes de imprimir pouca força estática após a captura da presa. A alimentação por sucção não é viável para os vertebrados terrestres, e o esqueleto e os músculos das mandíbulas dos primeiros tetrápodes adaptaram-se para segurar a presa. Nos amniotas, a expansão da musculatura mandibular, frequentemente incrementada pela presença das fenestras temporais (Capítulo 25) ou reentrâncias, ofereceu maior vantagem mecânica. Também, ao contrário dos peixes, a língua dos tetrápodes é muscular e móvel, atuando na movimentação da comida dentro da boca durante a mastigação e o ato de engolir.

Sistema cardiovascular de alta pressão. Em todos os amniotas, o átrio direito, que recebe sangue desoxigenado proveniente dos tecidos corporais, é completamente separado do átrio esquerdo, que recebe sangue oxigenado proveniente dos pulmões. Os mamíferos, aves e crocodilianos também têm dois ventrículos totalmente separados (Figura 26.5); outros répteis exibem um único ventrículo dividido de forma incompleta em várias câmaras. Mesmo entre as espécies com septos ventriculares incompletos, os padrões de fluxo sanguíneo dentro do coração limitam a mistura entre o sangue arterial e o sangue venoso; portanto, todos os amniotas apresentam circulações funcionalmente separadas. Essa melhor separação de circuitos resulta em maior pressão sanguínea sistêmica nos amniotas; tipicamente, peixes e anfíbios têm pressão sistêmica variando entre 15 e 40 mmHg, em contraste com a pressão de cerca de 80 mmHg dos varanídeos (um grupo de lagartos de grande porte). A pressão mais alta representa uma adaptação de organismos terrestres ativos, em virtude de suas necessidades metabólicas mais elevadas, além do fato de que o coração deve sobrepujar a gravidade para bombear o sangue para cima.

Seria a separação incompleta, que caracteriza o coração da maioria dos répteis, um estágio meramente transicional na rota evolutiva que levou ao coração “avançado” das aves e mamíferos? Não; a separação incompleta é adaptativa para esses vertebrados, uma vez que permite que o sangue não passe pelos pulmões durante atividades em que a respiração é interrompida (p. ex., mergulho ou estivação). Assim, durante essas atividades, não há gasto de energia para bombear o sangue através das redes de capilares dos pulmões.

Excreção de compostos nitrogenados com economia hídrica. A maioria dos anfíbios elimina seus rejeitos metabólicos na forma de amônia ou ureia. A amônia é tóxica a concentrações relativamente baixas e deve ser eliminada em uma solução diluída. A excreção de amônia demanda grandes quantidades de água, e por isso não é adaptativa para vertebrados que ocupem *habitats* terrestres e secos. Os mamíferos eliminam seus rejeitos nitrogenados na forma de ureia, que se concentra nos rins (ver Capítulo 29), reduzindo a perda de água através da excreção. As aves e os répteis eliminam esses rejeitos principalmente na forma de ácido úrico. Por não ser significativamente tóxico, o ácido úrico pode ser concentrado, requerendo pouquíssima água para sua excreção. As aves e os répteis têm habilidades limitadas para concentrar a urina nos rins, de forma que a bexiga urinária recebe urina diluída. Na bexiga, água e muitos sais são reabsorvidos, e a “urina” é eliminada como massa semissólida de ácido úrico. Em muitos répteis e aves marinhas, os sais são removidos através de glândulas de sal localizadas próximo às narinas, olhos ou língua, e que secretam um fluido salobro altamente hiperosmótico em relação aos fluidos corporais.

Cérebro e órgãos sensoriais expandidos. Em todos os amniotas, o cérebro inclui um telencéfalo e um cerebelo relativamente grandes, embora esse padrão seja mais notável em aves e mamíferos. O aumento do telencéfalo está correlacionado com a integração das informações sensoriais e o controle dos músculos durante a locomoção. Os répteis e as aves têm visão

particularmente acurada, processada no lobo óptico (Figura 26.5) e muitas espécies exibem coloração brilhante e vistosa. O olfato não é muito desenvolvido em muitos répteis, mas as serpentes e alguns lagartos utilizam um sentido de olfação altamente sensível para detectar presas e parceiros sexuais. Nos lagartos e nas serpentes, o olfato tem também o suporte de órgãos de Jacobson bem desenvolvidos, que consistem em câmaras olfatórias especializadas localizadas no teto da cavidade oral (ver adiante). Alguns lagartos e algumas serpentes são capazes de detectar radiação ultravioleta ou infravermelha.

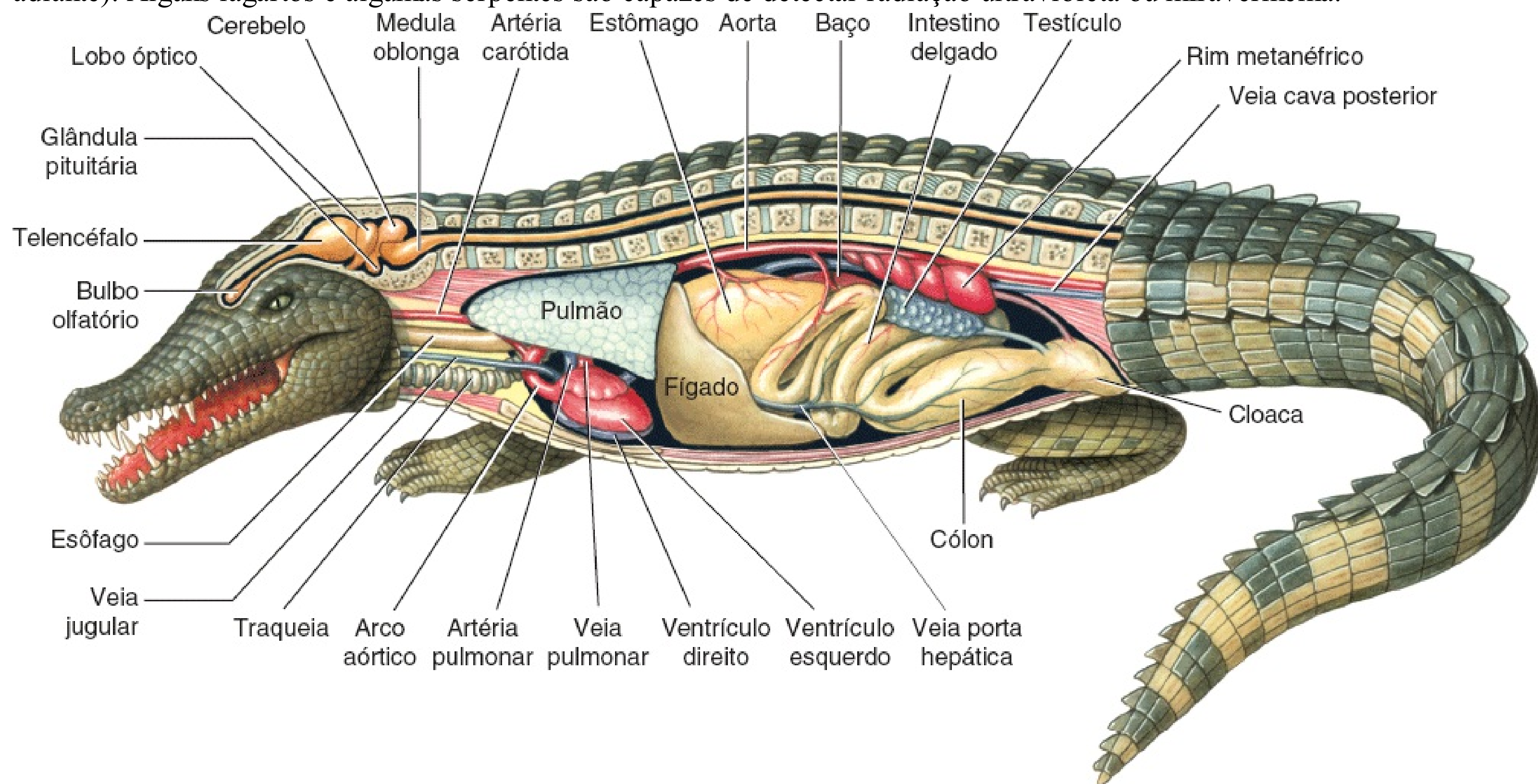


Figura 26.5 Estrutura interna de um crocodilo-macho.

Mudanças na classificação tradicional dos répteis

Com a utilização crescente da metodologia cladística em Zoologia, e devido à sua ênfase na organização hierárquica de grupos monofiléticos (ver Capítulo 10), a classificação dos amniotas tem sofrido modificações bastante relevantes. Como definido tradicionalmente, a classe Reptilia inclui as serpentes, os lagartos, os tuataras, os crocodilianos e as tartarugas, além de vários grupos extintos, como dinossauros, plesiossauros, pterossauros e os assim chamados "répteis mamaliformes", mas exclui as aves. Todavia, os répteis e as aves (excluindo os "répteis mamaliformes") compartilham vários caracteres derivados, como detalhes da morfologia craniana e do tornozelo, além da presença de betaqueratina na pele, que os unem em um grupo monofilético (Figura 26.2). Portanto, o conceito tradicional associado de "répteis" refere-se a um grupo **parafilético**, já que não inclui todos os descendentes de seu ancestral comum mais recente.

Aves e crocodilianos são grupos-irmãos; ambos são os descendentes mais recentes de um ancestral comum, sendo, portanto, mais proximamente relacionados entre si do que a qualquer outro grupo de répteis atuais. Em outras palavras, as aves e os crocodilianos formam um grupo monofilético à parte dos demais répteis e, de acordo com as regras da cladística, devem ser taxonomicamente atribuídos a um clado independente dos outros grupos de répteis. De fato, esse clado é reconhecido pelo nome de Archosauria (Figuras 26.1 e 26.2), um grupo que também inclui os dinossauros e pterossauros extintos. Os arcossauros, juntamente com seu grupo-irmão, os lepidossauros (tuataras, lagartos e serpentes), além das tartarugas, formam um grupo monofilético, designado pelos cladistas como Reptilia. É importante notar que os primeiros pelicossauros e terápsidos ancestrais dos mamíferos foram anteriormente referidos por "répteis mamaliformes". Entretanto, eles não fazem parte do clado Reptilia e não são mais chamados de répteis (ver Capítulo 28 e Figura 28.2). Aqui nós usamos Reptilia e répteis em um conceito cladístico, para incluir os grupos atuais de amniotas tradicionalmente chamados de "répteis", juntamente com as aves e todos os grupos extintos mais proximamente aparentados a esses do que aos mamíferos. O termo "répteis" é utilizado para fazer referência ao grupo parafilético que inclui as tartarugas, lagartos, serpentes, tuataras e crocodilianos atuais, além de alguns grupos extintos que incluem os plesiossauros, ictiossauros, pterossauros e dinossauros.

Esses répteis representam o tema principal do restante deste capítulo; as aves, que completam o clado Reptilia, serão tratadas no Capítulo 27.

CARACTERÍSTICAS E HISTÓRIA NATURAL DAS ORDENS REPTILIANAS

Ordem Testudines (Chelonia) | Tartarugas

As tartarugas aparecem no registro fóssil no período Triássico Superior, há cerca de 220 milhões de anos. As primeiras tartarugas eram dotadas de dentes, e sua carapaça era reduzida, mas, no restante de sua morfologia, eram animais muito semelhantes às formas atuais. Sem dentes, as mandíbulas das tartarugas modernas têm placas queratinizadas rígidas formando um bico córneo para apreender o alimento (Figura 26.6). As tartarugas são envolvidas por uma armadura (casco) que consiste em uma **carapaça** (Fr. *carapace*, a partir do espanhol *carapacho*, cobertura) dorsal e um **plastrão** (Fr. *plastron*, escudo peitoral) ventral. Esses elementos são compostos por duas camadas: uma externa, de queratina, e uma interna, óssea. A camada óssea da carapaça forma-se a partir de uma fusão entre as costelas, as vértebras e ossos dérmicos (Figura 26.7). Uma característica única das tartarugas entre os tetrápodes consiste no fato de que seus membros e cinturas situam-se em uma posição *interna* às costelas!



Figura 26.6 Tartaruga-mordedora, *Chelydra serpentina*, mostrando a ausência de dentes. Em seu lugar, as mandíbulas são recobertas por placas queratinizadas, formando um bico córneo.

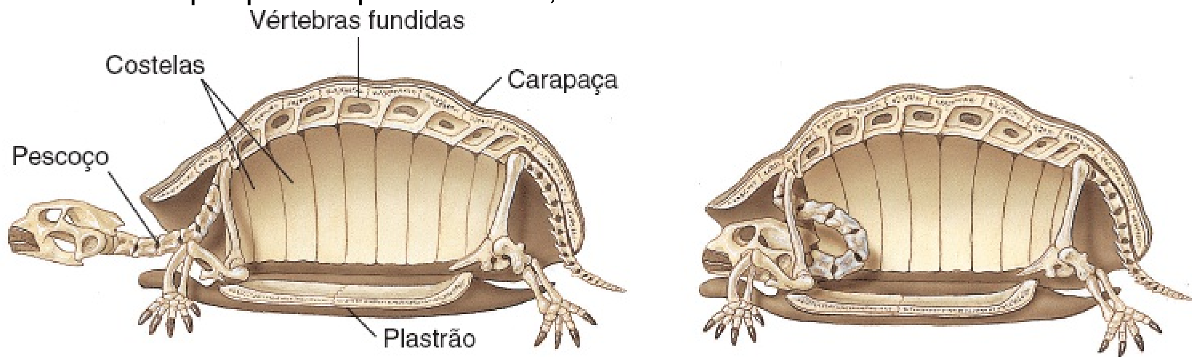


Figura 26.7 Esqueleto e casco de uma tartaruga, mostrando a fusão das vértebras e das costelas com a carapaça. O pescoço longo e flexível permite ao animal recolher a cabeça para o interior do casco como forma de proteção.

Como evoluiu o casco das tartarugas? A carapaça das tartarugas é parcialmente formada por costelas, que envolvem a escápula. Esse padrão destoa de todos os outros amniotas, nos quais a escápula posiciona-se externamente às costelas. Estudos ontogenéticos recentes revelaram que as tartarugas seguem o padrão ancestral dos amniotas nos estágios iniciais do desenvolvimento das costelas, mas, a partir de determinado momento, o crescimento dessas estruturas é redirecionado lateralmente (em vez de ventralmente) na direção da crista da carapaça (que contorna um disco que precursor da carapaça) (Figura 26.8). Adicionalmente, a parede lateral do corpo se dobra para dentro em um ponto imediatamente abaixo da crista da

carapaça, deslocando a escápula para uma posição subjacente às costelas. Nesse estágio, a carapaça ainda não está totalmente formada, apresentando uma conformação semelhante à do fóssil *Odontochelys*, do período Triássico, recentemente descoberto. Em seguida, um processo de ossificação dérmica completa a formação da carapaça da maioria das tartarugas modernas.

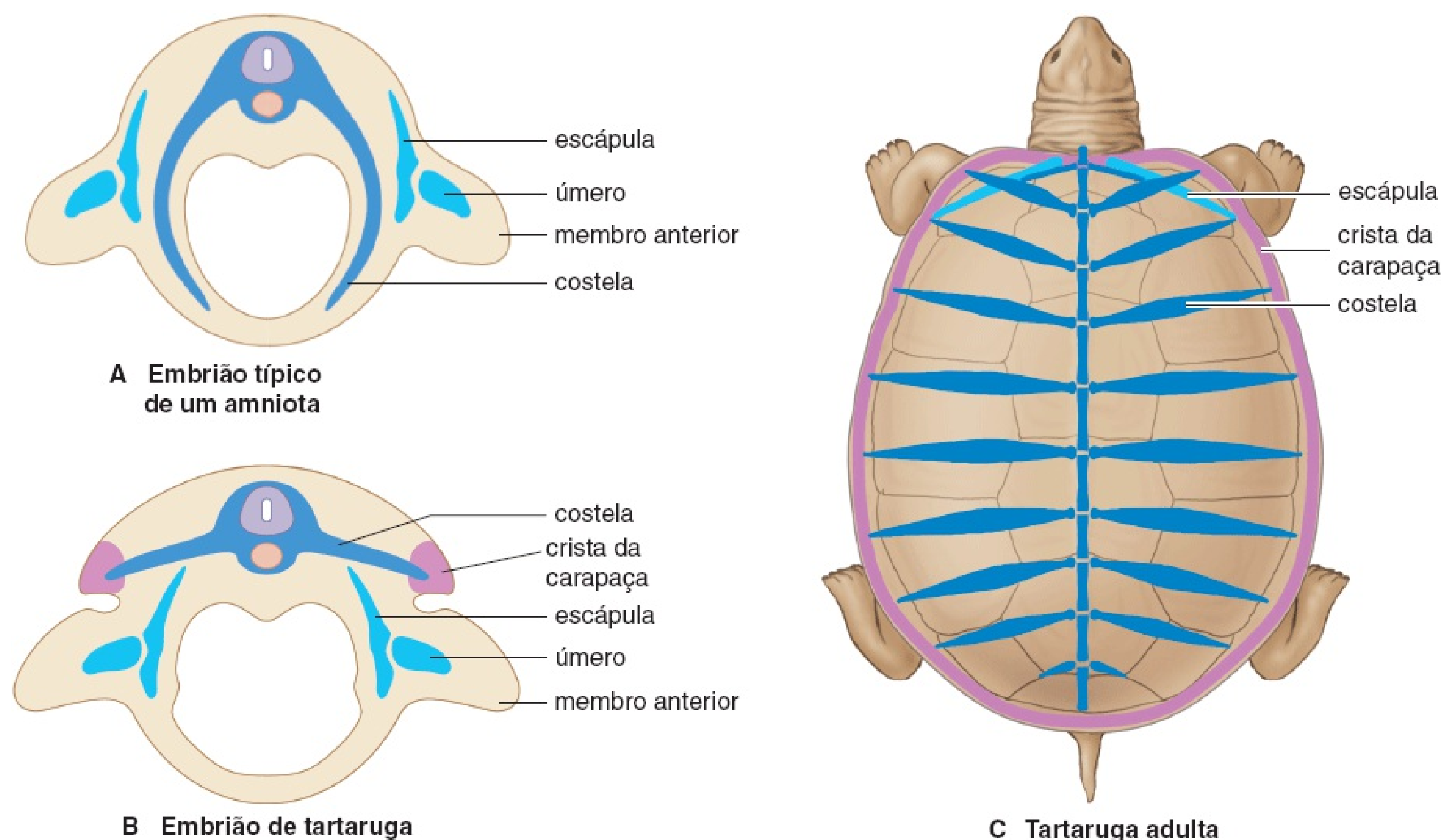


Figura 26.8 Desenvolvimento do casco das tartarugas. **A.** Na maioria dos amniotas, o crescimento das costelas ocorre no sentido ventral, deixando a escápula para fora das (lateral às) costelas. **B.** Nas tartarugas, o crescimento das costelas se dá no sentido lateral, na direção de uma crista da carapaça (em rosa), envolvendo a escápula, que assume uma posição interna às costelas. **C.** Na maioria das tartarugas modernas, as costelas fundem-se a osteodermos (Figura 26.4), formando uma carapaça óssea sólida.

Características dos répteis não voadores

- Dois membros duplicados, geralmente com cinco dedos em cada; membros vestigiais ou ausentes em muitos; **ectotérmicos**
- Corpo recoberto por **escamas epidérmicas queratinizadas** e, às vezes, placas dérmicas ósseas; tegumento com poucas glândulas
- Crânio com **um côndilo occipital** (relevo ósseo que se conecta à primeira vértebra); mandíbula de vários ossos; atlas distinto e eixo normalmente com duas vértebras sacrais
- Dentes **polifiodontes** (substituídos muitas vezes) ou ausentes (tartarugas); quando presentes, dentes normalmente **homodontes** (todos semelhantes em função e forma) com um único ponto; **moela** nos crocodilianos
- Cérebro moderadamente bem desenvolvido com cerebelo expandido; 12 pares de nervos craniais
- Olhos com visão de cores em alguns; serpentes e alguns lagartos com quimiorrecepção altamente desenvolvida usando epitélios olfatórios e o **órgão de Jacobson**; algumas serpentes com **órgãos com fossetas sensíveis ao calor**; orelha média com um único osso
- Sexos normalmente separados; mas alguns lagartos se reproduzem assexuadamente por partenogênese; fertilização interna; o órgão copulatório pode ser um **pênis, hemipênis** ou (raramente) estar ausente; sexo determinado pelos cromossomos ou pelo ambiente
- Membranas fetais do **âmnio, cório e alantoide**; ovíparos ou vivíparos; ovos com conchas coriáceas ou calcárias; embriões das espécies vivíparas nutridos pela **placenta** ou **saco vitelínico** (ovoviviparidade); cuidado parental ausente, exceto em crocodilianos; nenhum estágio larval
- Sistema excretório dos **rins metanéfricos** e ureteres que se abrem em uma cloaca; o ácido úrico é normalmente o principal resíduo nitrogenado

- Pulmões preenchidos por **aspiração** (ventilação negativa); **sem brânquias;** algumas trocas de gás complementadas com cloaca, faringe ou pele
- Coração com um seio venoso, dois átrios e um ventrículo dividido de forma incompleta em três câmaras; coração crocodiliano com um seio venoso, dois átrios e dois ventrículos; **circuitos pulmonar e sistêmico separados de forma incompleta;** células vermelhas do sangue nucleadas

Os termos "tartaruga", "jabuti" e "cágado" são aplicados de forma variável a diferentes membros da ordem Testudines. Entretanto, é correto chamar a todos os seus representantes simplesmente de tartarugas. O termo "jabuti" é frequentemente aplicado às tartarugas terrestres, especialmente às de grande porte. Muitas espécies de água doce são conhecidas como "cágados", enquanto o termo "tartaruga" é frequentemente aplicado a espécies marinhas e também a alguns representantes típicos de água doce.

Como suas costelas são fundidas à estrutura da carapaça, uma tartaruga não pode expandir a caixa torácica para respirar, como fazem os outros amniotas. Alternativamente, as tartarugas empregam determinados músculos abdominais e peitorais como um "diafragma". O ar é puxado para dentro dos pulmões através da contração da musculatura apendicular lateral, que resulta no aumento da cavidade do corpo. A expiração também é um processo ativo que se faz pela retração da cintura escapular para dentro do casco, comprimindo as vísceras e expulsando o ar dos pulmões. A respiração é visível pelo movimento de fole das dobras de pele localizadas entre os membros e o casco. A movimentação dos membros durante a locomoção também auxilia na ventilação pulmonar. Muitas tartarugas aquáticas podem obter oxigênio pelo bombeamento de água para dentro e para fora da cavidade da boca e da cloaca, regiões densamente vascularizadas; quando estão inativas, essa atividade permite que elas permaneçam submersas por longos períodos.

Embora o cérebro das tartarugas seja pequeno, nunca ultrapassando 1% do peso do corpo, o telencéfalo desses animais é maior do que o dos anfíbios; uma tartaruga é capaz de aprender a sair de um labirinto quase tão rapidamente quanto um camundongo. As tartarugas têm uma orelha média e uma orelha interna, mas a sensibilidade aos sons é incipiente. Não surpreende, portanto, que as tartarugas sejam mudas, embora muitos jabutis emitam grunhidos ou sons guturais durante o acasalamento (Figura 26.9). Um bom olfato e a visão aguçada com percepção de cores são sentidos que compensam a audição deficiente.

As tartarugas são ovíparas e a fecundação é interna, empregando um pênis como órgão de cópula. Todas as tartarugas, inclusive as marinhas, enterram seus ovos no solo. Elas frequentemente demonstram um cuidado considerável na construção de seus ninhos, mas, uma vez depositados e recobertos com substrato, a fêmea abandona os ovos. Uma característica interessante da reprodução das tartarugas é que, como nos crocodilianos e alguns lagartos, a temperatura do ninho determina o sexo dos filhotes. Nas tartarugas, baixas temperaturas durante a incubação produzem machos, enquanto temperaturas altas geram fêmeas (Figura 26.10). Os répteis em que o sexo é determinado pela temperatura são desprovidos de cromossomos sexuais (Capítulo 7).

As tartarugas marinhas, cuja sustentação da massa corporal se faz pelo próprio meio aquático, podem atingir tamanhos enormes. As tartarugas-de-couro são as maiores tartarugas atuais, chegando a comprimentos de 2 m e pesando até 725 kg. As tartarugas-verdes (Figura 26.11), assim chamadas devido à coloração esverdeada da gordura de seu corpo, podem ultrapassar 360 kg; embora a maioria dos indivíduos dessa espécie economicamente valiosa e fortemente explorada raramente viva o bastante para chegar perto desse tamanho. Alguns jabutis podem pesar várias centenas de quilos, como é o caso dos jabutis gigantes (Figura 26.9) das Ilhas Galápagos que tanto intrigaram Darwin durante sua visita à região em 1835. A maioria dos jabutis se move muito vagarosamente; durante cerca de 1 h de marcha constante, um jabuti de Galápagos desloca-se 300 m (embora sejam capazes de caminhar muito mais rapidamente por distâncias curtas). Seu baixo metabolismo é provavelmente a melhor explicação para sua longevidade; estima-se que alguns indivíduos tenham vivido por mais de 150 anos.



Figura 26.9 Acasalamento de jabutis das ilhas Galápagos, *Geochelone elephantopus*. O macho tem um plastrão côncavo que se encaixa na carapaça convexa da fêmea, fornecendo estabilidade durante a cópula. Os machos emitem sons guturais durante o acasalamento, único momento em que vocalizam.

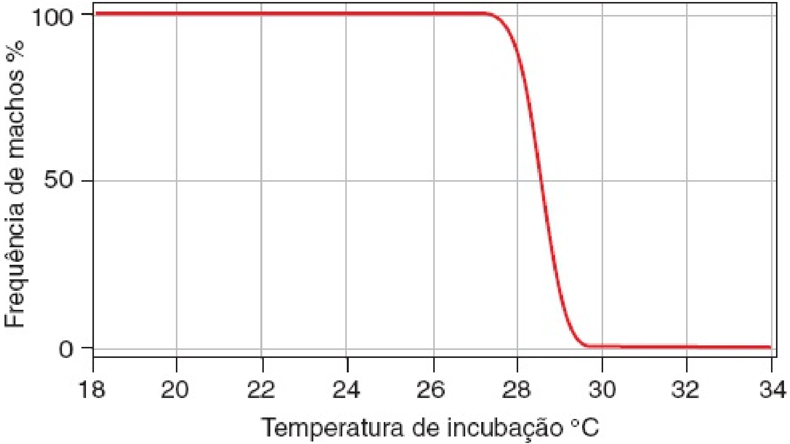


Figura 26.10 Determinação do sexo pela temperatura na tartaruga aquática europeia, *Emys orbicularis*. Os ovos incubados a altas temperaturas produzem fêmeas, enquanto os ovos incubados a baixas temperaturas produzem machos.



Figura 26.11 Tartaruga-verde, *Chelonia mydas*. As tartarugas-verdes são herbívoras que se alimentam exclusivamente de algas e outras espécies de vegetais marinhos. As tartarugas marinhas percorrem amplamente os oceanos, retornando à terra somente para desovar. As tartarugas marinhas são encontradas em todos os mares tropicais.

O casco, como o colete de uma armadura medieval, oferece óbvias vantagens. Em muitas espécies, a cabeça e os

membros podem ser retraídos como forma de proteção. A espécie norte-americana *Terrapene carolina* (*box turtle*), bastante familiar, tem um plastrão articulado, formando duas partes móveis que podem fechar o casco quase hermeticamente, tornando difícil até mesmo forçar a lâmina de uma faca através da fenda que permanece entre a carapaça e o plastrão. Algumas tartarugas aquáticas, como a grande tartaruga-de-couro e a tartaruga-mordedora (Figura 26.6), têm cascos reduzidos, impossibilitando a retração completa dos membros e da cabeça. As mordedoras, entretanto, têm outra defesa formidável, como sugere seu próprio nome. Elas são carnívoras, alimentando-se de carniça, anfíbios, peixes, crustáceos, ou tudo mais que se aproxime de suas poderosas mandíbulas. A espécie *Macroclemys temmincki* realiza movimentos de engodo utilizando uma extensão rosada e vermiforme de sua língua, que serve como isca (Figura 26.12) para os peixes desavisados. Essa espécie é totalmente aquática, subindo à terra firme somente para a desova.

Ordem Squamata | Lagartos e serpentes

Os escamados representam os répteis (exceto as aves) atuais mais diversos, compreendendo aproximadamente 95% das espécies de répteis conhecidas. Os lagartos surgiram no registro fóssil durante o período Jurássico, mas não se diversificaram até o período Cretáceo da Era Mesozoica, quando os dinossauros chegaram ao clímax de sua diversidade. As serpentes surgiram durante o período Jurássico superior, provavelmente a partir de um grupo de lagartos cujos descendentes incluem o monstro-de-gila e os lagartos-monitores. As serpentes são caracterizadas por duas especializações em particular: (1) extremo alongamento do corpo, acompanhado pelo deslocamento e reorganização dos órgãos internos; e (2) especializações do crânio voltadas para engolir presas grandes.



Figura 26.12 A tartaruga-mordedora *Macroclemys temmincki*, do sudeste dos EUA, permanece submersa em corpos d'água com a boca aberta. Sua língua rosada e vermiforme realiza movimentos ondulatórios, atraindo peixes e outras presas. Qualquer presa potencial que tente morder a isca é instantaneamente capturada pelas poderosas mandíbulas.

A viviparidade entre os répteis atuais é restrita aos escamados e evoluiu independentemente cerca de 100 vezes dentro desse clado. Tipicamente, a viviparidade ocorre através do aumento do período em que os ovos são mantidos no oviduto. Os embriões em desenvolvimento obtêm nutrientes a partir dos sacos vitelinos (**lecitotrofia** ou ovoviviparidade), ou através da própria mãe (**placentotrofia**), ou mesmo por uma combinação de ambos. As serpentes e os lagartos vivíparos estão mais frequentemente associados a climas frios. A viviparidade pode representar uma adaptação que permite aos escamados regular a temperatura de seus embriões e garantir melhores condições para seu desenvolvimento utilizando a **ectotermia** (Capítulo 29). As fêmeas grávidas podem procurar ambientes favoráveis para manter seus corpos e seus embriões aquecidos e a temperaturas estáveis, que asseguram um desenvolvimento rápido. Adicionalmente, os embriões mantidos dentro do corpo da mãe estão mais protegidos contra predadores do que ovos depositados no ambiente.

Os crânios dos escamados são modificados em relação à condição ancestral dos diápsidos em virtude da perda de um osso dérmico posicionado ventral e posteriormente à abertura temporal inferior. Para a maioria dos lagartos e das serpentes, essa modificação permitiu a evolução de um crânio com articulações móveis denominado **crânio cinético**. Nos demais répteis, o quadrado está conectado ao crânio por meio de uma articulação fixa em sua extremidade dorsal, além de sua articulação

normal com a mandíbula. Além disso, a maioria dos escamados tem articulações no palato e em todo o assoalho do crânio que permitem que o focinho seja elevado (Figura 26.13). Essa mobilidade especializada do crânio permite aos escamados apreender e manipular suas presas, além de proporcionar um aumento efetivo da força de oclusão da musculatura das mandíbulas. O crânio das serpentes é ainda mais cinético do que o dos lagartos. Essa excepcional mobilidade craniana é considerada um dos fatores principais que resultaram na diversificação de lagartos e serpentes.

Tradicionalmente, a ordem Squamata era subdividida em três subordens: Sauria (ou Lacertilia) (lagartos), Serpentes (serpentes) e Amphisbaenia (anfisbenas ou cobras-de-duas-cabeças). As anfisbenas são hoje consideradas lagartos modificados e serão discutidas aqui em conjunto com estes. As serpentes formam um grupo monofilético, mas evoluíram dentro de um subgrupo, o que resulta no parafiletismo de Sauria. Aqui, os termos “lagarto” e “Sauria” serão utilizados em referência aos escamados, à exceção das serpentes.

Subordem Sauria | Lagartos

Os lagartos compõem um grupo extremamente diverso, incluindo formas terrestres, fossoriais, arborícolas, aquáticas e até planadoras. Muitos grupos dessa subordem são extremamente familiares. As **lagartixas** (Gekkonidae) (Figura 26.14) são formas geralmente pequenas, ágeis e predominantemente noturnas, apresentando, com frequência, lamelas adesivas nos dedos. Essas membranas permitem que as lagartixas escalem superfícies verticais e caminhem de cabeça para baixo. Os **iguanídeos** (Iguanidae) incluem os lagartos mais familiares do Novo Mundo, frequentemente com cores brilhantes, além de ornamentações em forma de cristas, franjas e pregas gulares; esse grupo também inclui o notável iguana-marinho das ilhas Galápagos (Figura 26.15); outro grupo conhecido de lagartos, as **bribas** (Scincidae), tem corpos alongados e uma armadura de osteodermos firmemente conectados (Figura 26.4); a redução de membros é comum em muitas espécies. Os **lagartos-monitores** (Varanidae) são em geral predadores ativos de grande porte, incluindo aí o maior lagarto conhecido, o dragão-de-komodo, *Varanus komodensis* (ver foto no início do capítulo); e os **camaleões** (Chamaeleonidae) representam um grupo de lagartos arborícolas, em sua maioria da África e Madagascar. Os camaleões são criaturas que capturam insetos com a língua pegajosa, que pode ser projetada rapidamente e com precisão a uma distância maior do que o comprimento do seu corpo (Figura 26.16). A maioria dos lagartos tem quatro membros e o corpo relativamente curto, mas muitos podem exibir reduções de membros, havendo casos extremos de espécies totalmente desprovidas de patas, como os lagartos-de-vidro.

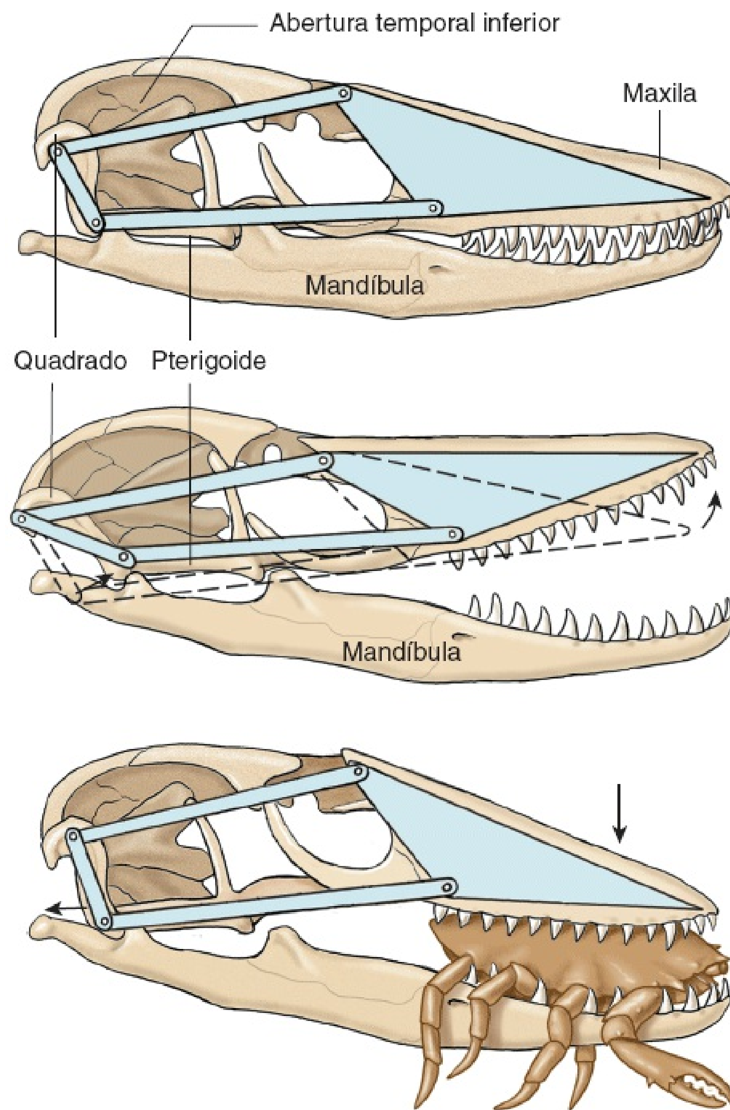


Figura 26.13 Crânio diápsido cinético de um lagarto-monitor, *Varanus* sp., mostrando as articulações que permitem que o focinho e a maxila se movam independentemente do restante do crânio. O quadrado tem mobilidade em suas extremidades dorsal e ventral, bem como em relação à mandíbula e ao osso pterigoide. O focinho também pode ser elevado para aumentar a abertura da boca, ou pressionado para baixo garantindo uma força de mordedura paralela entre as mandíbulas. Note que a abertura temporal inferior é muito ampla e que não é delimitada por uma barra inferior; essa modificação da condição diápsida presente nos lagartos atuais permite a expansão dos grandes músculos adutores das mandíbulas. A abertura temporal superior situa-se dorsomedialmente à abertura inferior e não é visível nesse esquema.



Figura 26.14 A lagartixa *Gekko gecko*, do Sudeste Asiático, é conhecida como *tokay* devido à sua vocalização estridente e repetitiva que soa como *to-kay*, *to-kay*.



Figura 26.15 Um grande macho de iguana-marinho, *Amblyrhynchus cristatus*, das Ilhas Galápagos, submerso, alimentando-se de algas. Trata-se do único lagarto marinho do mundo. Essa espécie apresenta glândulas removedoras de sal especiais localizadas na região das órbitas, além de garras longas que permitem sua fixação ao fundo enquanto se alimenta de pequenas algas vermelhas e verdes, principais itens de sua dieta. O iguana-marinho é capaz de mergulhar a profundidades superiores a 10 m e permanecer submerso por mais de 30 min.

A maioria dos lagartos tem pálpebras móveis, enquanto os olhos das serpentes são recobertos por uma membrana transparente. Os lagartos têm uma boa visão diurna (retinas ricas em cones e bastonetes; ver Capítulo 33 para uma discussão da visão em cores), embora um grupo, o das lagartixas noturnas, tenha as retinas compostas unicamente por bastonetes. A maior parte dos lagartos possui um ouvido externo, que está ausente nas serpentes. A orelha interna dos lagartos tem estrutura variável, mas, assim como em outros répteis não aves, a audição não tem papel de destaque em suas vidas. As lagartixas são exceções porque os machos utilizam frequentemente a vocalização (como comportamento territorial, desencorajando a aproximação de outros machos), que evidentemente devem ser capazes de ouvir.



Figura 26.16 Um camaleão capturando uma libélula. Após aproximar-se cautelosamente de seu alvo, o camaleão projeta-se subitamente para a frente, ancorando a cauda e as patas posteriores ao galho. Uma fração de segundos depois, projeta a língua longa e pegajosa, para capturar a presa. Os olhos desse camaleão europeu, *Chamaeleo chamaeleon*, voltam-se para frente, fornecendo visão binocular com excelente percepção de profundidade.

Muitos lagartos habitam regiões áridas e de clima quente do planeta com o auxílio de adaptações que permitem a vida nos desertos. Sua pele contém lipídios que minimizam a perda de água. Perde-se também pouca água na urina, uma vez que esses animais excretam principalmente ácido úrico, assim como outros grupos bem-sucedidos em *habitats* áridos (aves, insetos e caramujos pulmonados). Alguns, como é o caso do monstro-de-gila dos desertos do Sudoeste dos EUA, armazenam gordura na cauda, que será utilizada na obtenção de energia e água metabólica (Figura 26.17) durante a seca. O monstro-de-gila e seus parentes próximos, os lagartos-de-contas, são os únicos lagartos capazes de produzir uma mordida venenosa.

Os lagartos, como quase todos os répteis não aves, são ectotérmicos, ajustando sua temperatura corporal deslocando-se através de locais com fontes de calor a temperaturas distintas (ver Capítulo 30). Uma vez que climas frios oferecem oportunidades limitadas para que animais ectotérmicos elevem suas temperaturas corporais, existem relativamente poucas espécies de répteis (exceto as aves) habitando regiões frias. Os organismos ectotérmicos utilizam consideravelmente menos energia que os endotérmicos; portanto, os répteis não aves são bem-sucedidos em ecossistemas de baixa produtividade e climas quentes, como desertos tropicais, áreas abertas e secas. Assim, a ectotermia não é uma característica "inferior" dos répteis, mas é uma estratégia bem-sucedida para enfrentar desafios ambientais específicos.

As anfisbenas, ou cobras-de-duas-cabeças (*worm lizards*, em inglês), são lagartos altamente especializados à vida **fossorial** (escavação). O termo Amphisbaenia significa "andar duplo", em referência à habilidade peculiar desses animais em mover-se para trás com a mesma eficiência com que se deslocam para a frente. As anfisbenas têm corpos alongados e cilíndricos, com diâmetro aproximadamente uniforme; a maioria das espécies é totalmente desprovida de membros (Figura 26.18). Os olhos estão frequentemente ocultos sob a pele, e não há aberturas externas dos ouvidos. Seu crânio é compacto e reforçado, com formato de cone ou de pá, o que auxilia na escavação de galerias. A pele é formada por numerosos anéis que se movem independentemente uns dos outros e ancoram-se no solo, produzindo um movimento não muito diferente do movimento das minhocas. As anfisbenas têm ampla distribuição na América do Sul e na África tropical. Nos EUA, uma espécie, *Rhineura floridana*, ocorre na Flórida.



Figura 26.17 O monstro-de-gila, *Heloderma suspectum*, das regiões desérticas do Sudoeste dos EUA, e seu parente congenérico, do México, são os únicos lagartos peçonhentos que se conhecem. Esses lagartos de cores vivas alimentam-se principalmente de ovos de aves, emplumado, mamíferos e insetos. Diferentemente das serpentes peçonhentas, o monstro-de-gila secreta veneno das glândulas localizadas na mandíbula. A mordida, embora dolorosa, raramente tem efeitos fatais em humanos.



Figura 26.18 Uma anfisbena ou "cobra-de-duas-cabeças". As anfisbenas são formas fossoriais com um crânio robusto, utilizado como ferramenta para a escavação. A espécie dessa foto, *Amphisbaena alba*, tem ampla distribuição na América do Sul.

Subordem serpentes | Serpentes

As serpentes não apresentam nenhum rudimento de membros anteriores nem de cintura escapular, sendo também frequentemente desprovidas de cintura pélvica (esta persiste de forma vestigial em pítons, jiboias e algumas outras serpentes). As numerosas vértebras das serpentes, mais curtas e mais largas que as dos demais tetrápodes, permitem rápida ondulação lateral através da vegetação e sobre o solo áspero ou irregular. As costelas aumentam a rigidez da coluna vertebral, fornecendo maior resistência às pressões laterais. Os **espinhos neurais** alongados fornecem mais sustentação aos músculos.

Muitas linhagens de lagartos apresentam redução ou perda dos membros, mas nenhuma delas experimentou uma diversificação tão marcante quanto a da linhagem das serpentes. O crânio das serpentes é mais cinético que o dos lagartos, permitindo que as serpentes engulam presas muito maiores. Essa especialização notável pode ter sido o principal alicerce para o sucesso do grupo. Diferentemente dos lagartos, os dois ramos da mandíbula estão conectados apenas por músculos e pele, o que permite que elas se abram e se separem amplamente. A articulação entre vários ossos do crânio é frouxa, de forma que o crânio pode sofrer flexões assimétricas para acomodar presas de tamanho bastante grande (Figura 26.19). A presa é lentamente envolvida enquanto as mandíbulas e os ossos do palato (palatinos e pterigoides), todos dotados de dentes curvados para trás, são movimentados para frente, sobre a presa. Enquanto um dos lados das mandíbulas e do palato se fixa à presa, o outro lado avança, deslocando a presa mais profundamente para dentro da boca. Como a serpente precisa manter a respiração durante o lento processo de deglutição, sua abertura traqueal (glote) é impulsionada para frente entre os dois ramos da mandíbula.

A córnea das serpentes, que não têm pálpebras móveis, encontra-se permanentemente protegida por uma escama modificada transparente, que também, devido à mobilidade limitada do globo ocular, confere às serpentes o olhar fixo que muitas pessoas consideram desagradável. A maioria das serpentes tem uma visão pouco acurada, mas serpentes arborícolas têm uma excelente visão binocular que as auxilia a localizar a presa entre os ramos da vegetação, onde os rastros olfatórios são mais difíceis de serem seguidos (Figura 26.20).

As serpentes são desprovidas de ouvido externo ou membranas timpânicas. Essa condição, juntamente com a ausência de reações evidentes ao som propagado no ar, levou à disseminação da ideia de que as serpentes seriam completamente surdas. Não obstante, as serpentes têm uma orelha interna, e estudos recentes têm demonstrado claramente que, dentro de uma amplitude de baixas frequências (100 a 700 Hz), a capacidade auditiva das serpentes é superior à da maioria dos lagartos. As serpentes são também bastante sensíveis a vibrações transmitidas pelo solo.

De qualquer forma, a maioria das serpentes se vale de sentidos químicos, em vez da visão e da audição, para caçar suas presas. Além das áreas olfatórias das narinas, que não são bem desenvolvidas, as cobras têm um par de reentrâncias dos **órgãos de Jacobson** (órgãos vomeronasais; Capítulo 33) no assoalho da boca. Essas reentrâncias, densamente inervadas, são revestidas por epitélio quimiossensor. A língua bífida é projetada no ar, captando partículas odoríferas e conduzindo-as para o interior da boca (Figura 26.21); a língua é então posta em contato com os órgãos de Jacobson. Em seguida, a informação é transmitida ao cérebro, onde os odores são identificados.

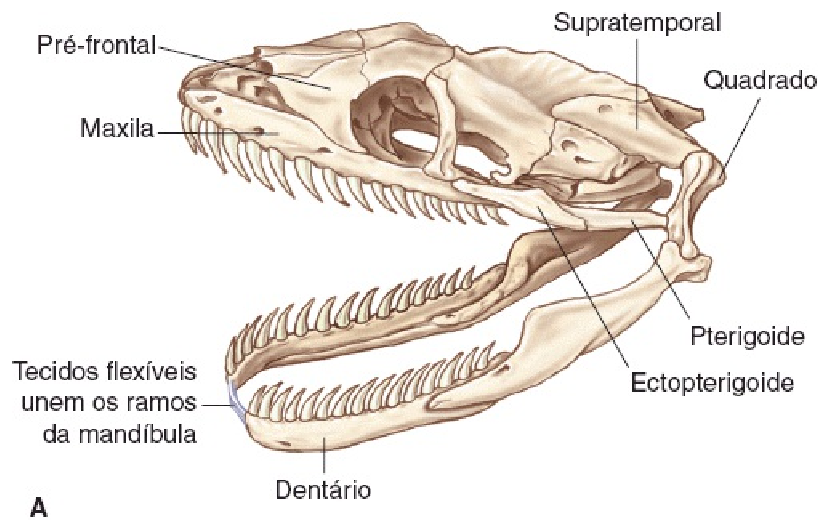




Figura 26.19 A. Vista lateral do crânio de uma píton. Os dois lados do crânio extremamente cinético apresentam ossos extremamente móveis (indicados na figura) que permitem uma movimentação extraordinária das mandíbulas durante a alimentação. Os dois ramos da mandíbula são conectados por tecidos flexíveis, permitindo que se separem amplamente e se movimentem de forma independente. **B.** A grande mobilidade das mandíbulas e dos demais ossos cranianos é evidente nessa serpente, *Dasypeltis*, deglutindo um ovo.



Figura 26.20 A cobra-cipó, *Leptophis ahaethula*. O corpo esguio dessa espécie arborícola da América Central é uma adaptação para que a serpente deslize entre os galhos.



Figura 26.21 A cascavel, *Crotalus molossus*, agita sua língua no ar para explorar o ambiente. As partículas odoríferas que aderem à superfície da língua são transferidas para o órgão de Jacobson, que é um órgão olfatório localizado no assoalho da boca. Note também a fosseta loreal, órgão sensível ao calor, localizado entre a narina e o olho.

Os boídeos (pítons e jiboias) e os viperídeos da subfamília Crotalinae têm **fossetas** na cabeça, geralmente localizadas entre os olhos e as narinas (Figura 26.22). Essas terminações nervosas respondem à energia radiante (infravermelho de ondas longas, 5.000 a 15.000 nm) e são especialmente sensíveis ao calor emitido pelo corpo de aves e mamíferos que compõem os itens mais frequentes de sua dieta (comprimentos de onda infravermelha de cerca de 10.000 nm). Algumas medições sugerem que as fossetas seriam capazes de distinguir diferenças e temperatura de apenas 0,003°C de uma superfície radiante. As fossetas loreais são utilizadas para rastrear presas de sangue quente e para direcionar seus botes, que são tão efetivos no escuro quanto em plena luz do dia. A anatomia dos receptores de calor é bastante diferente entre os boídeos e os crotalíneos, o que indica que essas estruturas evoluíram independentemente.

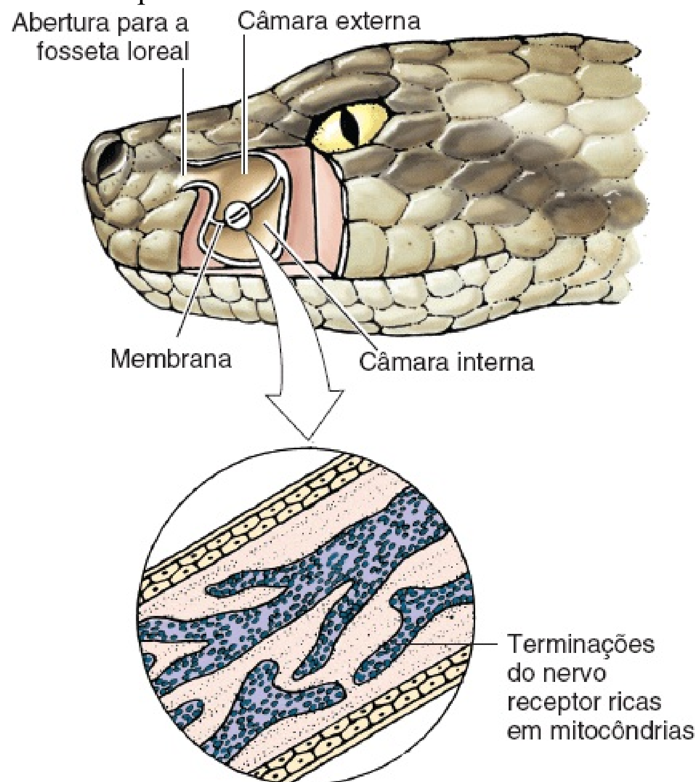


Figura 26.22 Fosseta loreal de uma cascavel, um viperídeo da subfamília Crotalinae. O corte mostra a localização de uma membrana profunda que divide a fosseta em duas câmaras, uma externa e outra interna. Terminações nervosas termossensíveis concentram-se nessa membrana.

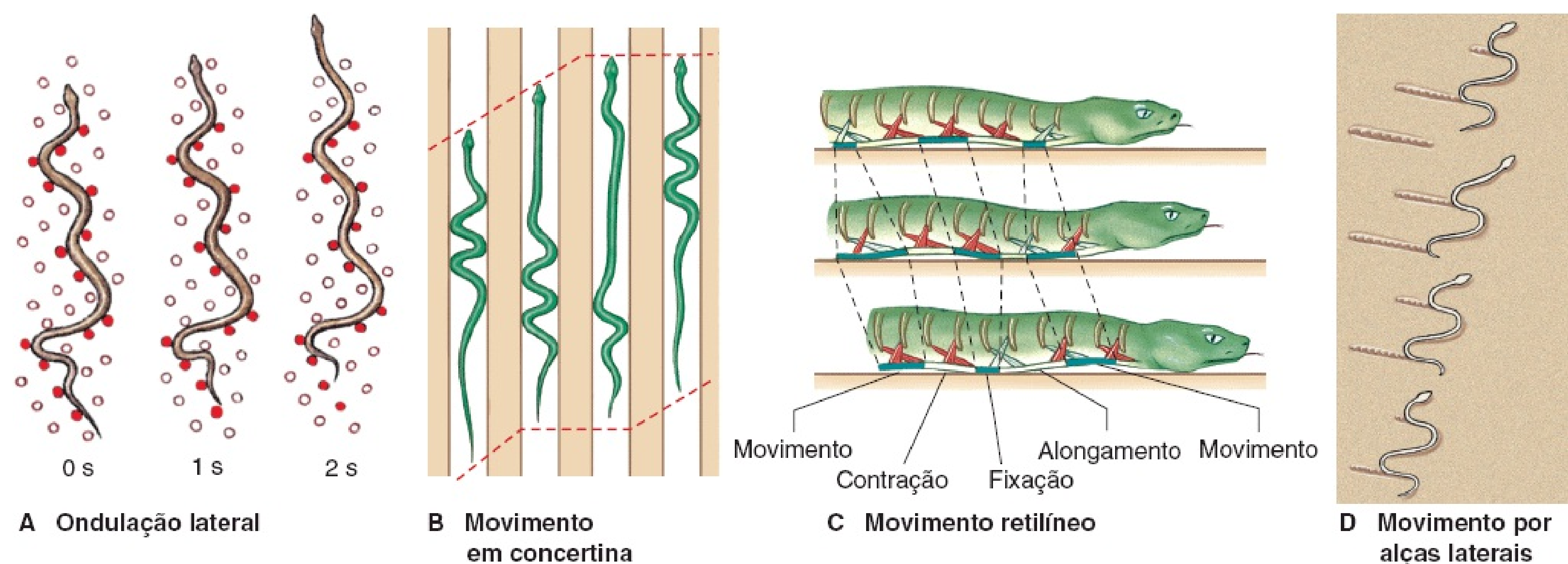


Figura 26.23 Locomoção das serpentes. **A.** Ondulação lateral. **B.** Movimento em concertina. **C.** Movimento retilíneo. **D.** Movimento por alças laterais.

As serpentes desenvolveram diversas soluções para o óbvio problema da movimentação sem membros. O padrão de locomoção mais típico é a **ondulação lateral** (Figura 26.23A). O movimento segue uma trajetória em forma de "S", em que a serpente é propelida por forças laterais exercidas contra as irregularidades da superfície. Uma serpente parece "flutuar", porque as voltas do corpo parecem estacionárias em relação ao solo. O movimento ondulatório lateral é rápido e eficiente na maioria das circunstâncias, mas não em todas. O **movimento em concertina** (Figura 26.23B) permite que uma serpente se movimente em uma passagem estreita, como quando escala uma árvore utilizando as ranhuras irregulares da casca. A serpente estende-se para frente enquanto escora as voltas do corpo contra as laterais das ranhuras. Já para progredir em linha reta, como quando se aproximam sorrateiramente de suas presas, muitas serpentes robustas empregam o **movimento retilíneo.** Dois ou três segmentos do corpo permanecem apoiados sobre o solo, sustentando o peso do animal; os segmentos situados entre eles se elevam erguidos do solo e são então puxados para a frente pelos músculos (mostrados em vermelho na Figura 26.23C) que se originam nas costelas e se inserem na pele do ventre. O movimento retilíneo é lento, mas é uma forma eficiente de se deslocar de forma discreta na direção das presas, mesmo quando não existem irregularidades na superfície. O deslocamento por **alças laterais** é uma quarta forma de movimento que permite que as víboras do deserto se desloquem com surpreendente velocidade sobre substratos friáveis e arenosos com mínimo contato possível (Figura 26.23D). Essas serpentes se movem projetando o corpo para frente em alças, formando um ângulo de 60° em relação à direção do movimento.

A maioria das serpentes captura suas presas abocanhando-as e engolindo-as ainda vivas. Engolir um animal que luta, morde e se debate é perigoso, de forma que a maioria das serpentes que engolem presas vivas tende a se especializar em presas de menor porte, como minhocas, insetos, anfíbios, peixes e, em menor frequência, pequenos mamíferos. Muitas dessas serpentes, que podem ser muito rápidas, localizam suas presas forrageando ativamente. As serpentes que matam por constrição (Figura 26.24) são normalmente especializadas em presas de grande porte, geralmente mamíferos. As maiores constritoras são capazes de matar e de engolir presas tão grandes quanto antílopes, leopardos e crocodilianos. Entretanto, como o desenvolvimento da musculatura para constrição também reduz a capacidade de movimentação rápida, as serpentes constritoras são também geralmente predadoras de emboscada.

Outras serpentes matam suas presas inoculando peçonha. Menos de 20% de todas as serpentes são peçonhentas, embora na Austrália o número de espécies peçonhentas supere o das não peçonhentas em uma proporção de 4 para 1. As serpentes peçonhentas são geralmente divididas em cinco famílias, em parte com base no tipo de presa.

As víboras (família Viperidae) têm presas tubulares, móveis e altamente desenvolvidas na parte da frente da boca (Figura 26.25). Elas permanecem em uma bainha membranosa quando a boca do animal está fechada. Quando uma víbora ataca, um músculo e um sistema de alavanca ósseo especiais projetam as presas à medida que a boca se abre. Elas são dirigidas para o alimento pelo impulso do bote, e o veneno é injetado na perfuração através dos canais internos. Após a picada, a serpente solta imediatamente o animal, seguindo-o até que esteja paralisado ou morto. As víboras do Velho Mundo não têm fosseta

loreal. Entre estas, estão as biútas (*Bitis arietans*, África), as víboras-serrilhadas (*Echis carinatus*, África e Ásia do Sul) e as víboras europeias comuns (*Vipera berus*). A víbora do Gabão (*Bitis gabonica*), da África, tem as maiores presas de todas as serpentes, medindo cerca de 5 cm. As serpentes da subfamília Crotalinae na família Viperidae, por sua vez, são chamadas de víboras de fosseta, porque possuem fossetas especiais sensíveis ao calor (as fossetas loreais) em suas cabeças (Figura 26.22). Todas as serpentes peçonhentas bem conhecidas da América do Norte têm fossetas loreais, incluindo a boca-de-algodão (*Agkitrodon piscvorus*), a cabeça-de-cobre (*Agkistrodon contortrix*) e as cascavéis (gêneros *Crotalus* e *Sistrurus*) (ver Figura 26.21).[1] Nos EUA, são registradas aproximadamente 7.000 picadas de víboras de fossetas por ano, causando cerca de cinco mortes (0,07%).[2]

Uma segunda e grande família de serpentes peçonhentas (família Elapidae) tem presas curtas e fixas na região anterior da boca. Esse grupo inclui a cobra-real (*Ophiophagus hannah*, Figura 26.26), as najas (*Naja*), as mambas (*Dendroaspis*), as cobras-corais (*Micrurus*, *Erythrolamprus*, *Oxyrhopus* e *Anilius*) e as serpentes marinhas (*Hydrophiinae*). Todas as serpentes peçonhentas terrestres na Austrália são da família elapídeas. A maioria delas tem uma peçonha extremamente tóxica. As serpentes marinhas altamente peçonhentas são normalmente colocadas em uma terceira família (Hydrophiidae). As víboras-toupeiras e serpentes-estileto (Atractaspididae) pertencem a uma família de espécies pequenas, peçonhentas, com fosseta loreal, que variam de acordo com o tipo de presa. A grande família Colubridae, que inclui a maioria das serpentes mais conhecidas não peçonhentas, também contém numerosas espécies moderadamente peçonhentas; todas com presas pequenas e fixas na parte de trás da boca. Umas poucas, incluindo a cobra-árvore (*Dispholidus typus*) e as "cobras-cipó" africanas (gêneros *Dispholidus* e *Telothornis*), são muito perigosas e já causaram fatalidades humanas.



Figura 26.24 Uma serpente Africana não peçonhenta, *Boaedon fuluginosus*, constringindo um camundongo antes de ingeri-lo.

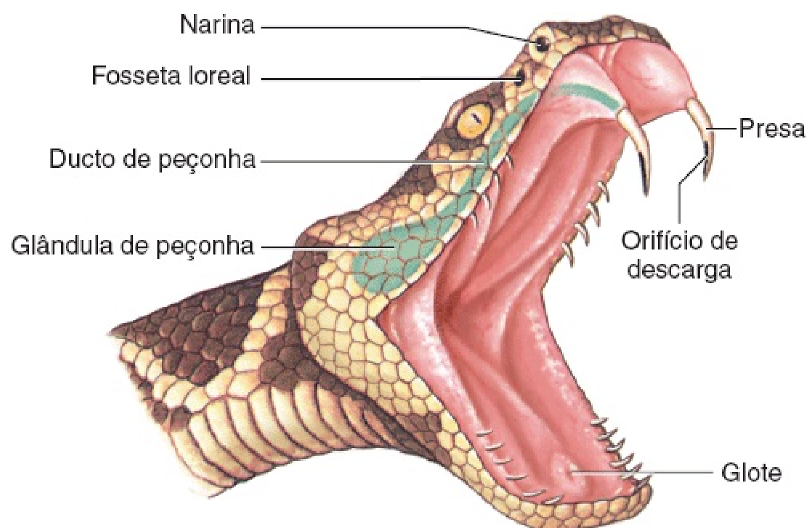


Figura 26.25 Cabeça de uma cascavel mostrando o aparato venenífero. A glândula de veneno, uma glândula salivar modificada, conecta-se à presa oca através de um ducto.



Figura 26.26 Cobra-de-monóculo (*Naja kaouthia*). As najas elevam a porção anterior do corpo e abrem o capelo em sinal de ameaça antes de atacar. Embora o raio de ação do bote de uma naja seja limitado, todas as najas são perigosas devido à extrema toxicidade de sua peçonha.

O mundo dos dinossauros na Era Mesozoica

Em 1842, quando o anatomista inglês Richard Owen cunhou o termo *dinossauro* ("lagarto grande e terrível") para descrever os gigantescos répteis da Era Mesozoica, somente três gêneros pouco conhecidos haviam sido reconhecidos. Novas e notáveis descobertas rapidamente se sucederam, e, em torno de 1887, os zoólogos foram capazes de distinguir dois grupos de dinossauros com base em diferenças na estrutura da cintura pélvica (Capítulo 29). Os Saurischia ("pelve-de-lagarto") têm uma pelve simples, trirradiada, com os ossos do quadril arranjados à semelhança de outros répteis não aves. O ílio grande e laminar é conectado a uma ou duas vértebras sacrais. O púbis e o ísquio se estendem anteriormente e ventralmente. Os Ornithischia ("pelve-de-ave") têm uma pelve de estrutura consideravelmente mais complexa. O ílio e o ísquio estão organizados de maneira similar nos ornitísquios e nos saurísquios, mas o púbis dos ornitísquios era um osso estreito e cilíndrico com um processo direcionado nos sentidos anterior e posterior, situando-se ao longo do ísquio. Curiosamente, enquanto a pelve ornitisquiana, como o nome sugere, era similar à das aves modernas, as aves propriamente ditas são do clado saurisquiano.

Os dinossauros e seus descendentes vivos, as aves, são arcossauros ("répteis dominantes"), um grupo que inclui os crocodilos e os pterossauros (ver classificação dos amniotas adiante). Como tradicionalmente reconhecido, os dinossauros são um grupo parafilético porque não inclui as aves.

Entre as várias irradiações de arcossauros do período Triássico, surgiu uma linhagem com membros abaixo do corpo, para proporcionar uma postura ereta. Essa linhagem deu origem aos primeiros dinossauros do Triássico Superior. *Herrerasaurus*, um dinossauro bípede da Argentina, possui uma das características mais marcantes dos dinossauros: o andar ereto sobre pernas colunares, em vez de pernas estendidas para fora, como a dos anfíbios e répteis modernos. Esse arranjo possibilitou às pernas sustentar o grande peso do corpo e prover uma passada rápida e eficiente.

Dois grupos de dinossauros saurísquios foram propostos com base nas diferenças de hábitos alimentares e de locomoção: os terópodes carnívoros e bípedes, que incluem as aves e os herbívoros; e saurópodes quadrúpedes. *Coelophysis* foi um terópode primitivo com uma forma corporal típica: pernas posteriores poderosas com pés tridáctilos; uma cauda longa e pesada de contrapeso; membros anteriores delgados capazes de agarrar, pescoço flexível e uma cabeça grande com mandíbulas armadas por dentes em forma de punhal. Os grandes predadores, como o *Allosaurus*, comuns no período Jurássico, foram substituídos pelos carnívoros ainda mais robustos do período Cretáceo, como o *Tyrannosaurus*, que atingia um comprimento de 14,2 m, ereto a quase 6 m de altura e pesava mais de 7.200 kg. Nem todos os saurísquios predadores eram robustos; muitos eram rápidos, ágeis e mais delicados em conformação, como o *Velociraptor* ("predador veloz") do Cretáceo Superior.

Os saurísquios herbívoros, saurópodes quadrúpedes, surgiram no Triássico Superior. Embora os primeiros saurópodes fossem dinossauros de pequeno e médio portes, os dos períodos Jurássico e Cretáceo atingiram proporções gigantescas, os maiores vertebrados terrestres jamais existentes. O *Brachiosaurus* chegava a 25 m

de comprimento e pode ter pesado mais de 30.000 kg. Saurópodes ainda maiores foram descobertos; *Argentinosaurus* tinha 40 m de comprimento e pesava pelo menos 80.000 kg. Com longos pescoços e longas pernas anteriores, os saurópodes foram os primeiros vertebrados adaptados para se alimentarem das árvores.

O segundo grupo de dinossauros, os Ornithischia, era representado apenas por herbívoros. Embora mais variados na aparência do que os saurísquios, os ornitísquios são agrupados por várias características de esqueleto derivadas que indicam um ancestral comum. O enorme *Stegosaurus* de costas plaqueadas do período Jurássico é um exemplo bem conhecido de ornitísquio de carapaça, que constitui dois dos cinco grandes grupos de ornitísquios. Ainda mais protegidos por placas ósseas do que os estegossauros eram os corpulentos ancilossauros, os "tanques-de-guerra" do mundo dos dinossauros. À medida que o período Jurássico deu lugar ao Cretáceo, vários grupos de ornitísquios sem carapaça surgiram, embora muitos tivessem chifres impressionantes. O contínuo aumento da diversidade ornitisquiana no período Cretáceo deu-se paralelamente a um declínio gradual dos grandes saurópodes, que tinham prosperado no período Jurássico. O *Triceratops* é um representante dos dinossauros com cornos que eram comuns no período Cretáceo Superior. Ainda mais proeminentes nesse período eram os hadrossauros, como *Parasaurolophus*, que provavelmente viviam em grandes manadas. Muitos hadrossauros tinham crânios elaborados com cristas, que, provavelmente, funcionavam como caixas de ressonância para reproduzir chamados específicos da espécie. O quinto grupo, os paquicefalossauros bipedais, do período Cretáceo Superior, tinham crânios espessos possivelmente usados em combates.

É provável que os dinossauros proporcionassem um cuidado parental muito mais complexo do que a maioria dos répteis. Devido a ambos os crocodilianos e as aves, membros do clado Archosauria, compartilharem um cuidado parental bem desenvolvido, é provável que os dinossauros apresentassem um comportamento semelhante. Foram descobertos ninhos fossilizados para vários grupos. Em um dos casos, um adulto fóssil do pequeno terópode *Oviraptor* foi encontrado com um ninho com ovos. Originalmente, foi levantada a hipótese de que o adulto fosse um predador de ovos (o nome *Oviraptor* significa "caçador de ovos"). Mais tarde, um embrião de ovos semelhantes foi encontrado e identificado como *Oviraptor*, indicando que o adulto estava provavelmente com seus próprios ovos! Recém-nascido de *Maiasaura* (um hadrossauro) encontrado em um ninho revelou um desgaste considerável de seus dentes. Isso sugere que os filhotes tinham permanecido no ninho e, possivelmente, eram alimentados pelos adultos durante o início de suas vidas.

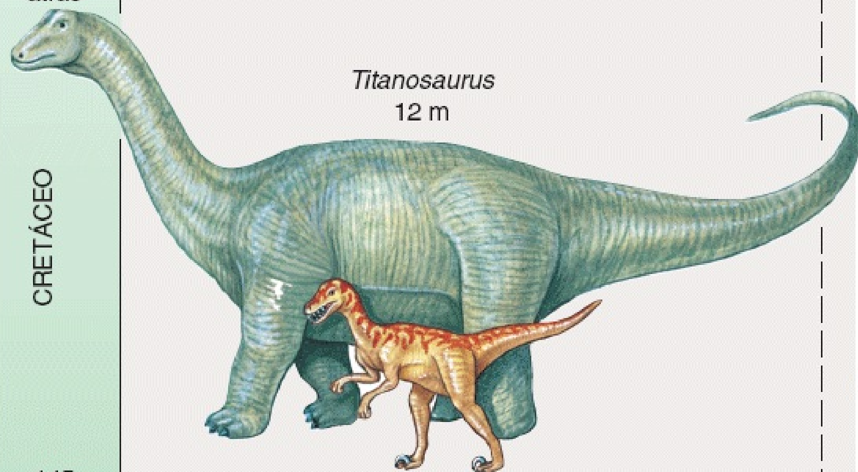
Há 65 milhões de anos, os últimos dinossauros da Era Mesozoica extinguiram-se, deixando as aves e os crocodilianos como as únicas linhagens sobreviventes dos arcossauros. O fim dos dinossauros coincidiu com o impacto de um grande asteroide na região da península de Yucatán, que teria produzido uma sublevação ambiental mundial. Embora o evento do impacto normalmente seja aceito como a principal causa das extinções, outros eventos, incluindo uma erupção vulcânica maciça no platô de Decão da Índia, a redução do nível do mar e a mudança climática, foram sugeridos como o fim dos dinossauros e de outros animais. Nós continuamos a nos fascinar por essas criaturas frequentemente grandes e estonteantes, inspiradoras de respeito, que dominaram a Era Mesozoica por 165 milhões de anos – um período de tempo incompreensivelmente longo. Hoje, inspirados pelas pistas dos fósseis e pelas pegadas de um mundo perdido, os cientistas continuam a montar o quebra-cabeça de como vários grupos de dinossauros surgiram, comportavam-se e se diversificaram.

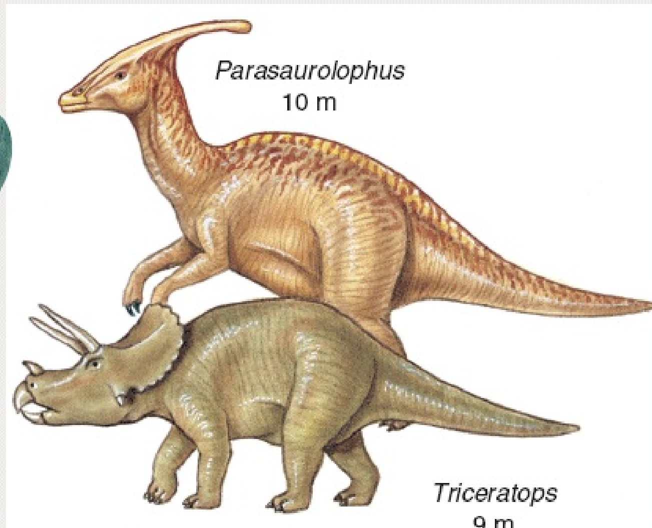
66 milhões de anos (m.a.) atrás

SAURÍSQUIOS

ORNITÍSQUIOS

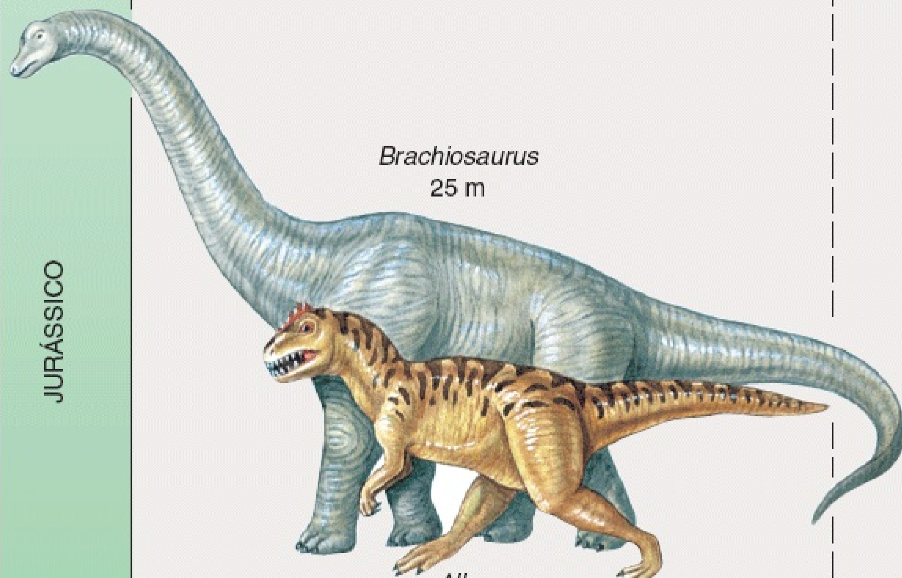
CRETÁCEO

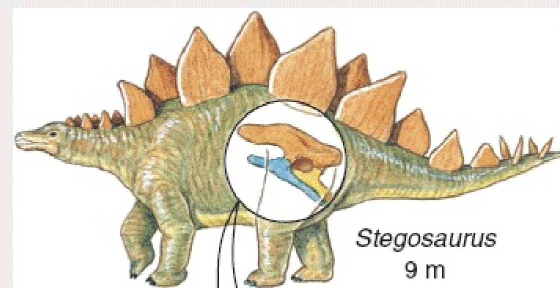


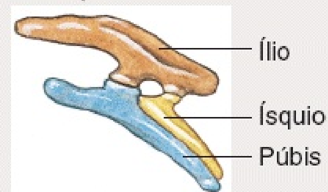


145 m.a. atrás

JURÁSSICO

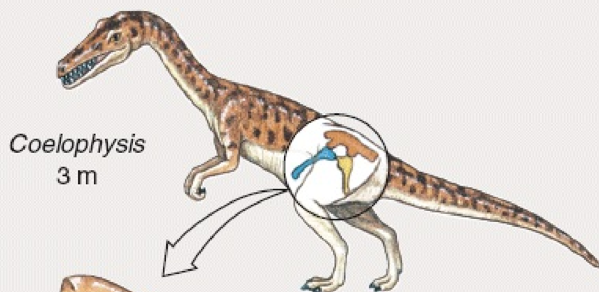


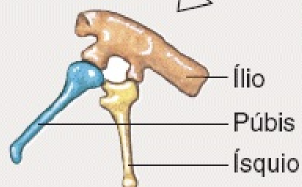


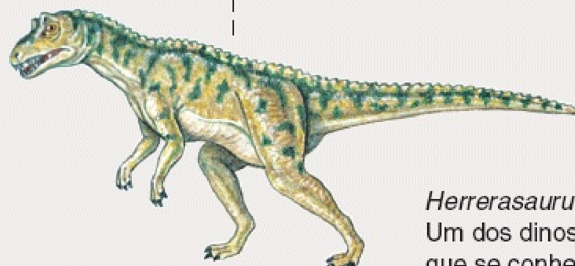


201 m.a. atrás

TRIÁSSICO







Herrerasaurus 4 m
Um dos dinossauros mais antigos que se conhecem. Tem características tanto de dinossauros saurísquios quanto de ornitísquios.

252 m.a. atrás

Mesmo a saliva de serpentes inofensivas tem propriedades tóxicas limitadas, que provavelmente é um estado ancestral do qual as peçonhas altamente tóxicas evoluíram. Tradicionalmente, as peçonhas das serpentes são divididas em dois tipos. O tipo **neurotóxico** age principalmente no sistema nervoso, afetando os nervos ópticos (causando cegueira) ou o nervo frênico do diafragma (causando paralisia respiratória). O tipo **hemorrágico** destrói as células vermelhas do sangue, provocando hemorragias extensas nos tecidos. Na realidade, a maioria das peçonhas das serpentes são misturas complexas de substâncias que não são facilmente associáveis a um desses tipos. Adicionalmente, todas as peçonhas possuem enzimas que aceleram a digestão.

A toxicidade de uma peçonha se mede através da dose letal mediana em animais de laboratório (DL_{50}). Segundo esses padrões, a peçonha da taipan-do-interior da Austrália e a de algumas serpentes marinhas parecem ser as mais letais. Entretanto, várias serpentes maiores injetam mais veneno em uma mordida e são mais perigosas. As mambas-negras são grandes, agressivas e rápidas, e injetam uma grande quantidade de toxina de ação rápida durante uma mordida. Ela é uma das cobras mais temidas na África, visto que mordidas não tratadas são sempre fatais; algumas vezes, em menos de 15 minutos. Estima-se que, em todo o mundo, entre 50.000 e 60.000 pessoas sejam mortas por picadas de serpentes por ano. A maioria das mortes ocorre na Índia, Paquistão, Myanmar e países vizinhos, onde a população pobre tem contato mais frequente com serpentes peçonhentas e não dispõe de socorro médico imediatamente após uma mordida. As principais espécies responsáveis por mortes nessas regiões são as víboras-de-russell (*Daboia*), as víboras-serrilhadas (*Echis carinatus*) e várias espécies de najas (*Naja*).

A DL_{50} (dose letal mediana) é o procedimento padrão para ensaio de toxicidade de drogas; foi originariamente desenvolvido na década de 1920 por farmacologistas. Na prática, uma pequena amostra de animais de laboratório, geralmente camundongos, é exposta a uma série gradual de doses da droga ou da toxina. A dose que mata 50% dos animais durante o procedimento é definida como a DL_{50}. Por ser caro e demorado, esse procedimento clássico vem sendo substituído por métodos alternativos que reduzem grandemente o número de animais necessários. Entre essas alternativas estão os testes de citotoxicidade, que avaliam a capacidade de substâncias de teste em matar células, e procedimentos toxicinéticos que medem a interação de uma droga ou toxina com um sistema vivo.

A maioria das serpentes é de espécies **ovíparas** que depositam ovos elípticos com casca sob troncos, rochas, ou em tocas no solo. As demais são **vivíparas**, dando à luz filhotes formados. Muitas dessas, incluindo todas as víboras de fossetas americanas, com exceção das *Lachesis*, são **ovovivíparas**, nas quais o filhote é nutrido somente pelos sacos vitelínicos. Outras serpentes vivíparas, incluindo a cobra-jarreteira (*Thamnophis sirtalis*), nutrem seus filhotes com a **placenta**, permitindo a troca de materiais entre o sangue da mãe e do embrião. As serpentes são capazes de armazenar esperma e produzir diversas ninhadas de ovos férteis após longos intervalos de tempo depois de um único acasalamento.

Ordem Sphenodonta | Tuataras

A ordem Sphenodonta é representada por duas espécies vivas do gênero *Sphenodon* (Gr. *sphenos*, lâmina, + *odontos*, dente) da Nova Zelândia (Figura 26.27). Os tuataras são os únicos sobreviventes da linhagem dos esfenodontídeos que tiveram uma modesta diversificação durante a Era Mesozoica Inferior, mas declinaram ao fim daquela era. Os tuataras já foram muito comuns nas duas principais ilhas da Nova Zelândia, embora estejam hoje restritos a pequenas ilhotas do estreito de Cook e ao longo da costa nordeste da Ilha Norte. Em algumas dessas ilhas, esses animais estão prosperando graças à proteção do governo neozelandês. A perda das populações de tuataras nas principais ilhas da Nova Zelândia se deve à introdução intencional ou acidental de espécies de animais exóticos pelos humanos, incluindo roedores, gatos, cães e cabras, que predaram intensamente os tuataras ou destruíram seu *habitat* natural. Os tuataras são particularmente vulneráveis porque são animais de crescimento lento e de baixas taxas reprodutivas.

Os tuataras são animais semelhantes a lagartos que medem até 66 cm de comprimento e que vivem em tocas muitas vezes compartilhadas com aves marinhas chamadas petréis. Eles têm uma das menores taxas reprodutivas entre os répteis: demoram de 10 a 20 anos para se tornarem sexualmente maduros e normalmente produzem ovos somente a cada 4 anos, que levam 7 meses para chocar. Além de apresentarem crescimento lento, os tuataras são animais de vida longa; um macho em cativeiro tinha 114 anos em 2012.

Os tuataras despertam o interesse dos zoólogos em virtude das várias características desses animais idênticas às de

répteis diápsidos da Era Mesozoica Superior que viveram 200 milhões de anos atrás. Essas características incluem um crânio diápsido com duas aberturas temporais delimitadas por arcos ósseos completos. Os tuataras também têm um olho parietal mediano bem desenvolvido com elementos de córnea, cristalino e retina (ainda que esteja recoberto pela pele opaca, esse "terceiro olho" é capaz de registrar alterações na intensidade luminosa). Os olhos parietais, que também estão presentes em muitos anamniotas, desempenham um papel importante na regulação dos ritmos comportamentais diários e sazonais. *Sphenodon* representa uma das taxas mais lentas de evolução morfológica entre os vertebrados.



Figura 26.27 Tuatara *Sphenodon* sp., um representante atual da ordem Sphenodonta. Esse "fóssil vivo" apresenta, na região dorsal da cabeça, um olho parietal bem desenvolvido dotado de retina, cristalino e conexões nervosas com o cérebro. Embora esteja recoberto por escamas, esse terceiro olho é sensível à luz. Os tuataras ocorrem atualmente apenas em algumas ilhas da costa da Nova Zelândia.

Ordem Crocodilia | Crocodilos, jacarés e gaviais

Os crocodilianos e as aves atuais são os únicos remanescentes da linhagem de arcossauros que deu origem à grande diversificação mesozoica de dinossauros e seus parentes. Embora os crocodilianos atuais pertençam a um clado que iniciou sua diversificação no período Cretáceo Superior, a anatomia desses animais difere muito pouco da dos crocodilianos do início da Era Mesozoica. Por terem permanecido praticamente imutáveis ao longo de aproximadamente 200 milhões de anos, os crocodilianos enfrentam um futuro incerto em um mundo dominado por seres humanos. Os crocodilianos modernos são divididos em três famílias: os jacarés e caimãs, que representam um grupo predominantemente do Novo Mundo; os crocodilos, que têm uma ampla distribuição e incluem uma forma que se aventura em águas salgadas e é um dos maiores répteis atuais; e os gaviais, representados por uma única espécie encontrada na Índia e em Burma.

Classificação dos primeiros amniotas e dos répteis não aves atuais

A seguinte classificação lineana está de acordo com as relações genealógicas dos répteis não voadores atuais ilustradas na Figura 26.2. O relacionamento das tartarugas com os demais diápsidos é controverso. Os grupos extintos são indicados por uma adaga.

Subclasse Anapsida† (Gr. *an*, sem, + *apsis*, arco): **anápsidos**. Amniotas portadores de um crânio desprovido de aberturas temporais.

Ordem Captorhinida† (Gr. *kapto*, capturar, + *rhinos*, nariz). Um conjunto parafilético de amniotas primitivos como lagartos dos períodos Carbonífero e Permiano.

Subclasse Diapsida (Gr. *di*, duplo, + *apsis*, arco): **diápsidos**. Amniotas cujo crânio apresenta duas aberturas temporais.

Ordem Testudines (L. *testudo*, tartaruga) **(Chelonia): tartarugas.** Corpo envolvido por uma armadura composta de uma carapaça dorsal e um plastrão ventral; mandíbulas com placas córneas em vez de dentes; vértebras e costelas fundidas à carapaça; perda completa das aberturas temporais; aproximadamente 325 espécies.

Superordem Lepidosauria (Gr. *lepidos*, escama, + *sauros*, lagarto). Caracterizados pelo direcionamento lateral dos membros e pelo ventre próximo ao solo; sem especializações bipedais; crânio diápsido geralmente modificado pela perda de um ou dos dois arcos temporais; fenda cloacal transversal; a pele é trocada de uma só vez como uma peça única.

Ordem Squamata (L. *squamatus*, escamado, + *ata*, caracterizado por): **serpentes** e **lagartos**. Pele recoberta por escamas ou placas epidérmicas

queratinizadas, que são substituídas; quadrado móvel; crânio cinético (exceto nas anfisbenas); superfície de articulação anterior das vértebras côncava; órgãos de cópula pareados.

Subordem Lacertilia (L. *lacerta*, lagarto) **(Sauria): lagartos.** Corpo esguio, geralmente com quatro membros, embora muitas espécies apresentem reduções de apêndices perdendo um ou ambos os pares de patas; metades da mandíbula fusionadas na extremidade anterior; pálpebras móveis; anfisbenas com olhos vestigiais ocultos sob a pele; orelha externa presente; essa subordem parafilética contém aproximadamente 5.810 espécies.

Subordem Serpentes (L. *serpere*, rastejar): **serpentes.** Corpo alongado, membros, abertura da orelha e orelha média ausentes; articulações da mandíbula conectadas anteriormente por ligamentos elásticos; pálpebras fundidas formando uma placa transparente; língua bífida e protrátil; pulmão esquerdo reduzido ou ausente; aproximadamente 3.370 espécies.

Ordem Sphenodonta (Gr. *sphenos*, lâmina, + *odontos*, dentes): **tuataras.** O crânio retém ambas as aberturas temporais; vértebras bicôncavas; quadrado imóvel; olho parietal presente; duas espécies atuais pertencentes ao gênero *Sphenodon*.

Superordem Ichthyosauria† (Gr. *ichthys*, peixe, + *sauros*, lagarto). Diápsidos marinhos mesozoicos semelhantes a golfinhos, com olhos grandes e caudas verticais.

Superordem Sauropterygia† (Gr. *sauros*, lagarto, + *pteryginos*, alado, com asas). Répteis marinhos da Era Mesozoica.

Ordem Plesiosaura† (Gr. *plesios*, próximo, + *sauros*, lagarto). Répteis marinhos de pescoço longo e com membros modificados em nadadeira, que viveram na Era Mesozoica.

Superordem Archosauria (Gr. *archo*, dominante, + *sauros*, lagarto). Órbita em forma de um triângulo invertido; fenestra anteorbital (abertura no crânio anterior à órbita) e moela presentes; ventrículo do coração totalmente dividido; cuidado parental presente; muitas formas bípedes.

Ordem Crocodilia (L. *crocodilus*, crocodilo): **jacaré, caimãs, crocodilos e gaviais.** Crânio alongado e robusto; narinas terminais; palato secundário presente; vértebras geralmente côncavas na frente; membros anteriores geralmente com cinco dígitos; membros posteriores com quatro dígitos; quadrado imóvel; 25 espécies atuais.

Ordem Pterosauria† (Gr. *pteron*, alado, + *sauros*, lagarto). Arcossauros voadores da Era Mesozoica dotados de asas membranosas.

Ordem Saurischia (Gr. *sauros*, lagarto, + *ischia*, pelve). Dinossauros da Era Mesozoica; os bípedes eram carnívoros e os quadrúpedes eram herbívoros; padrão ancestral da cintura pélvica (semelhante aos demais répteis).

Subordem Sauropodomorpha† (Gr. *sauros*, lagarto, + *podos*, pé, + *morphē*, forma). Saurísquios herbívoros incluindo gigantes mesozoicos, como *Brachiosaurus*, *Apatosaurus* e *Diplodocus*.

Subordem Theropoda (Gr. *thēr*, animal selvagem, + *podos*, pé). Saurísquios carnívoros incluindo grandes predadores, como *Tyrannosaurus*, além de predadores pequenos e ágeis, como *Deinonychus* e *Velociraptor*. As aves descendem dessa subordem.

Ordem Ornithischia† (Gr. *ornis*, ave, + *ischion*, pelve). Dinossauros da Era Mesozoica; herbívoros bípedes e quadrúpedes, como *Stegosaurus*, *Triceratops* e *Parasaurolophus*; padrão derivado de estrutura da cintura pélvica (semelhante ao das aves).

Subclasse Synapsida (Gr. *syn*, junto, + *apsis*, arco). Amniotas com um par de aberturas temporais no crânio.

Ordem Pelycosauria† (*pelyx*, tigela de madeira, + *sauros*, lagarto). Sinápsidos do Carbonífero e do Permiano que têm muitas características ancestrais dos amniotas; terápsidos descendem dessa linhagem parafilética.

Ordem Therapsida (Gr. *ther*, animal selvagem, + *apsis*, arco). Sinápsidos do Permiano e do Triássico com muitas características mamaliformes; os mamíferos atuais descendem dessa linhagem parafilética.

Todos os crocodilianos têm um crânio alongado, robusto e bem reforçado, além de uma musculatura potente associada às mandíbulas no sentido de permitir uma grande abertura e um fechamento rápido e poderoso. Os dentes são inseridos em alvéolos, caracterizando um tipo de dentição denominado de **tecodonte**, típico de arcossauros da Era Mesozoica, incluindo as primeiras aves. Outra adaptação, compartilhada apenas com os mamíferos, é a presença de um palato secundário completo. Essa inovação empurrou as narinas internas para a parte posterior, permitindo aos crocodilianos respirar quando sua boca está preenchida com água ou alimento (ou ambos). Os crocodilianos, assim como as aves e os mamíferos, têm um coração dividido

em quatro câmaras, com átrios e ventrículos completamente divididos.

Os crocodilos estuarinos, como *Crocodylus porosus*, do Sul da Ásia, e o crocodilo-do-nilo, *C. niloticus* (Figura 26.28A), atingem tamanhos muito grandes (já foram registrados adultos pesando mais de 1.000 kg) e são rápidos e agressivos. Sabe-se que os crocodilos atacam animais tão grandes quanto bovinos, antílopes e até mesmo seres humanos. Os jacarés (*alligators*, em inglês) são geralmente menos agressivos do que esses crocodilos e muito menos perigosos para os seres humanos. Nos EUA, *Alligator mississippiensis* (Figura 26.28B) é a única espécie de jacaré; *Crocodylus acutus*, restrito ao extremo sul da Flórida, por sua vez, é a única espécie de crocodilo. Crocodilianos de grande porte são animais poderosos, e os adultos quase não têm inimigos não humanos. No entanto, durante o início da vida, são vulneráveis a muitos predadores. Ninhos desguarnecidos da proteção da mãe serão quase certamente descobertos e atacados por mamíferos que se alimentam dos ovos, enquanto os filhotes recém-eclodidos podem ser devorados por peixes grandes ou por garças e outras aves aquáticas.

Os jacarés-machos fazem sons altos durante a estação reprodutiva. Os crocodilianos são ovíparos. Uma fêmea normalmente deposita entre 20 e 50 ovos em ninhos feitos de folhas ou enterrados na areia, permanecendo nas redondezas cuidando da ninhada. Diferente da maioria dos demais répteis, os crocodilianos têm um comportamento de cuidado parental bastante elaborado. A mãe ouve as vocalizações dos filhotes no momento da eclosão e responde abrindo o ninho e auxiliando-os a sair. Os filhotes são protegidos pela mãe durante cerca de 2 anos (possivelmente, até mais) após sua eclosão. Embora os filhotes sejam capazes de capturar seu próprio alimento imediatamente após sua saída do ovo, eles também se alimentam de restos da comida da própria mãe. Como acontece com muitas tartarugas e alguns lagartos, a temperatura de incubação dos ovos determina a proporção entre os sexos da ninhada. Entretanto, diferentemente das tartarugas (ver anteriormente), baixas temperaturas produzem somente fêmeas, enquanto temperaturas elevadas produzem somente machos.

Os crocodilos e os jacarés se diferenciam com base na morfologia da cabeça. Os crocodilos têm um focinho relativamente estreito e, quando a boca está fechada, o quarto dente da mandíbula é visível quando ele se encaixa em uma reentrância da maxila (Figura 26.28A). Os jacarés (e caimãs) geralmente têm um focinho mais largo (Figura 26.28B), e o quarto dente da mandíbula permanece oculto quando a boca está fechada. Os gaviais têm focinhos extremamente delgados, a boca repleta de dentes muito finos, alimentando-se principalmente de peixes.





Figura 26.28 Crocodilianos. **A.** Crocodilo-do-nilo, *Crocodylus niloticus*, aquecendo-se ao sol. O quarto dente da mandíbula se encaixa em uma reentrância da delgada maxila; os jacarés não têm essa característica. **B.** Jacaré norte-americano, *Alligator mississippiensis*, um habitante cada vez mais abundante nos rios e pântanos do Sudeste dos EUA.

Resumo

Os amniotas divergiam de um grupo de tetrápodes primitivos durante o fim da Era Paleozoica, há cerca de 300 milhões de anos, diversificando-se em múltiplas formas que ocupavam nichos variados de *habitats* aquáticos e terrestres. Seu sucesso como vertebrados terrestres pode ser atribuído a várias adaptações, incluindo o ovo amniótico. O ovo amniótico, dotado de uma casca e quatro membranas extraembrionárias – o âmnio, o alantoide, o córion e o saco vitelino, permite que o embrião se desenvolva rapidamente em ambientes terrestres. Outras adaptações dos amniotas que auxiliaram na ocupação de ambientes secos e em seu modo de vida relativamente ativo incluem uma pele espessa e resistente à perda de água, excreção de ureia ou de ácido úrico, pulmões ventilados pela musculatura intercostal e com grande superfície de trocas gasosas, musculatura associada às mandíbulas expandida e um eficiente sistema cardiovascular.

Antes do fim de Era Paleozoica, os amniotas se diversificaram em três grupos distinguíveis entre si com base na estrutura do crânio: os anápsidos, que não têm fenestras temporais; os sinápsidos, que têm um par de fenestras temporais; e os diápsidos, com dois pares de fenestras temporais. Os mamíferos evoluíram a partir de sinápsidos primitivos. Os primeiros diápsidos deram origem a todos os répteis não aves atuais propriamente ditos (provisoriamente incluindo aqui as tartarugas) e também às aves. Se a ausência de fenestra temporal nas tartarugas evoluiu independentemente de um ancestral diápsido, nenhum amniota existente retém a condição de anápsidos da Era Paleozoica. Um clado de diápsidos, os arcossauros, teve uma ampla diversificação mundial durante a Era Mesozoica, originando formas imensas e de morfologia bastante diversificada, incluindo os ictiossauros, plesiossauros, pterossauros e dinossauros. Embora essas linhagens estejam extintas, os descendentes de alguns dinossauros sobreviveram à grande extinção no fim da Era Mesozoica e seguiram sua própria diversificação como aves.

As tartarugas (ordem Testudines), com seus cascos peculiares, sofreram poucas mudanças anatômicas desde o período

Triássico. As tartarugas representam um grupo pequeno e muito antigo de espécies terrestres, semiaquáticas e aquáticas. Esses animais são desprovidos de dentes e, em seu lugar, apresentam placas queratinizadas que formam um bico córneo, recobrindo as mandíbulas. Todas são ovíparas e, mesmo as formas marinhas, enterram os ovos no solo após a postura.

Os lagartos e as serpentes (ordem Squamata) representam 95% de toda a diversidade de répteis atuais. Ambos representam um grupo bastante diversificado e bem-sucedido, particularmente em climas quentes. Os lagartos se diferenciam das serpentes por apresentarem os ramos da mandíbula fusionados na extremidade anterior, pálpebras móveis e aberturas da orelha externa. Os lagartos e as serpentes são ectotérmicos, regulando sua temperatura corporal através do contato com diferentes microambientes. A maioria dos lagartos e serpentes é ovípara, embora a viviparidade não seja incomum especialmente nas regiões de clima frio. As anfisbenas compreendem um pequeno grupo de lagartos tropicais especializados à escavação. Esses animais têm o corpo anelado, frequentemente desprovido de membros, além do corpo robusto e do crânio sólido e compacto.

As serpentes, que evoluíram a partir de um grupo de lagartos, caracterizam-se por um corpo alongado e sem membros, além de um crânio altamente cinético que lhes permite engolir presas muito maiores do que seu próprio diâmetro. Para caçar, a maioria das serpentes se orienta principalmente por sentidos de natureza química, utilizando o órgão de Jacobson, que prevalecem sobre os sentidos visuais ou auditivos. Dois grupos de serpentes (viperídeos e boídeos) apresentam órgãos sensíveis à radiação infravermelha para detectar suas presas. Algumas serpentes engolem suas presas vivas; outras matam suas presas por constrição ou envenenamento. Os diferentes grupos de serpentes são distinguíveis por intermédio da anatomia e do posicionamento de suas presas.

Os tuataras da Nova Zelândia (ordem Sphenodonta) são os únicos sobreviventes de um grupo de répteis cujos demais representantes foram extintos há 100 milhões de anos. Eles têm várias características quase idênticas àquelas dos primeiros diápsidos da Era Mesozoica. Esses répteis raros são particularmente vulneráveis porque têm um crescimento lento e baixas taxas reprodutivas.

Os crocodilos, os jacarés, os caimãs e os gaviais (ordem Crocodilia) são os únicos répteis não aves atuais do clado Archosauria, que inclui os extintos dinossauros e também as aves. Os crocodilianos apresentam várias adaptações para um hábito semiaquático associado a uma dieta carnívora, incluindo um crânio robusto e alongado, com mandíbulas poderosas, e um palato secundário. São apenas répteis não aves com cuidado parental bem desenvolvido.

Questões de revisão

1. Quais são as quatro membranas associadas aos ovos amnióticos? Qual é a função de cada uma dessas membranas?
2. De que maneiras a pele e o sistema respiratório diferem entre os amniotas e seus ancestrais tetrápodes primitivos?
3. Os amniotas são classificados em três grupos com base em sua morfologia craniana. Que grupos são esses e quais são as diferenças entre seus crânios? Que grupos de amniotas atuais se originaram a partir de cada um desses grupos?
4. Por que os “répteis”, como definidos tradicionalmente, representam um grupo parafilético? Como a taxonomia cladística redefiniu Reptilia para recuperar seu monofiletismo?
5. Descreva de que formas os amniotas são funcional ou estruturalmente mais bem adaptados ao ambiente terrestre do que os anamniotas.
6. Descreva as principais características estruturais das tartarugas que as distinguem de qualquer outro réptil, exceto aves.
7. Como a temperatura do ninho pode afetar o desenvolvimento dos ovos das tartarugas?
8. O que significa a expressão “crânio cinético” e que vantagens ele oferece? Como as serpentes são capazes de se alimentar de presas de tamanho grande?
9. A maioria dos lagartos e das serpentes é ovípara, mas algumas são ovovivíparas ou têm viviparidade placentária. Compare esses métodos de reprodução nos escamados. Em que tipo de clima a viviparidade é mais frequente?
10. De que formas os sentidos especiais das serpentes são semelhantes aos dos lagartos e como esses sentidos evoluíram para estratégias alimentares especializadas?
11. O que são anfisbenas? Quais as adaptações morfológicas que apresentam esses animais, para auxiliar na escavação?
12. Qual a função do órgão de Jacobson das serpentes?
13. Qual a função da fosseta loreal dos viperídeos?

14. Descreva como uma serpente se move por ondulação lateral. Por que essa forma de locomoção seria ineficiente sobre uma superfície instável (como, por exemplo, a areia) ou uma superfície sem irregularidades? Em condições como estas, que formas de locomoção seriam eficientes para uma serpente?
15. Qual a diferença em estrutura e localização das presas de uma cascavel, uma naja e uma cobra-cipó africana?
16. Como a peçonha das serpentes pode levar suas presas à morte? Como é medida a toxicidade das peçonhas?
17. Por que os tuataras (*Sphenodon*) são animais especialmente interessantes para os biólogos? Por que são raros?
18. Diferencie os dinossauros saurísquios e ornitísquios com base na anatomia de sua cintura pélvica.
19. O cuidado parental de um dinossauro foi mais parecido com o de um lagarto ou de um crocodilo? Explique.
20. De que subgrupo de diápsidos descendem os crocodilianos? Que outros grandes grupos de vertebrados fósseis e atuais descendem desse mesmo subgrupo? De que maneiras estruturais e comportamentais os crocodilianos diferem dos demais répteis não aves atuais?

Para aprofundar seu raciocínio. Como as mudanças ambientais poderiam afetar as populações de espécies cujo sexo é determinado pela temperatura?

Referências selecionadas

Alvarez, W., and F. Asaro. 1990. An extraterrestrial impact. Sci. Am. **263:**78-84 (Oct.). *Este artigo e um artigo adicional de V. E. Courtillot, "Uma erupção vulcânica", apresenta interpretações contrastantes da causa da extinção em massa do Cretáceo, que levou à extinção dos dinossauros.*

Cogger, H. G., and R. G. Zweifel (eds.). 1998. Encyclopedia of reptiles and amphibians. San Diego, Academic Press. *Esse volume abrangente e ricamente ilustrado foi escrito por alguns dos herpetologistas mais renomados da área.*

Crews, D. 1994. Animal sexuality. Sci. Am. **270:**108-114 (Jan.). *As estratégias reprodutivas dos répteis, incluindo determinação do sexo não genética, fornece* insights *sobre as origens e funções da sexualidade.*

Erickson, G. M. 1999. Breathing life into *Tyrannosaurus rex*. Sci. Am. **281:**42-49 (Sept.). *Evidências atuais sugerem que o* T. rex *era gregário e obtinha o alimento por necrofagia ou predação.*

Gans, C., and 15 other authors, eds. 1969–2010. Biology of the Reptilia. *Esse trabalho extraordinário inclui 22 volumes editados que oferecem um material detalhado sobre os répteis não aves.*

Greene, H. W. 1997. Snakes: The evolution of mystery in nature. Berkeley, University of California Press. *Lindas fotografias acompanhadas de um volume bem escrito atendem tanto o cientista como o estudante.*

Halliday, T. R., and K. Adler (eds.). 1986. The encyclopedia of reptiles and amphibians. New York, Facts on File, Inc. *Abordagem abrangente com belas imagens sobre os grupos reptilianos com seções introdutórias úteis sobre as origens e características.*

King, G. 1996. Reptiles and herbivory. London, Chapman & Hall. *Explica as adaptações usadas pelos répteis para obter nutrientes de uma dieta herbívora.*

Lohmann, K. J. 1992. How sea turtles navigate. Sci. Am. **266:**100-106 (Jan.). *Evidências recentes sugerem que as tartarugas do mar usam o campo magnético da terra e a direção das ondas do oceano para navegar de volta à sua praia natal para fazer seu ninho.*

Nagashima, H., F. Sugahara, M. Takechi, R. Ericsson, Y. Kawashima-Ohya, Y. Narita, and S. Kuratani. 2009. Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. Science **325:**193-196. *A pesquisa evo-devo oferece* insight *sobre como o casco da tartaruga evoluiu.*

Norman, D. 1991. Dinosaur! New York, Prentice-Hall. *Texto altamente legível sobre a vida e evolução dos dinossauros, com belas ilustrações.*

Paul, G. S. 2000. The Scientific American book of dinosaurs. New York, St. Martin's Press. *Ensaios enfatizando a morfologia funcional, o comportamento, a evolução e a extinção dos dinossauros.*

Pianka, E. R., and L. J. Vitt. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. Berkeley, University of California Press. *Centenas de fotografias coloridas destacam uma abordagem do comportamento e evolução dos lagartos.*

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, and K. D. Wells. 2003. Herpetology, ed. 3. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall. *Um livro didático abrangente que aborda a diversidade, a fisiologia, o*

comportamento, a ecologia e a conservação dos répteis e anfíbios.

Sumida, S. S., and K. L. M. Martin (eds.). 1997. Amniote origins: completing the transition to land. San Diego, Academic Press. *Discute a diversidade, a evolução, a ecologia e a morfologia adaptativa dos primeiros amniotas, com ênfase especial na origem do ovo amniótico.*

Vitt, L. J., and J. P. Caldwell. 2008. Herpetology: an introduction to the biology of amphibians and reptiles, ed. 3. San Diego, Academic Press. *Um livro didático geral de herpetologia.*

Vonk, F. J., and 16 other authors. 2008. Evolutionary origin and development of snake fangs. Nature **454:**630-633. *Apesar de sua incrível variação morfológica, todas as presas da cobra são homólogas*.

*N.R.T.: As expressões "répteis não aves" e "répteis não voadores" repetem-se frequentemente neste capítulo e explicitam a classificação cladística em que as aves também eram consideradas répteis.

[1]N.R.T.: O mesmo acontece no Brasil, onde praticamente todas as serpentes peçonhentas mais conhecidas têm fosseta loreal, incluindo a surucucu, as diversas jararacas e a cascavel.

[2]N.R.T.: Segundo o pesquisador Dr. Paulo Sergio Bernarde, da UFAC, na 66ª Reunião Anual da SBPC, 2014, o Brasil registra hoje cerca de 29.000 picadas anuais, causando 129 mortes (0,44%), todas por serpentes com fosseta loreal.

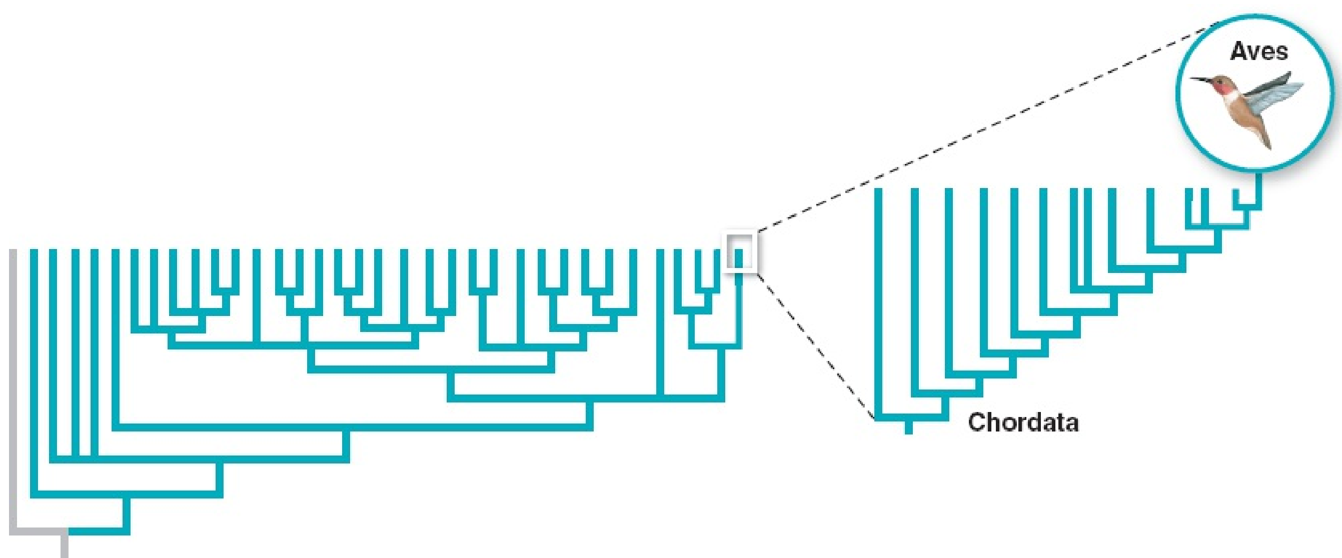
CAPÍTULO 27

Aves



Cegonhas durante migração noturna.

- **FILO CHORDATA**
  - ° Classe Aves



Longa viagem até o lar de verão

Algumas aves, tendo dominado o voo, usam esse poder para fazer as longas migrações sazonais. O deslocamento entre regiões de invernada ao sul e de reprodução ao norte, com longos dias de verão e abundância de insetos, provê os pais de grande quantidade de alimento para criar seus filhotes. Os predadores de aves não são tão abundantes no extremo norte, e uma breve aparição, 1 vez por ano, de aves jovens vulneráveis não favorece o crescimento de populações de predadores. A migração também aumenta imensamente o espaço disponível para a procriação e reduz o comportamento territorial agressivo. Finalmente, a migração favorece a homeostase – o equilíbrio de processos fisiológicos que mantêm a estabilidade interna – permitindo às aves evitar os extremos climáticos.

O cenário migratório inspira admiração, e os mecanismos fisiológicos da migração são igualmente desafios aos pesquisadores. O que determina o momento da migração e como cada ave estoca energia suficiente para essa jornada? Como se originaram as eventuais difíceis rotas migratórias, e quais as pistas que as aves usam na navegação? Como o instinto dirige as ondas migratórias na primavera e no outono, levando com êxito a maioria das aves a seus ninhos no norte, enquanto outras incontáveis falham e morrem, carreadas por essa tarefa sempre desafiadora?

Dos vertebrados, as Aves (classe, L. pl. de *avis,* aves) são as mais notáveis, as mais melodiosas e, segundo alguns, as mais belas. Com mais de 10.400 espécies, coletivamente distribuídas por quase toda a Terra, as aves superam em número qualquer outro grupo de vertebrados exceto os peixes. Elas habitam florestas e desertos, montanhas e pradarias e todos os oceanos. É sabido que quatro espécies visitam o Polo Norte e uma, um mandrião, foi vista no Polo Sul. Algumas aves vivem em total escuridão nas cavernas, encontrando seus caminhos por ecolocalização, e outras mergulham a profundidades maiores que 45 m para predar organismos aquáticos. O beija-flor-abelha de Cuba (*Mellisuga helenae*), pesando apenas 1,8 g, é um dos menores vertebrados endotérmicos.

A única característica específica que distingue as aves dos outros animais vivos são suas penas. Se um animal tem penas, é uma ave; se não tem penas, não é uma ave. Todavia, notamos que as penas não eram tão diagnósticas no passado; alguns dinossauros terópodes que não eram aves tinham penas.

Há uma grande uniformidade estrutural entre as aves. Apesar de cerca de 150 milhões de anos de evolução, durante os quais proliferaram e se adaptaram a modos especializados de vida, nós não temos dificuldade em reconhecer uma ave atual. Além das penas, todas as aves têm os membros anteriores modificados em asas (embora nem sempre usadas para o voo); todas têm os membros posteriores adaptados para andar, nadar ou empoleirar-se; todas têm bicos queratinizados sem dentes; e todas põem ovos. A razão para essa grande uniformidade estrutural e funcional é que as aves evoluíram para animais voadores, o que as força a manter essas características diagnósticas.

Toda a anatomia das aves é projetada para o voo. A conquista do ar para um vertebrado grande é um desafio evolutivo altamente exigente. Uma ave deve, é claro, ter asas para sustentação e propulsão. Os ossos devem ser leves e, ainda, servirem como uma estrutura rígida. O sistema respiratório deve ser muito eficiente para atender às intensas demandas metabólicas do voo. Uma ave deve ter um sistema digestivo rápido e eficiente para processar dietas ricas em energia; ela deve ter uma taxa metabólica alta e um sistema circulatório de alta pressão. Acima de tudo, as aves devem ter um sistema nervoso finamente sintonizado e sentidos aguçados, especialmente, uma soberba visão para gerenciar os problemas complexos de mergulhos em alta velocidade.

ORIGEM E RELAÇÕES

Há 147 milhões de anos, um animal voador morreu e depositou-se no fundo de uma laguna marinha rasa, onde é hoje a Baviera, na Alemanha. Ele foi rapidamente coberto por silte fino e, por fim, fossilizado. Lá ele permaneceu até ser descoberto em 1861 por um trabalhador que cortava ardósia em uma pedreira calcária. O fóssil tinha, aproximadamente, o tamanho de um corvo, com um crânio não diferente ao das aves modernas, exceto pelas mandíbulas que eram semelhantes a um bico e continham pequenos dentes ósseos inseridos em alvéolos como os dos dinossauros (Figura 27.1). O esqueleto era decididamente reptiliano, com uma cauda óssea longa, dedos com garras e costelas abdominais. Ele poderia ser considerado um dinossauro terópode típico, exceto pelo fato de possuir uma marca inconfundível de **penas**. Denominado *Archaeopteryx lithographica* (Gr., significando "asa antiga inscrita sobre pedra"), o fóssil foi uma descoberta especialmente feliz, porque o registro fóssil de aves era decepcionantemente raro. A descoberta foi também dramática porque demonstrou, para além de qualquer dúvida razoável, a relação filogenética entre as aves e os dinossauros terópodes extintos.

Os zoólogos há muito já reconheceram a similaridade entre as aves e os répteis não aves. O crânio das aves e dos répteis conecta-se com a primeira vértebra cervical por um único côndilo occipital (uma pequena rótula óssea: mamíferos têm duas dessas rótulas). As aves e os répteis não aves têm um único osso na orelha média, o estribo (os mamíferos têm três ossos na orelha média). Ambos têm um maxilar consistindo em cinco ou seis ossos, enquanto o maxilar dos mamíferos tem um osso mandibular, o dentário. Ambos excretam seus resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico, enquanto os mamíferos o fazem como ureia. As aves e os répteis não aves põem ovos grandes com muito vitelo, e o embrião desenvolve-se inicialmente por clivagem superficial.

O renomado zoólogo inglês, Thomas Henry Huxley, ficou tão impressionado com essas e muitas outras afinidades anatômicas e fisiológicas que chamou as aves de "répteis glorificados" e classificou-as em um grupo de dinossauros denominados terópodes (ver Capítulo 26), que apresentavam diversas características semelhantes às das aves (Figuras 27.2 e 27.3). Os dinossauros terópodes compartilham muitos caracteres derivados com as aves, e o mais óbvio deles é um pescoço alongado, móvel e em forma de "S".

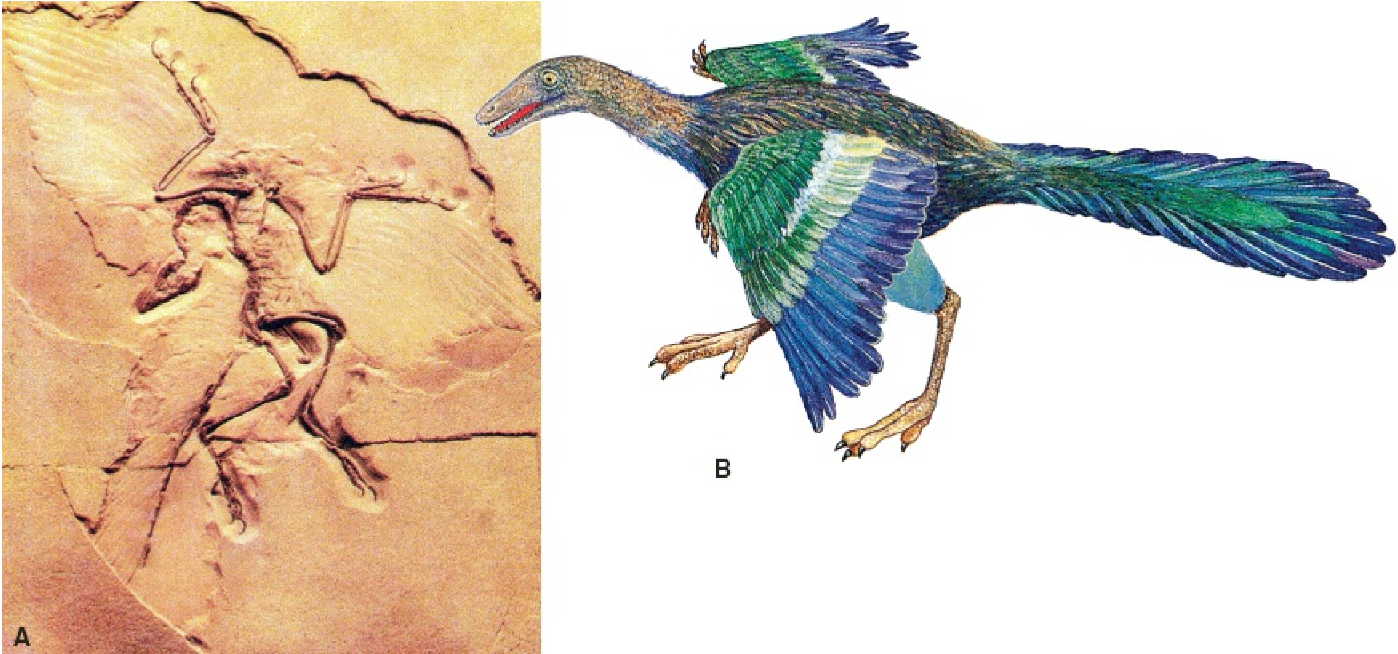


Figura 27.1 *Archaeopteryx*, uma ave primitiva de 147 milhões de anos. **A.** Molde do segundo e mais perfeito fóssil de *Archaeopteryx*, que foi descoberto em uma pedreira de calcário na Baviera. Foram descobertos 11 espécimes de *Archaeopteryx*, o mais recente descrito em 2011. **B.** Reconstrução de *Archaeopteryx*.

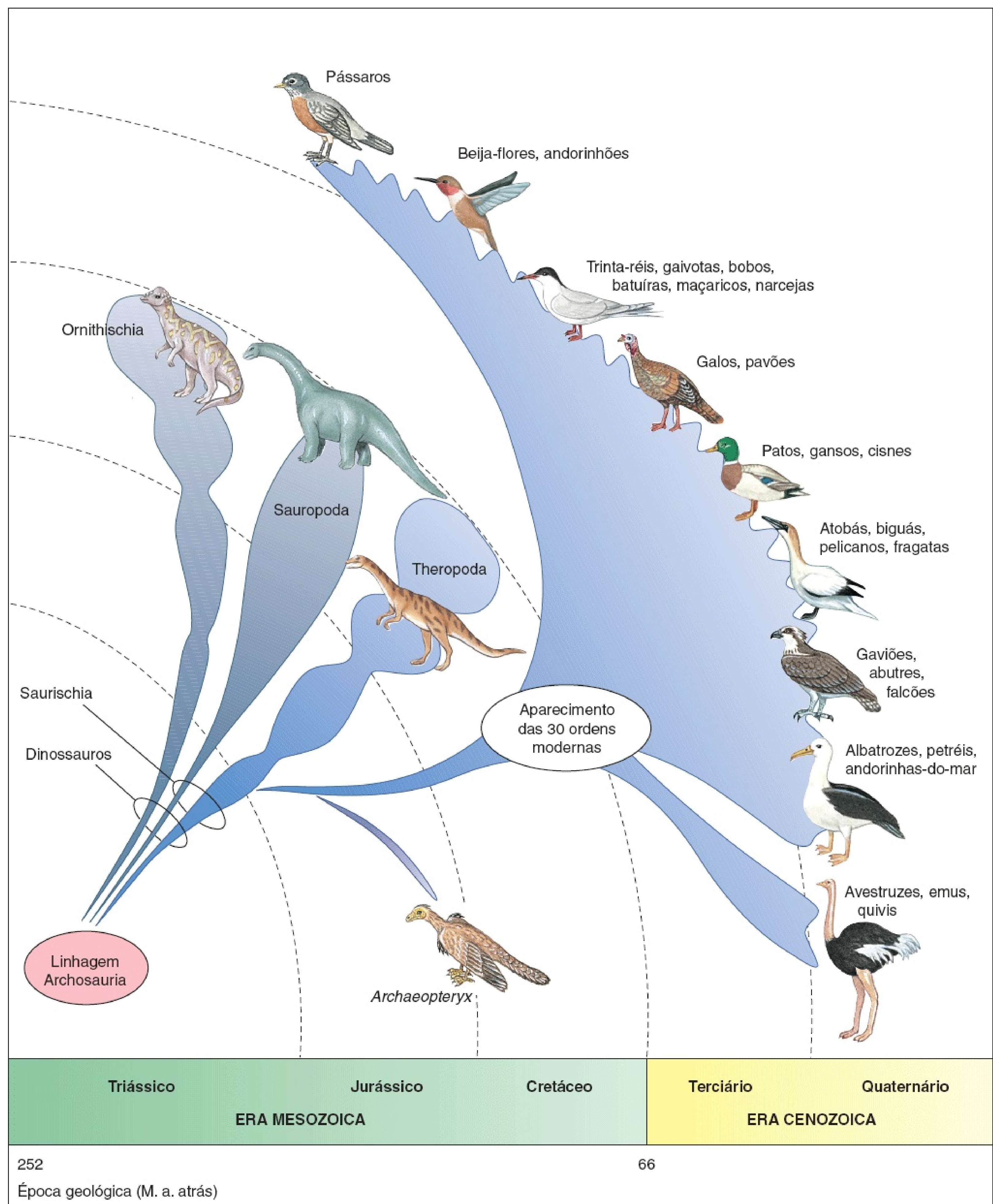


Figura 27.2 Evolução das aves modernas. Das 40 ordens de aves atuais, são mostradas as 9 mais importantes. A mais antiga ave conhecida, *Archaeopteryx*, viveu no período Jurássico Superior, há 147 milhões de anos.

Apenas *Archaeopteryx* compartilha muitos caracteres especializados do seu esqueleto com os menores dinossauros terópodes, e é considerado como tendo evoluído dentro do clado dos terópodes. A evolução das ordens modernas de aves ocorreu, rapidamente, durante o período Cretáceo e início do Terciário.

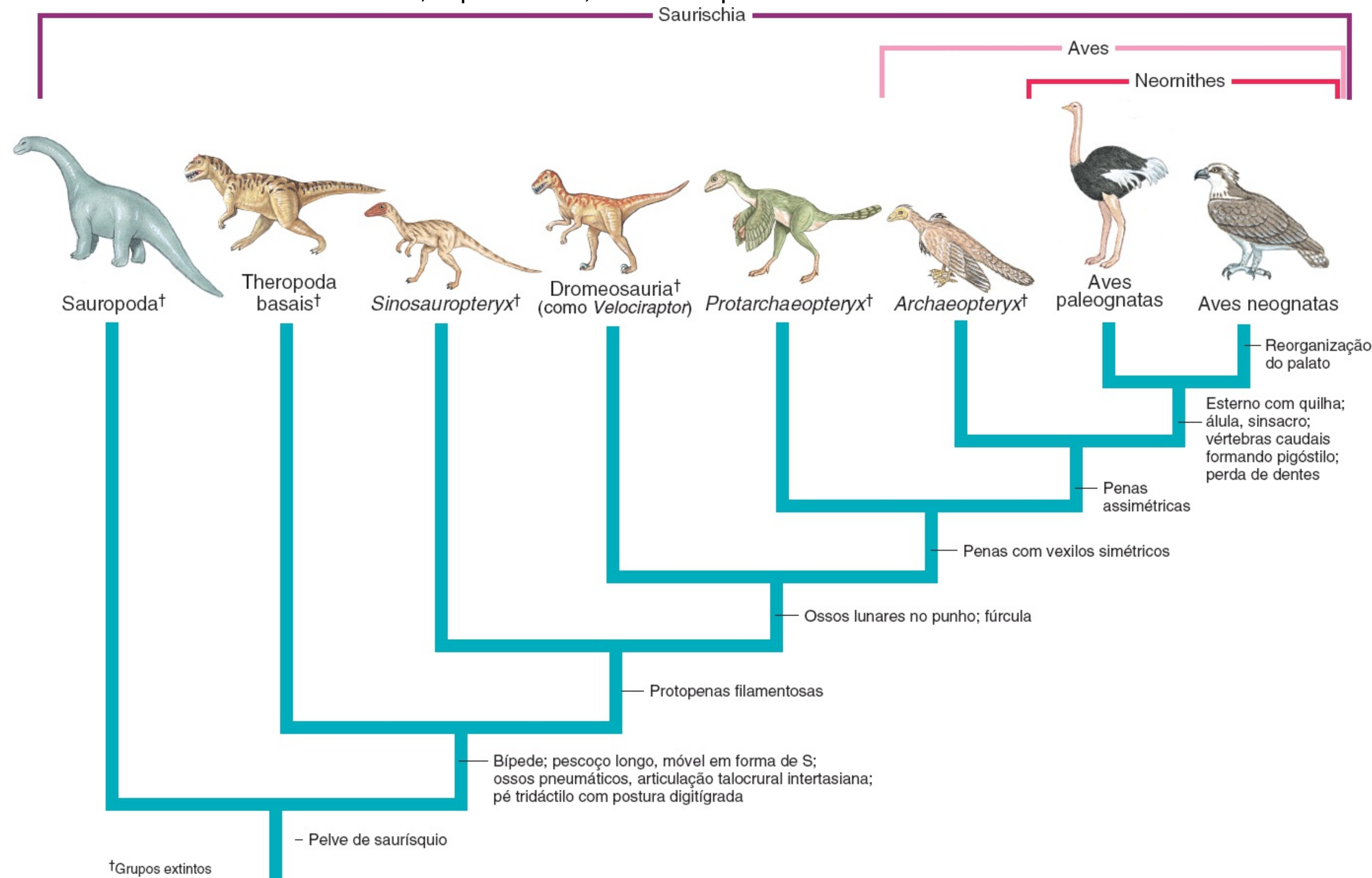


Figura 27.3 Cladograma de Saurischia, mostrando as relações de vários táxons com as aves modernas. São mostrados poucos caracteres derivados compartilhados, principalmente relacionados com o voo, que foram usados para construir a genealogia. Os ornitísquios são o grupo-irmão de todos os saurísquios e todos são membros do clado Archosauria (ver Figuras 26.1 e 26.2).

As penas precederam ambos – as aves e o voo. Os dromeossauros, um grupo de terópodes que inclui o *Velociraptor*, compartilham muitos caracteres derivados adicionais com as aves, incluindo a fúrcula (clavículas fusionadas) e os ossos lunares do punho, que permitem movimentos giratórios, posteriormente usados no voo (Figura 27.3). Uma evidência adicional, ligando as aves aos dromeossauros, veio de fósseis descritos recentemente de depósitos do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior da província de Liaoning, China. Esses fósseis extraordinários de dromeossauros incluem alguns com filamentos, como o *Sinosauropteryx*, e alguns com penas, como *Protarchaeopteryx* e *Caudipteryx*. Os filamentos eram estruturas ocas, semelhantes ao estágio inicial do desenvolvimento das penas modernas (Figura 27.5). Todavia, esses dromeossauros emplumados não podiam voar, pois tinham membros anteriores curtos e as penas com vexilos simétricos (as penas de voo das aves modernas voadoras são assimétricas). Claramente, esses filamentos e penas primitivos serviam diferentes propósitos, talvez provendo termorregulação ou críptica, ou usados em exibições da corte. Alguns dromeossauros, como o arborícola *Microraptor*, provavelmente usavam suas penas para planar ou controlar saltos entre as árvores. Mais tarde, as penas passaram por exaptação* (Capítulo 6) para voo ativo. Os fósseis da Espanha e da Argentina, que representam aves mais derivadas que *Archaeopteryx*, documentam o desenvolvimento da quilha do esterno e da álula, a perda dos dentes e a fusão de ossos característica das aves modernas. Uma abordagem filogenética da classificação agrupa as aves com os dinossauros terópodes. Desse ponto de vista, os dinossauros não estão extintos – eles estão conosco hoje como aves! Definem-se “aves” como o clado que contém o ancestral do *Archaeopteryx*, as aves vivas e todos os seus descendentes. As sinapomorfias para

este clado incluem um comprimento de cauda reduzido, um cerebelo maior e diversas características esqueléticas do crânio, vértebras e apêndices.

As aves atuais (Neornithes) são divididas em dois grupos: (1) **Paleognathae** (Gr. *palaios*, antigo, + *gnathos*, maxila), as grandes aves não voadoras similares aos avestruzes e os quivis, frequentemente chamadas de aves ratitas, que têm o esterno achatado com músculos peitorais pouco desenvolvidos, e os tinamídeos, e (2) **Neognathae** (Gr. *neos*, novo, + *gnathos*, maxila), todas as outras aves, quase todas voadoras que têm um esterno com quilha, ao qual se fixam poderosos músculos de voo. Existem várias aves neognatas não voadoras, algumas das quais sem quilha no esterno (Figura 27.4). A incapacidade de voar surgiu independentemente em muitos grupos de aves; o registro fóssil revela corruíras, pombas, papagaios, grous, alcas, patos e, até mesmo, uma coruja não voadores. Os pinguins não voam, embora utilizem suas asas para "voar" na água (ver Figura 10.8). Geralmente, a incapacidade de voar evoluiu em ilhas sem grandes predadores terrestres. As aves não voadoras que habitam os continentes, hoje, são os grandes paleognatas (avestruz, ema, casuar, emu) que podem correr rápido o suficiente para escapar de predadores. O avestruz pode alcançar 70 km por hora e existem relatos de 96 km por hora. A evolução e a geografia histórica das aves não voadoras são discutidas nos Capítulos 6 e 37, respectivamente.



Figura 27.4 Uma das mais estranhas aves, o biguá não voador, *Nannopterum harrisi*, das ilhas Galápagos, seca suas asas após forragear peixes. Ele é um excelente nadador e, para apanhar peixes e octópodes, propulsiona-se na água com os pés. O biguá não voador é um exemplo de ave carenada (tem um esterno com quilha) que tem a quilha reduzida e perdeu a habilidade de voar. Ordem Suliformes.

Os corpos das aves não voadoras foram drasticamente redesenhados, por causa da inexistência das restrições do voo. A quilha do esterno e os pesados músculos de voo foram perdidos (17% do peso corporal das aves voadoras), e outros dispositivos específicos de voo desapareceram. Como o peso do corpo não é uma restrição, as aves não voadoras tendem a se tornar maiores. Várias aves não voadoras extintas eram enormes: os moas gigantes da Nova Zelândia pesavam mais de 225 kg e as aves-elefante de Madagascar, as maiores aves já existentes, pesavam quase 450 kg e atingiam quase 2 m de altura.

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS PARA O VOO

Assim como uma aeronave deve ser projetada e construída de acordo com rígidas especificações aerodinâmicas para voar, as aves também devem satisfazer requisitos estruturais estritos se pretendem permanecer no ar. O voo humano se tornou possível quando desenvolvemos um motor de combustão interna e aprendemos como reduzir a relação peso-potência até um ponto crítico. As aves conseguiram voar há milhões de anos. Ao contrário dos aviões, as aves devem também se alimentar e converter o alimento em energia metabólica, escapar de predadores, reparar suas próprias lesões, manter uma temperatura corporal constante e se reproduzir.

Penas

As penas são muito leves e ainda possuem uma extraordinária dureza e resistência à tensão. As mais típicas das penas das aves são as **penas de contorno**, penas com vexilos que recobrem e dão forma ao corpo da ave. Uma pena de contorno consiste

em um **eixo oco**, ou **cálamo**, emergindo de um folículo da pele, e uma **haste**, ou **raque**, que é continuação do cálamo e sustenta numerosas **barbas** (Figura 27.5). As barbas são arranjadas de maneira paralela e próximas, dispostas diagonalmente para ambos os lados da haste central, formando uma superfície plana, expandida e entrelaçada, o **vexilo**. Podem existir várias centenas de barbas em um vexilo.

Quando uma barba é examinada ao microscópio, ela parece ser uma réplica em miniatura de uma pena, com numerosos filamentos paralelos denominados **bárbulas**, distribuídas em cada lado da barba, abrindo-se lateralmente a ela. Podem existir 600 bárbulas em um lado de uma barba, com mais de 1 milhão de bárbulas por pena. As bárbulas de uma barba se sobrepõem às bárbulas da barba vizinha, em um padrão de zigue-zague, que são mantidas unidas com grande tenacidade por minúsculos ganchos. Se duas barbas adjacentes se separarem - e uma força considerável é necessária para separar um vexilo - elas podem instantaneamente se entrelaçar novamente apenas passando-se a ponta dos dedos pela pena. Uma ave faz isso com seu bico e gasta bastante tempo alisando-as para manter suas penas em perfeita condições.

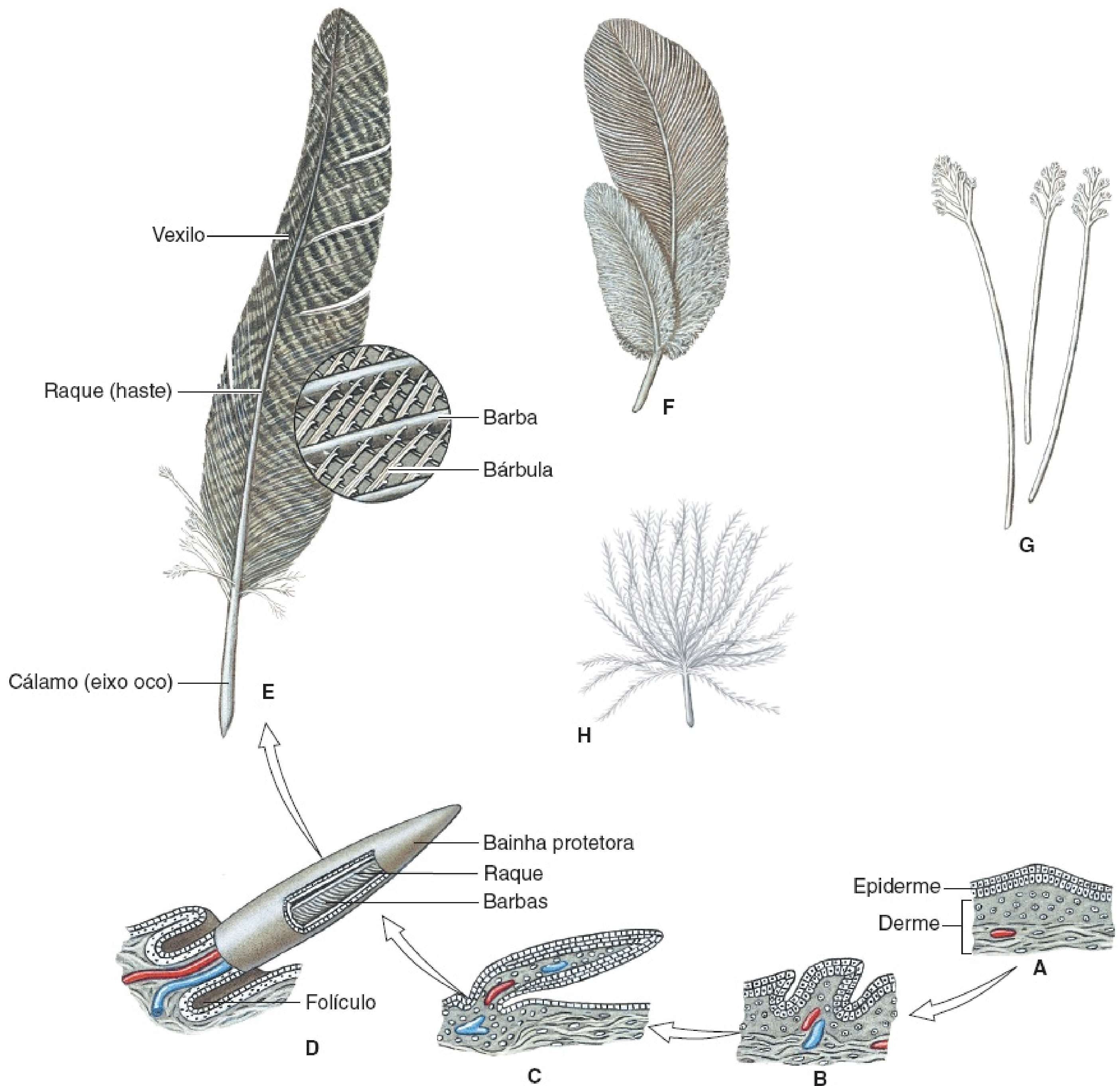


Figura 27.5 Tipos de penas e seu desenvolvimento. De **A** para **E**, Estágios sucessivos no desenvolvimento dos vexilos ou da pena de contorno. O crescimento ocorre dentro de uma bainha protetora, **D**, que se rompe quando termina o crescimento, permitindo que a pena madura expanda-se em uma superfície plana. De **F** para **H**, outros tipos de penas, incluindo uma pena de faisão com hipopena, **F**; filoplumas, **G**; e pluma do adulto, **H**.

Tipos de penas

Diferentes tipos de penas das aves cumprem funções distintas. As **penas de contorno** (Figura 27.5E) dão à ave sua forma externa e são do tipo que já descrevemos. As penas de contorno que se projetam para além do corpo e são utilizadas no voo denominam-se **penas de voo**. As **filoplumas** (Figura 27.5G) são penas "degeneradas" similares a pelos; cada uma é um eixo delgado com um tufo de barbas curtas na extremidade. Elas são os "pelos" de uma ave depenada e não têm função conhecida. As cerdas ao redor do bico de tiranídeos e curiangos são, provavelmente, filoplumas modificadas. As **plumas** (Figura 27.5H) são tufos macios, sem uma raque proeminente, ocultas sob as penas de contorno. Elas são macias porque suas bárbulas não têm ganchos. Elas são especialmente abundantes no peito e no abdome das aves aquáticas, e em jovens de codornas e tetraonídeos, funcionando, principalmente, para conservar calor. Um quarto tipo de pena altamente modificada, a **pena de pó,** caracteriza as garças, socós, gaviões e papagaios; as suas extremidades desintegram-se quando crescem, liberando um pó semelhante a talco que aumenta a impermeabilidade das penas e confere a elas um aspecto metálico.

Características da Classe Aves

- **Pescoço alongado em forma de S;** membros anteriores modificados em **asas**; endotérmicos
- Epiderme recoberta de **penas** e **escamas nas pernas**; glândulas sudoríparas delgadas da epiderme e derme; glândula de óleo na base da cauda
- Crânio fusionado com **um côndilo occipital**; muitos **ossos com cavidades aéreas;** costelas com processos uncinados reforçados; cauda curta, parte das vértebras caudais reduzidas ao **pigóstilo;** cintura pélvica, **sinsacro**; **esterno, em geral, bem desenvolvido com quilha**
- **Sem dentes;** cada maxila coberta por uma camada córnea formando o **bico; moela** presente
- Encéfalo bem desenvolvido com **cerebelo e lobos ópticos grandes;** 12 pares de nervos cranianos
- Olhos grandes, com **pectina** (Figura 27.15); apenas um osso na orelha média
- Sexos separados; fertilização interna; órgão copulador (falo) em patos, gansos, paleognatas e em algumas outras aves; **fêmeas apenas com ovário e oviduto esquerdo funcionais**; determinação sexual por cromossomos (fêmeas heterogaméticas)
- Membranas fetais do **âmnio, cório e alantoide**; **ovíparos**; **ovos amnióticos com cascas calcárias duras e muito vitelo**; cuidado parental extensivo dos filhotes
- Sistema excretor com **rim metanéfrico** e ureteres abrem-se na cloaca; ácido úrico é a principal excreta nitrogenada
- Pulmões de **parabrônquios** com fluxo de ar contínuo; **siringe** (caixa vocal) presente; **sacos aéreos** entre os órgãos viscerais e o esqueleto
- Coração com dois átrios e dois ventrículos; **circuitos pulmonares e sistêmico separados; persistência do arco aórtico direito**; eritrócitos nucleados

Origem e desenvolvimento

Assim como a escama de um réptil, que é homóloga, a pena se desenvolve de um espessamento da epiderme que recobre um núcleo dérmico nutriente (Figura 27.5A). Entretanto, em vez de se achatar, como uma escama, o botão de uma pena forma um cilindro oco e penetra parcialmente no folículo do qual cresce. O cilindro oco tem duas camadas epidérmicas, uma externa, que forma uma bainha protetora, e uma interna, que forma uma crista destinada a se tornar a raque e as barbas. Conforme a pena aumenta e seu crescimento aproxima-se do fim, a raque e as barbas macias são transformadas em estruturas duras pela deposição de queratina. A bainha de proteção rompe-se, permitindo que a extremidade apical da pena projete-se e que as barbas se desenrolem.

Muda

Quando completamente desenvolvida, uma pena, tal como um pelo mamífero, é uma estrutura morta. A troca, ou muda, das penas é um processo altamente ordenado. Exceto nos pinguins, que tocam todas de uma vez, as penas são descartadas gradualmente, o que evita o surgimento de áreas nuas. As penas de voo das asas e da cauda são perdidas aos pares, uma de cada lado, mantendo o equilíbrio (Figura 27.6). As substituições surgem antes que o próximo par seja descartado, e a maioria das aves pode continuar a voar sem os pares durante a muda. Entretanto, muitas aves aquáticas (patos, gansos, gávias e outras) perdem todas as suas principais penas de uma vez e ficam presas no solo durante a muda. Muitas preparam-se para a muda, deslocando-se para corpos isolados de água onde podem encontrar alimento e escapar mais facilmente de inimigos. Quase todas as aves mudam no mínimo 1 vez por ano, normalmente no fim do verão após a estação de nidificação.

A cor vívida das penas é de dois tipos: pigmentar e estrutural. As penas vermelhas, laranja e amarelas são coloridas por pigmentos, chamados de lipocromos, depositados nas bárbulas das penas à medida que são formadas. As cores preta, marrom, marrom-avermelhada e cinza provêm de um pigmento diferente, a melanina. As penas azuis das gralhas, *Passerina cyanea*, e irenídeos não dependem de pigmento, mas do espalhamento de comprimentos mais curtos de ondas de luz por partículas no interior das penas; estas são cores estruturais. As penas azuis têm melanina subjacente, que absorve certos comprimentos de onda, intensificando, assim, o azul. Essas penas têm a mesma aparência de qualquer ângulo de visão. As cores verdes são quase sempre uma combinação de pigmento amarelo com a cor azul estrutural. Um outro tipo de cor estrutural é a linda cor iridescente de muitas aves, que varia desde o vermelho, laranja, cobre e ouro até verde, azul e violeta. A cor iridescente é baseada na interferência que faz as ondas luminosas se reforçarem, se atenuarem ou se eliminarem. As cores iridescentes podem mudar de acordo com o ângulo de observação; os quetzais, por exemplo, parecem azuis de um ângulo e verdes de outro. Entre os vertebrados, apenas os peixes de recifes tropicais podem rivalizar com as aves na intensidade e vividez das cores.

Esqueleto

Um requisito estrutural importante para o voo é um esqueleto leve; porém, firme, mesmo sendo ele robusto (Figura 27.7A). Comparados com as primeiras aves conhecidas, *Archaeopteryx* (Figura 27.7B), os ossos das aves modernas são extraordinariamente leves, delicados e entremeados por cavidades ocas. Esses ossos **pneumáticos** (Figura 27.8) são contudo fortes. O esqueleto de uma fragata com 2,1 m de envergadura pesa apenas 114 g, menos do que o peso de todas as suas penas juntas.



Figura 27.6 Águia-pescadora, *Pandion haliaetus*, pousada enquanto segura um peixe recém-capturado. As penas são mudadas em uma sequência exata de pares de tal forma que o equilíbrio é mantido durante o voo. Ordem Accipitriformes.

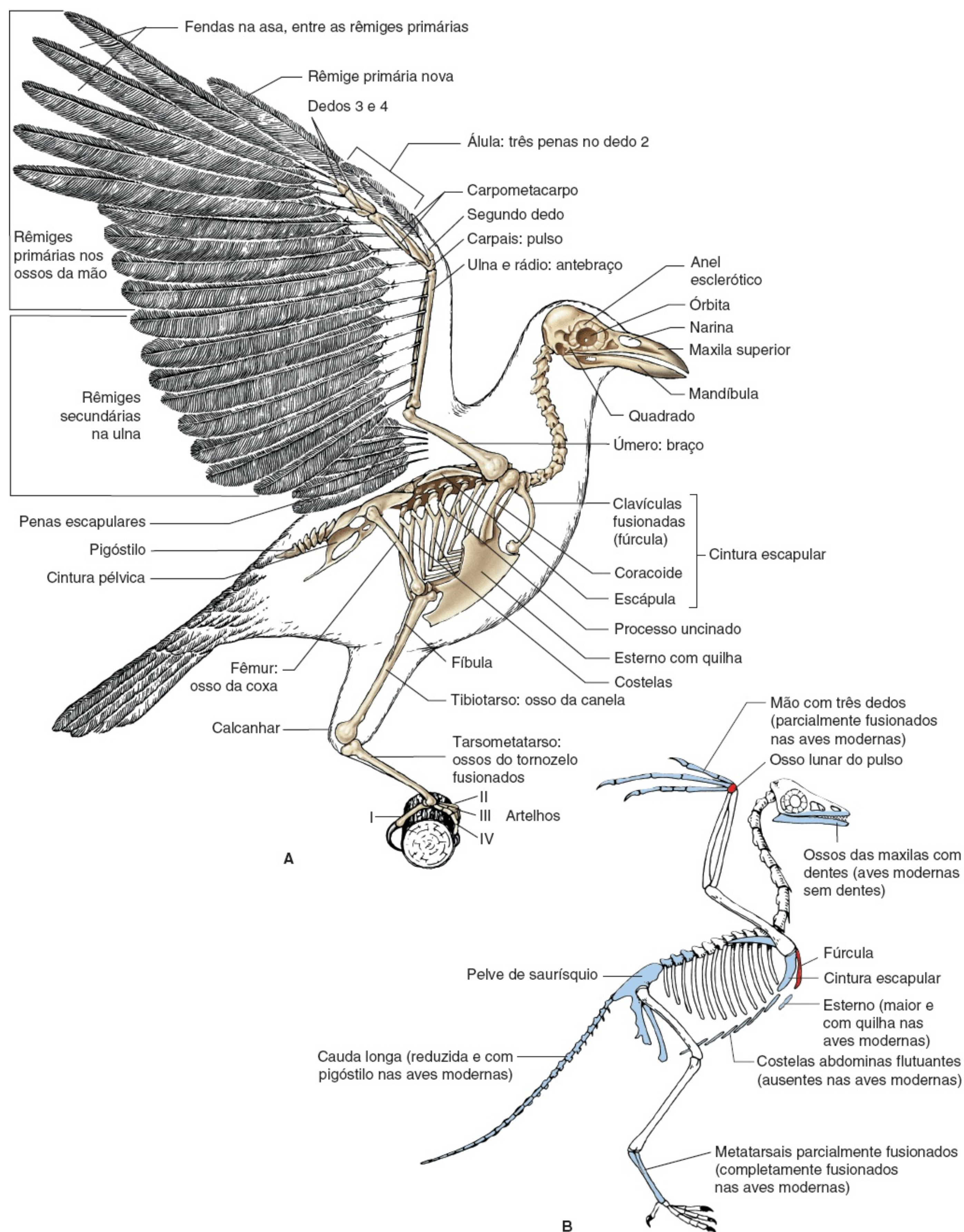


Figura 27.7 A. Esqueleto de corvo, mostrando parte das penas de voo. **B.** Esqueleto de *Archaeopteryx*, mostrando as estruturas reptilianas (azul) que são mantidas, modificadas ou perdidas nas aves modernas. A fúrcula e o osso lunar do pulso (vermelho) eram caracteres novos para aves e seus ancestrais dromeossauros.

Como os arcossauros, as aves evoluíram de ancestrais com crânios diápsidos (Capítulo 26). Entretanto, os crânios das aves modernas são tão especializados que é difícil ver qualquer traço da condição diápsida original. O crânio das aves é construído de forma leve e, em sua maior parte, fundido em uma só peça. A caixa craniana e as órbitas são grandes para

acomodar um encéfalo saliente e olhos grandes, necessários para uma coordenação motora rápida e uma visão superior. Já o crânio de um pombo pesa apenas 0,21% de seu peso total; para comparação, o crânio de um rato pesa 1,25% de seu peso. Entretanto, o esqueleto de uma ave não é mais leve do que o de um mamífero de tamanho similar. A diferença está na distribuição da massa: enquanto o crânio e os ossos pneumáticos das asas são especialmente leves, os ossos das pernas são mais pesados do que os dos mamíferos. Isso rebaixa o centro de gravidade das aves, o que melhora a estabilidade aerodinâmica.

Em *Archaeopteryx*, ambas as mandíbulas continham conjuntos de dentes em alvéolos, uma característica arcossauriana. As aves modernas não têm dente algum, tendo, em vez disso, um bico queratinizado moldado ao redor das mandíbulas ósseas. A mandíbula é um complexo de vários ossos articulados para prover uma ação articulada dupla que permite à boca abrir-se grandemente. A maioria das aves tem crânios cinéticos (os crânios cinéticos dos lagartos são descritos no Capítulo 30), com uma articulação flexível entre a mandíbula e o crânio.

A característica mais distinta da coluna vertebral é sua rigidez. A maioria das vértebras, exceto as **cervicais** (vértebras do pescoço), fusiona-se. A maioria das caudais é fundida em um **pigóstilo** (Figura 27.7A), enquanto muitas das vértebras remanescentes do tronco fundem-se como um **sinsacro.** Essas vértebras fundidas e a cintura pélvica formam uma estrutura firme, porém leve para sustentar as pernas e fornecer rigidez para o voo. Para auxiliar nessa rigidez, as costelas são entrelaçadas umas às outras com processos uncinados (Figura 27.7A). Exceto nas aves não voadoras, o esterno ostenta uma quilha grande e delgada, denominada carena, que proporciona uma fixação para os poderosos músculos de voo. As clavículas fundidas formam uma **fúrcula** elástica, que aparentemente armazena energia quando se flexiona durante as batidas das asas. As penas assimétricas e a fúrcula grande de *Archaeopteryx*, junto com a anatomia do encéfalo e orelha interna, sugerem que o animal tinha alguma habilidade de voo. Todavia, ele teria sido um voador fraco, porque seu esterno pequeno oferecia pouca área para a fixação dos músculos de voo (Figura 27.7B).

Os ossos dos membros anteriores são altamente modificados para o voo. Eles são reduzidos em número e vários são fundidos juntos. Apesar dessas alterações, a asa de uma ave é claramente um rearranjo do membro tetrápode vertebrado do qual se originou (ver Figura 25.3), e todos os elementos – braço, antebraço, pulso e dedos – estão representados na forma modificada (Figura 27.7).

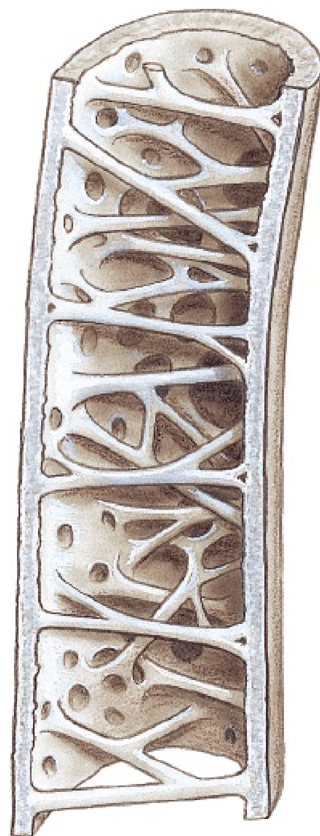


Figura 27.8 Osso perfurado da asa de um pássaro, mostrando o suporte entrelaçado e os espaços aéreos que substituem a medula óssea. Tais ossos pneumáticos são, notavelmente, leves e resistentes.

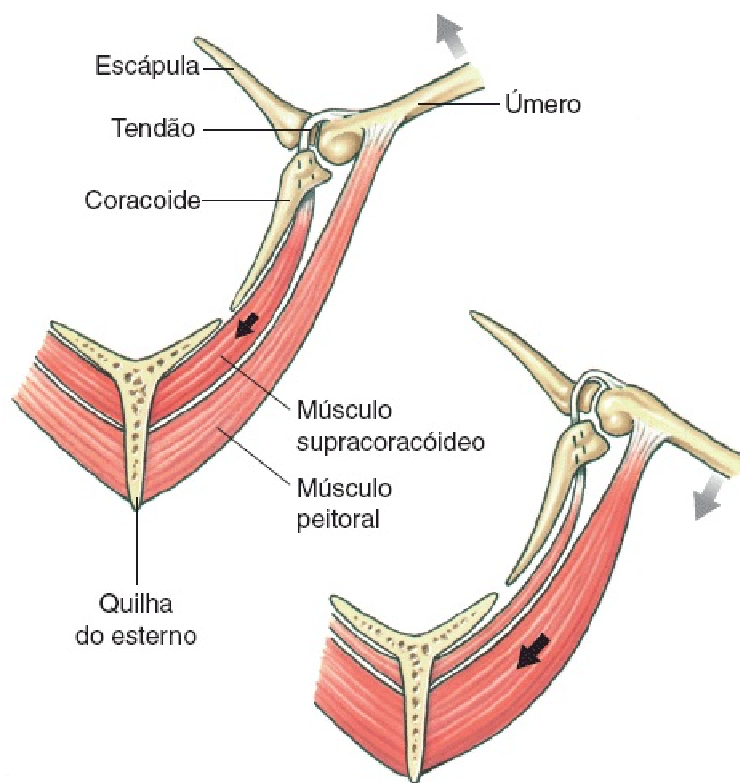


Figura 27.9 Músculos de voo de uma ave são dispostos para manter o centro de gravidade baixo no corpo. Os dois principais músculos de voo estão ancorados na quilha do esterno. A contração do músculo peitoral puxa a asa para baixo. Então, quando o peitoral relaxa, o músculo supracoracóideo contrai-se e puxa a asa para cima, atuando como um sistema de roldana.

Sistema muscular

Os músculos locomotores das asas são relativamente maciços para suprir as demandas do voo. O maior desses é o **peitoral**, que abaixa as asas em voo. Seu antagonista é o músculo **supracoracóideo**, que eleva a asa (Figura 27.9). Surpreendentemente, talvez, este último não está localizado na coluna vertebral (qualquer um que já comeu o dorso de uma galinha sabe que ele tem pouca carne), mas nos músculos peitorais. Ele é ligado por um tendão à parte superior do úmero e puxa a asa por um engenhoso arranjo de "corda e roldana". Ambos, peitoral e supracoracóideo, ancoram-se na quilha do esterno. O posicionamento da principal massa muscular mais baixo no corpo aumenta a estabilidade aerodinâmica.

Na perna, a principal massa muscular localiza-se na coxa e os tendões finos, porém fortes, estendem-se para baixo por uma bainha, semelhante a luva, até os dedos. Consequentemente, os pés são praticamente destituídos de músculos, explicando a aparência fina e delicada das pernas das aves. Esse arranjo coloca a principal massa muscular próxima ao centro de gravidade da ave e, ao mesmo tempo, possibilita grande agilidade aos pés esbeltos e leves. Como os pés são compostos principalmente de ossos, tendões e pele dura e escamosa, são altamente resistentes a danos por congelamento. Quando uma ave empoleira-se em um ramo, é ativado um engenhoso mecanismo de fechamento dos artelhos (Figura 27.10), o que evita que a ave caia do seu poleiro quando adormecida. O mesmo mecanismo faz, automaticamente, com que as garras de um gavião ou de uma coruja penetrem profundamente em suas presas, quando flexionam as pernas sob o impacto do choque. O ato possante de agarrar de uma ave de rapina foi descrito por L. Brown.[1]

> Quando uma águia agarra com determinação, a nossa mão fica dormente, sendo quase impossível soltá-la, ou relaxar o aperto de seus dedos com a outra mão. Devemos esperar até que a ave afrouxe, e, enquanto se espera, temos tempo suficiente para perceber que um animal como um coelho ficaria rapidamente paralisado, incapaz de inspirar e, talvez, totalmente perfurado pelas garras com tal aperto.

As aves perderam a longa cauda ancestral, ainda evidente em *Archaeopteryx*, que foi substituída por uma musculatura proeminente em forma de "almofada", na qual se inserem as penas da cauda. Ela contém um arranjo de minúsculos músculos, cerca de 1.000 em algumas espécies, que controlam as cruciais penas da cauda. O sistema muscular mais complexo é o do pescoço das aves; os músculos delgados e filamentosos, elaboradamente entrelaçados e subdivididos, proporcionam grande flexibilidade vertebral ao pescoço da ave.

Alimento, alimentação e digestão

As primeiras aves eram carnívoras, alimentando-se, principalmente, de insetos, já bem estabelecidos na superfície da Terra, tanto em variedade quanto em número, antes do surgimento das aves. Com a vantagem do voo, as aves podiam caçar insetos em voo e realizar seu assalto a refúgios de insetos, inacessíveis principalmente a seus pares tetrápodes terrícolas. Atualmente, há uma ave para caçar quase cada tipo de inseto; elas investigam o solo, pesquisam as cascas das árvores, inspecionam cada folha ou ramo e perfuram galerias de insetos escondidos nos troncos das árvores.

Na dieta das aves são encontrados outros alimentos de origem animal (vermes, moluscos, crustáceos, peixes, sapos, répteis, mamíferos, assim como outras aves). Um grupo muito grande, cerca de 20% de todas as aves, alimenta-se de néctar. Algumas aves são onívoras (geralmente, denominadas **eurifágicas**, ou espécies "de nutrição ampla"), que comerão aquilo que for sazonalmente abundante. Outras são especialistas (chamadas de **estenofágicas**, ou espécies "de nutrição restrita") e têm a própria dispensa – mas por um preço. A sobrevivência dessas aves pode ser posta em perigo se a fonte alimentar for reduzida ou destruída por alguma razão (p. ex., doenças, clima adverso).

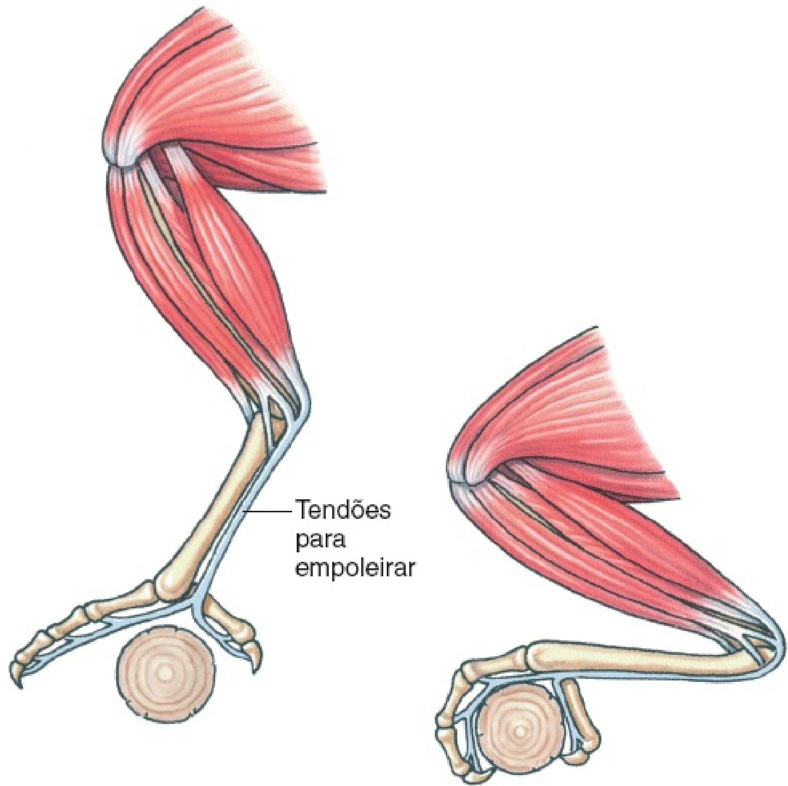


Figura 27.10 Mecanismo de empoleiramento de uma ave. Quando a ave pousa em um galho, os tendões encolhem automaticamente, fechando os dedos ao redor do poleiro.

Os **bicos** das aves são fortemente adaptados para hábitos alimentares específicos – desde tipos generalizados, como o forte e pontiagudo bico do corvo, para os altamente especializados dos flamingos, pelicanos e alfaiates (Figura 27.11). O bico de um pica-pau é reto, duro, com estrutura semelhante a um cinzel. Ancorado ao tronco da árvore, com sua cauda servindo como suporte, ele dispara golpes fortes e rápidos para escavar cavidades para ninho ou expor insetos que perfuram madeira. Então, ele usa língua longa, flexível e com espinhos para retirar insetos de suas galerias. O crânio do pica-pau é especialmente espesso para absorver o impacto.

Quanto as aves comem? O ditado "comer como um passarinho" supõe um apetite reduzido, por uma peculiar distorção da realidade. Contudo, as aves são comedoras vorazes devido a seu metabolismo intenso. As aves pequenas, com sua taxa metabólica alta, ingerem mais alimento em relação a sua massa corporal que as aves grandes. Isso ocorre porque o consumo de oxigênio aumenta cerca de 75% em relação ao peso corporal. Por exemplo, a taxa metabólica em repouso (oxigênio consumido por grama de massa corporal) de um beija-flor é 12 vezes a de um pombo e 25 vezes a de uma galinha. Um beija-flor de 3 g pode comer 100% de seu peso corporal por dia e um chapim-azul, de 11 g, cerca de 30%; já uma galinha-doméstica de 1.880 g, 3,4%. Obviamente, o peso do alimento consumido também depende do conteúdo de água, já que a água não tem valor nutritivo. Foi estimado que uma tagarelha-europeia de 57 g comeu em 1 dia 170 g de frutos de *Cotoneaster*

ricos em água – 3 vezes seu peso corporal! Os comedores de sementes, de pesos equivalentes, podem ingerir apenas 8 g de sementes secas por dia.

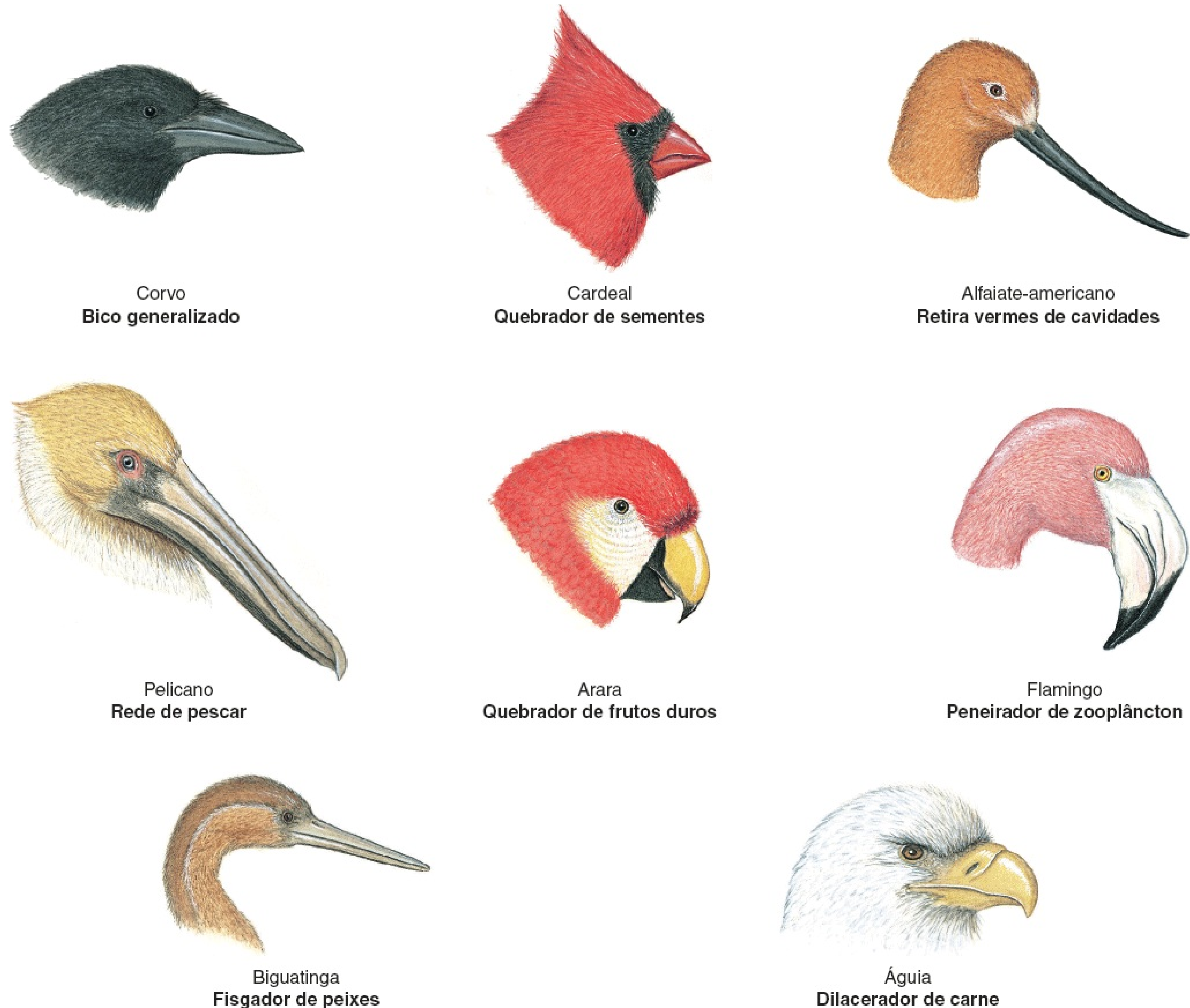


Figura 27.11 Alguns bicos de aves mostrando uma diversidade de adaptações.

As aves processam seu alimento rapidamente e são dotadas de um eficiente sistema digestivo. Uma ave da família Laniidae pode digerir um camundongo em 3 h, e os frutos podem passar, completamente, através do trato digestivo de um sabiá em exatos 30 min. Devido à ausência de dentes nas aves, os alimentos que precisam ser moídos são reduzidos na moela. Muitas aves têm uma dilatação **(papo)** na extremidade inferior do esôfago, que serve como câmara de estocagem. Em rolas, pombos e alguns papagaios, o papo não armazena apenas alimento, como também produz um fluido, rico em proteínas e lipídios, composto por células epiteliais do revestimento do papo. Alguns dias após a eclosão, o filhote desamparado é alimentado com o fluido do papo, regurgitado por ambos os pais.

O estômago propriamente dito consiste em dois compartimentos: o **proventrículo** que secreta suco gástrico; e a **moela** muscular, que tem um forte revestimento queratinizado para triturar o alimento. As aves engolem objetos ásperos, arenosos ou cristais de rocha, que ficam alojados na moela, para auxiliar o processo de trituração. A moela de um peru é especialmente forte e pode quebrar bolotas, semente de nogueira e nozes. Certas aves de rapina, como as corujas, formam pelotas (*pellets*) de materiais indigeríveis no proventrículo, principalmente ossos e pelos, e os eliminam pela boca. Na junção entre o intestino delgado e o reto, localiza-se um par de **cecos**, que são bem desenvolvidos nas aves herbívoras, nas quais servem como

câmaras de fermentação. Na porção terminal do sistema digestivo, localiza-se a **cloaca**, que recebe também os ductos genitais e ureteres. Nas aves jovens, a **bursa de Fabricius,** situada na parede dorsal da cloaca, processa linfócitos B, que são importantes na resposta imunológica (Capítulo 36).

Sistema circulatório

A organização geral da circulação das aves não é muito diferente daquela dos mamíferos, embora tenha evoluído independentemente. O coração com quatro câmaras é grande, com uma parede ventricular robusta; assim, as aves compartilham com os mamíferos a completa separação das circulações sistêmica e respiratória. Entretanto, o arco aórtico direito, em vez do esquerdo como nos mamíferos, conduz à aorta dorsal. As duas veias jugulares no pescoço são conectadas por uma comunicação entre elas, uma adaptação para a condução sanguínea de uma jugular para a outra quando a cabeça gira. As artérias braquial e peitoral das asas e do peito são, em geral, grandes.

O batimento cardíaco das aves é extremamente rápido, e, como nos mamíferos, há uma relação inversa entre a taxa cardíaca e o peso corporal. Por exemplo, um peru em repouso tem uma taxa cardíaca de 93 bpm; uma galinha em repouso tem uma taxa de 250 bpm; e um chapim-de-cabeça-preta tem 500 bpm enquanto dorme, que podem aumentar para fenomenais 1.000 bpm em exercício. A pressão sanguínea das aves é, grosseiramente, equivalente à dos mamíferos de mesmo tamanho.

O sangue das aves contém **eritrócitos nucleados biconvexos** (os mamíferos, os únicos outros vertebrados endotérmicos, têm eritrócitos anucleados bicôncavos, que são um pouco menores do que aqueles das aves). Os **fagócitos,** ou células ameboides móveis do sangue, são particularmente eficientes nas aves, reparando feridas e destruindo micróbios.

Sistema respiratório

O sistema respiratório das aves difere, radicalmente, dos pulmões dos demais répteis e mamíferos e é adaptado maravilhosamente para satisfazer as altas demandas metabólicas do voo. Nas aves, as ramificações mais finas dos brônquios, em vez de terminarem em alvéolos de fundo cego como nos mamíferos, desenvolveram **parabrônquios** tubulares, através dos quais o ar flui continuamente. Os parabrônquios formam os pulmões das aves. Também único é o sistema extensível de nove **sacos aéreos** interconectados, que se localizam em pares no tórax e no abdome e até se estendem por finos tubos no interior dos ossos longos (Figura 27.12). Os sacos aéreos conectam-se aos pulmões, de tal modo que a maioria do ar inspirado evita os pulmões e flui, diretamente, para o interior dos sacos aéreos posteriores, que servem de reservatório de ar fresco. Na expiração, esse ar oxigenado passa pelos pulmões e é coletado nos sacos aéreos anteriores. A partir daí, ele flui diretamente para o exterior. Assim, são necessários dois ciclos respiratórios para uma simples inspiração de ar passar através do sistema respiratório (Figura 27.12). A vantagem de tal sistema é que um fluxo quase contínuo de ar oxigenado passa através dos parabrônquios ricamente vascularizados. Claramente, é o sistema respiratório mais eficiente de qualquer vertebrado terrestre.

A eficiência notável do sistema respiratório das aves é enfatizada pelos gansos (*Anser indicus*) que migram, rotineiramente, sobre as montanhas do Himalaia e têm sido vistos voando sobre o Monte Everest (8.848 m ou 29.141 pés), em condições que são severamente hipóxicas para os seres humanos. Eles atingem altitudes de 9.000 m em menos de 1 dia, sem aclimatação, o que é absolutamente essencial ao ser humano para alcançar os limites superiores do Monte Everest.

Além de realizar sua principal função respiratória, o sistema de sacos aéreos auxilia a resfriar a ave durante exercícios vigorosos. Por exemplo, um pombo em voo produz cerca de 27 vezes mais calor do que quando está em repouso. Os sacos aéreos têm numerosos divertículos que se estendem no interior dos ossos pneumáticos maiores (Figura 27.8) das cinturas escapular e pélvica, das asas e pernas. Por conterem ar aquecido, eles fornecem considerável flutuação à ave.

Sistema excretor

A urina é formada em rins metanéfricos pares (Capítulo 30), relativamente grandes, por filtração glomerular, seguida por modificação seletiva do filtrado no túbulo. A urina passa pelos **ureteres** até a **cloaca**. Não há bexiga urinária.

As aves, como os demais répteis, excretam seus resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico. Nos ovos com casca, com o crescimento do embrião, todos os produtos da excreção devem permanecer no interior da casca do ovo. O ácido úrico cristaliza-se a partir da solução e pode ser estocado, inofensivamente, no interior do saco alantoico (Capítulo 26). Devido à baixa solubilidade do ácido úrico, uma ave pode excretar 1 g de ácido úrico em apenas 1,5 a 3 mℓ, de água, enquanto um mamífero pode precisar de 60 mℓ, de água para excretar 1 g de ureia. A concentração do ácido úrico ocorre quase

inteiramente na cloaca, onde ele é combinado com o material fecal e a água é reabsorvida.

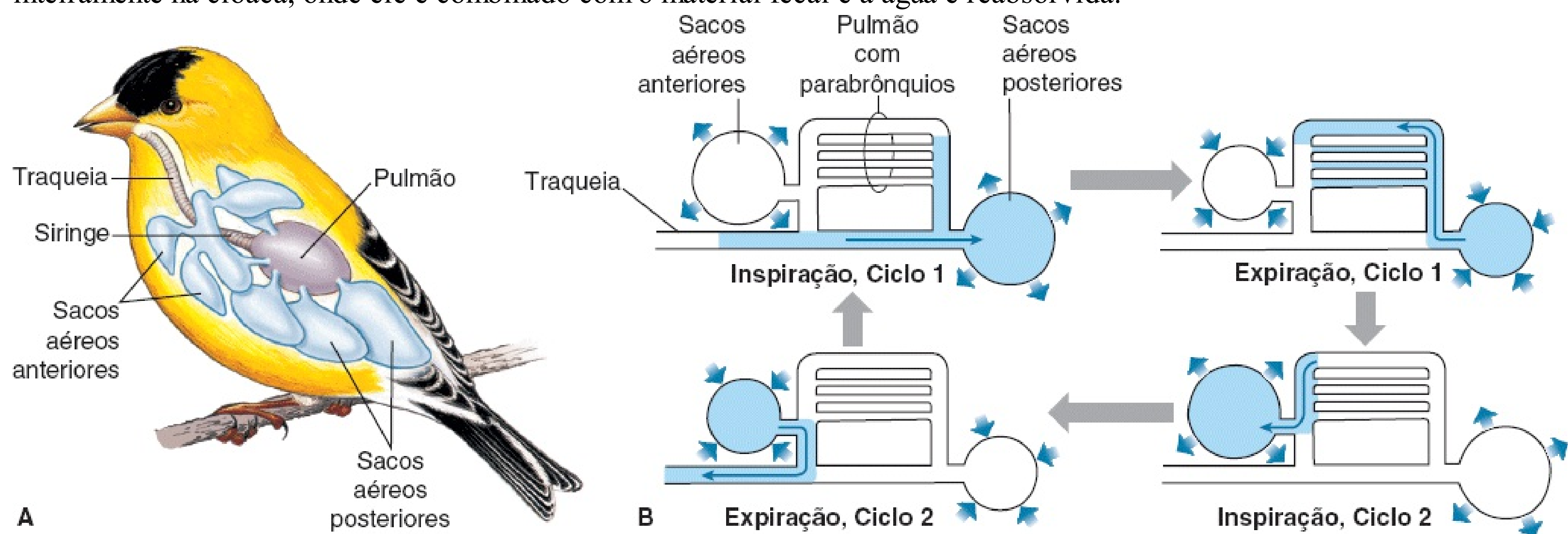


Figura 27.12 Sistema respiratório de uma ave. **A.** Pulmões e sacos aéreos. É mostrado um lado do sistema bilateral de sacos aéreos. **B.** Movimento de um só volume de ar através do sistema respiratório da ave. Dois ciclos respiratórios completos são necessários para mover o ar através do sistema.

Os rins das aves são muito menos eficientes que os rins dos mamíferos na remoção de sais, especialmente sódio, potássio e cloreto. A maioria dos mamíferos pode concentrar solutos de 4 a 8 vezes àquela concentração do sangue, e alguns roedores do deserto podem concentrar a urina quase 25 vezes a concentração do sangue. Por comparação, a maioria das aves concentra solutos só ligeiramente acima daqueles do sangue (o máximo que alguma ave pode concentrar é próximo a 6 vezes a do sangue).

Para compensar a baixa capacidade dos rins de concentrar solutos, algumas aves, especialmente as marinhas, usam mecanismos extrarrenais para excretar sal do corpo, obtido a partir do alimento que elas comem e da água do mar que elas bebem. As **glândulas de sal**, localizadas acima de cada olho das aves marinhas (Figura 27.13), excretam soluções altamente concentradas de cloreto de sódio, 2 vezes superior à concentração da água do mar. A solução salina sai das narinas internas ou externas, dando a gaivotas, petréis e outras aves marinhas um permanente nariz escorrendo. O tamanho das glândulas de sal em algumas aves depende de quanto sal elas ingerem. Por exemplo, uma população de patos que têm uma vida semimarinha, na Groenlândia, tem glândulas de sal 10 vezes maiores que as dos patos comuns de água doce.

Sistemas nervoso e sensorial

O projeto dos sistemas nervoso e sensorial das aves reflete os complexos problemas do voo e uma existência altamente visível, na qual ela deve obter alimento, acasalar, defender o território, incubar e criar os filhotes, além de distinguir corretamente um amigo de um inimigo. O encéfalo de uma ave tem **hemisférios cerebrais, cerebelo** e **teto do mesencéfalo (lobos ópticos)** bem desenvolvidos (Figura 27.14). Nas aves, o **córtex cerebral** – principal centro de coordenação do encéfalo dos mamíferos – é delgado, sem fissuras e pouco desenvolvido. Mas, no núcleo do cérebro, a **crista ventricular dorsal** é expandida no principal centro integrativo do encéfalo, que controla atividades como comer, cantar, voar e todos os comportamentos reprodutivos complexos. As aves relativamente inteligentes, como corvos e papagaios, têm hemisférios cerebrais maiores do que aves menos inteligentes, como galinhas e pombos. O **cerebelo** é muito maior em aves do que nos demais répteis e coordena posição muscular, equilíbrio e informação visual, usados no movimento e no equilíbrio. Os **lobos ópticos**, estruturas salientes lateralmente no mesencéfalo e comparáveis ao córtex visual dos mamíferos, organizam informações visuais.

Os sentidos do olfato e do paladar de algumas aves são pouco desenvolvidos, mas há outras em que são bem desenvolvidos, como as aves carnívoras, as não voadoras, as aves oceânicas e os patos. As aves têm audição boa e visão excelente, ou seja, a mais aguçada do reino animal. Como nos mamíferos, o ouvido das aves tem três regiões: (1) **orelha externa**, um canal condutor que se estende até o **tímpano**; (2) **orelha média**, que contém a **columela** em forma de bastão, que transmite vibrações; e (3) **orelha interna** que contém a **cóclea,** o órgão da audição. A cóclea das aves é muito mais curta que aquela dos mamíferos, ainda que as aves possam ouvir, grosseiramente, a mesma variação de frequências de sons que os seres

humanos. Todavia, elas não ouvem tão bem sons de alta frequência como os mamíferos de tamanhos similares. Na realidade, o ouvido das aves supera muito, em relação aos humanos, quanto à capacidade de distinguir diferenças na intensidade e para responder às flutuações rápidas na altura do som.

Os olhos das aves assemelham-se àqueles de outros vertebrados quanto à estrutura geral, mas eles são relativamente maiores, menos esféricos e quase imóveis; para varrer o campo visual, as aves, em vez de girar os olhos, giram a cabeça com seu pescoço longo e flexível. A **retina** fotossensível (Figura 27.15) é equipada generosamente com bastonetes (para visão com pouca luz) e cones (para boa acuidade visual e visão em cores). Predominam os cones em aves diurnas, enquanto os bastonetes são mais numerosos nas aves noturnas. O **pécten**, órgão altamente vascularizado ligado à retina, próximo ao nervo óptico e saliente no humor vítreo, é uma estrutura distinta do olho das aves (Figura 27.15). Acredita-se que o pécten promova a nutrição e a oxigenação do olho. No lado anterior do olho, há um **anel esclerótico,** de ossos em forma de placas, que serve para reforçar e focalizar o olho grande (Figura 27.7).

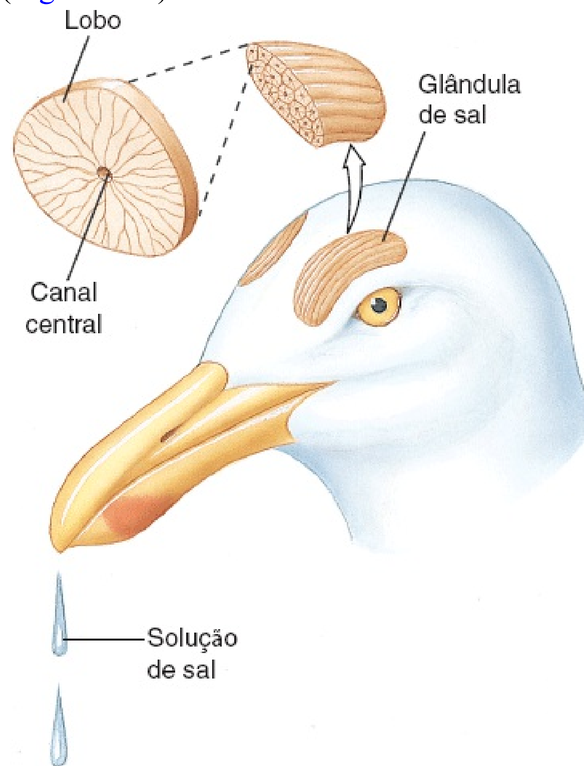


Figura 27.13 Glândulas de sal de uma ave marinha (gaivota). Uma glândula de sal está localizada acima de cada olho. Cada glândula compõe-se de vários lobos dispostos paralelamente. É mostrado um lobo em corte transversal, muito aumentado. O sal é secretado através dos muitos túbulos, arranjados radialmente, e então flui para o canal central que o conduz à narina.

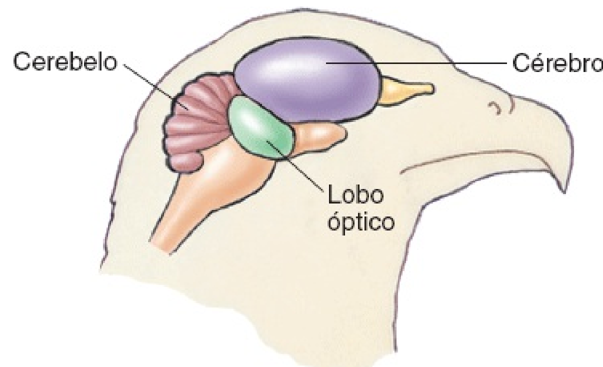


Figura 27.14 Encéfalo das aves mostrando as divisões principais.

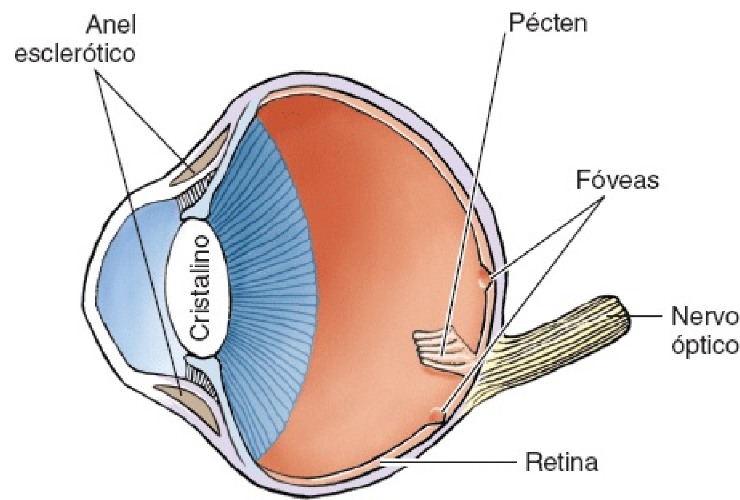


Figura 27.15 O olho de gavião tem todos os componentes estruturais do olho dos mamíferos, mais uma estrutura peculiar pregueada, o pécten, que se acredita prover nutrição à retina. A extraordinária visão aguçada dos gaviões é atribuída à extrema densidade de cones na fóvea: 1,5 milhão por fóvea, comparado com 0,2 milhão nos seres humanos.

A posição do olho na cabeça das aves é correlacionada com seus hábitos de vida. As herbívoras, que devem evitar predadores, têm os olhos localizados lateralmente para garantir visão ampla do mundo; aves predadoras, como gaviões e corujas, têm os olhos direcionados para frente, que permitem maior visão binocular para melhor percepção de profundidade. Nas aves de rapina e em algumas outras, a **fóvea**, ou região de maior acuidade visual da retina, situa-se em uma fossa profunda, que se faz necessária para a ave focar exatamente a fonte da imagem. Além disso, muitas aves têm duas fóveas na retina (Figura 27.15): uma central, para a visão monocular aguçada, e uma posterior, para a visão binocular. Certas galinholas-americanas podem ver binocularmente para frente e para trás. A acuidade visual de um gavião é cerca de 8 vezes a dos seres humanos (possibilitando-lhe ver claramente um coelho movimentando-se a mais de 1 milha de distância), e a habilidade da coruja para ver com pouca luz é 10 vezes maior. As aves têm boa visão de cores, especialmente junto ao vermelho no final do espectro.

Muitas aves podem ver comprimentos de onda ultravioleta, permitindo a visão de características ambientais inacessíveis para nós, mas acessíveis aos insetos (como flores com "guias de néctar" que refletem o ultravioleta e atraem insetos polinizadores). Várias espécies de patos, beija-flores, martins-pescadores e passeriformes (pássaros) podem ver comprimentos de ondas próximo ao ultravioleta (UV), até 370 nm (o olho humano filtra a luz ultravioleta abaixo de 400 nm). Para que propósitos as aves utilizam sua sensibilidade ao UV? Algumas, como os beija-flores, podem ser atraídas pelas flores com guias de néctar, como os insetos. Mas, para outras, o benefício advindo da sensibilidade ao UV é desconhecido.

VOO

O que propiciou a evolução do voo das aves, ou a habilidade de ascender livre dos limites terrestres como quase todo ser humano sonhou fazê-lo? Duas hipóteses concorrentes sobre a origem do voo foram propostas: as aves começaram a voar escalando para um local alto e planando para baixo; ou batendo suas asas para se lançar no ar, a partir do solo. A primeira hipótese, denominada arborícola, ou "árvores abaixo", foi por longo tempo favorecida. Os defensores dessa opinião pressupõem um ancestral arborícola de *Archaeopteryx* planando de árvore em árvore, ou talvez "lançando-se" para baixo sobre a presa, usando as asas para controlar seu ataque. As modificações que permitem alçar voo e o voo batido seriam muito vantajosas para esse tipo de vida. De fato, há muitos esquilos e lagartos arborícolas que planam para se deslocar entre as árvores. Talvez, o tipo de locomoção imaginada pelos proponentes da hipótese arborícola seja mais bem exibido pelo kakapo, uma espécie viva de papagaio "não voador" da Nova Zelândia, que escala árvores usando seus membros posteriores e desliza, algumas vezes aprimorando seu planeio ao bater as asas. A fragilidade dessa hipótese é que alguns dromeossauros eram arbóreos, embora alguns dos menores, como o *Microraptor*, eram provavelmente escaladores e arbóreos.

Os proponentes da hipótese cursora, ou "solo acima", sugerem que as asas com penas dos ancestrais bípedes terrícolas podem ter sido usadas como armadilha para capturar insetos, ou para aperfeiçoar o controle aerodinâmico durante os saltos

para capturar insetos voadores. Assim, quando as asas tornaram-se maiores, elas teriam sido capazes do voo batido. Todavia, a decolagem requer trabalhar contra a gravidade, em vez de recrutar sua ajuda! Nenhum planador atual lança-se a partir do solo. Cenário um pouco mais convincente é sugerido pelos filhotes de uma perdiz asiática, *Alectoris chukar*, que batem asas para auxiliar a corrida sobre declives abruptos. Embora a evidência pese mais para a hipótese arbórea, o debate sobre a origem do voo não foi decidido. É interessante que as penas foram certamente necessárias para o voo das aves, mas não o foram para o voo batido em duas outras linhagens de vertebrados, morcegos e extintos pterossauros, que não têm penas.

Asa de ave como um dispositivo para ascensão

Para voarem, as aves precisam se transportar pelo ar e avançar. Para decolar ela deve gerar forças de ascensão maiores que sua própria massa e para avançar deve gerar propulsão a fim de se mover contra as forças de resistência de arrasto. Usam as asas para ambos. Uma asa é aerodinâmica em corte transversal, com uma discreta superfície côncava inferior **(arqueada)** com penas pequenas, encaixadas firmemente, onde o bordo de ataque entra em contato com o ar. O ar desliza suavemente sobre a asa, gerando ascensão com um mínimo de arrasto. Em geral, a parte externa da asa, os ossos das mãos modificados com as penas primárias ligadas, fornece a propulsão necessária para mover a ave para frente contra as forças de resistência de fricção. A parte interna da asa, altamente abaulada, com as penas secundárias e antebraço associado, possui menos movimento vertical do que a asa externa e age, principalmente, como um aerofólio, produzindo elevação.

As asas produzem elevação de (1) uma reação do ar defletido para baixo e (2) uma pressão de ar maior abaixo da asa do que acima dela. Uma ave que voa mantém sua asa em um ângulo de maneira que a borda de ataque da asa esteja mais elevada que a borda traseira (Figura 27.16A). O movimento do ar pela asa, da frente para trás, desvia-se para baixo e levemente para cima. De acordo com a Terceira Lei de Newton (para cada ação há sempre uma reação igual ou contrária), a asa (e a ave) desloca-se para cima. Você pode testar isso movendo sua mão, mantida em ângulo, através de uma piscina de água. Durante o voo, o ângulo da asa ou sua forma abaulada cria uma área de alta pressão na frente e abaixo da asa e uma área de baixa pressão acima e atrás da asa. Como os fluidos se movem da pressão alta à baixa, o ar se move em direção à borda traseira do topo da asa. O ângulo da asa desvia o ar embaixo da asa levemente para frente, fazendo com que o ar se mova mais devagar abaixo do que acima da asa. A inércia do ar em movimento rápido acima da asa mantém o ar se movendo em direção à borda traseira e empurrando menos contra a superfície superior da asa. Assim, ocorre uma ascensão adicional devido ao ar exercer mais pressão do lado de baixo do que no lado de cima da asa.

Voo batido

Durante a batida para baixo, a asa externa da ave move-se para baixo e ligeiramente para frente e gira de maneira que a borda de ataque esteja abaixo da borda traseira (Figura 27.16B). Conforme a asa se move para baixo, as régimes primárias cortam o ar como uma hélice, deslocando o ar para trás e impulsionando a ave para frente. O movimento do ar sobre a asa cria as mesmas forças como no voo planado, mas a posição angulada da asa gira as forças resultantes da rede para frente. A asa dobra-se suavemente durante a inflexão superior e volta para a posição original com o mínimo de arrasto (Figura 27.17). Pouca ascensão é produzida durante a inflexão superior para a maioria das aves, mas algumas aves maiores podem girar suas asas para produzir ascensão adicional durante a inflexão superior. As aves que pairam têm uma inflexão superior especialmente potente e orientam o movimento de suas asas de maneira a produzir a ascensão, mas não a propulsão (Figura 27.18).

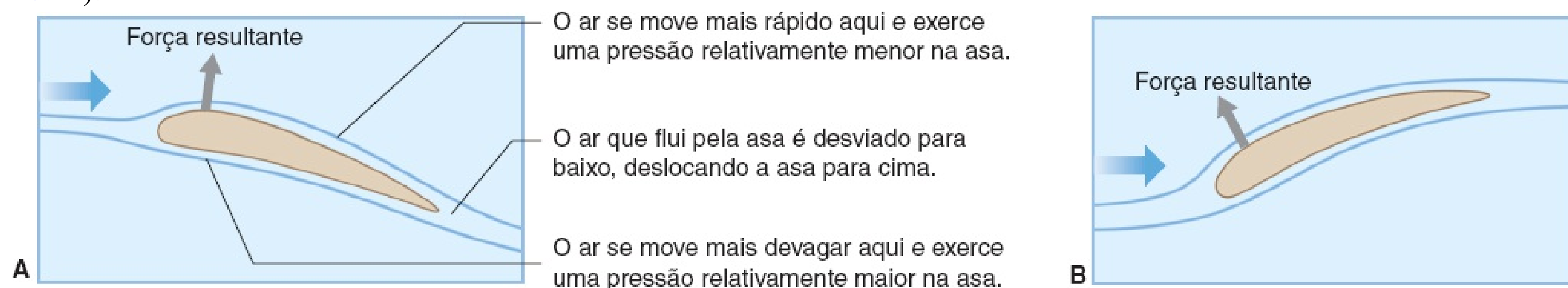


Figura 27.16 As seções transversais da asa de uma ave. **A.** A ascensão é gerada quando o ar é desviado para baixo e ocorre uma pressão maior abaixo da asa do que acima dela. **B.** Uma propulsão para frente é produzida durante uma batida da asa para baixo. A borda de ataque da asa está abaixo da borda traseira, girando a força

resultante para frente.

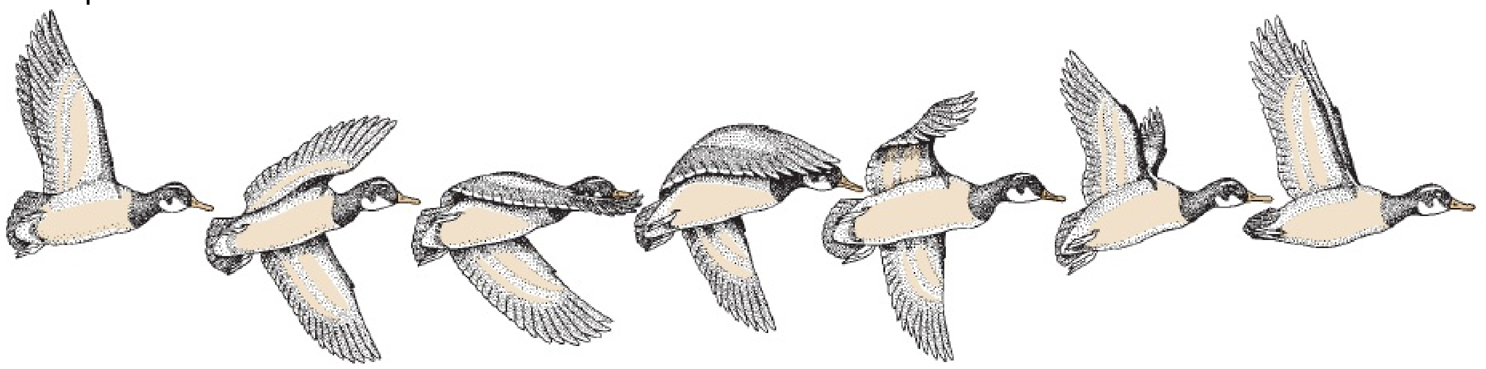


Figura 27.17 No voo batido normal de voadores potentes, como os patos, as asas movimentam-se violentamente para baixo e para frente totalmente estendidas. As rêmiges primárias nas pontas da asa realizam a propulsão. Para iniciar a batida para cima, a asa é inclinada levando-se para cima e para trás. Então, a asa estende-se, pronta para a próxima batida para baixo.

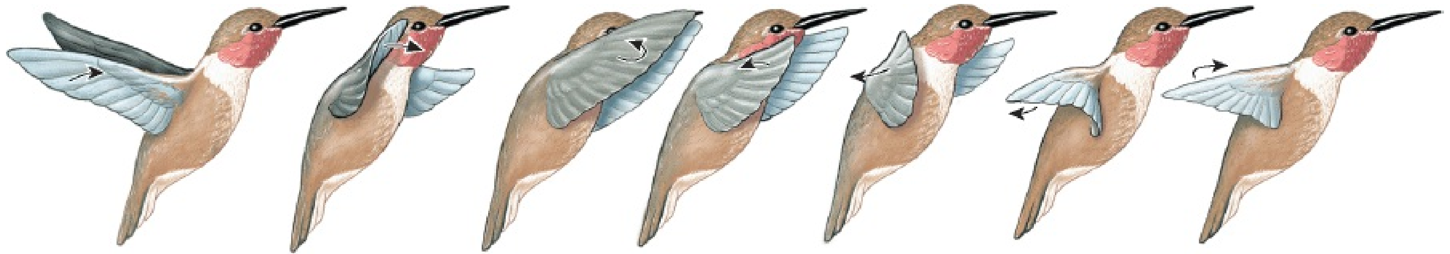


Figura 27.18 O segredo da habilidade dos beija-flores para mudar de direção instantaneamente, ou pairar no ar sem movimento, enquanto sugam néctar das flores, deve-se à estrutura de sua asa. A asa é quase rígida, mas liga-se à cintura escapular por uma articulação giratória e acionada, mecanicamente, pelo músculo supracoracóideo, que, em geral, é anormalmente grande para o tamanho da ave. Quando em voo pairado, a asa move-se em um movimento adejado. A borda de ataque da asa move-se para frente na batida para frente, então gira cerca de 180° no nível da cintura escapular, para mover-se para trás na batida para trás. O efeito é fornecer sustentação sem propulsão em *ambas* as batidas da asa, para frente e para trás.

Dinâmicas da asa em baixas e altas velocidades

A relação ascensão/arrasto de um aerofólio é determinada pelo ângulo de ataque (ângulo de inclinação) e a velocidade no ar (Figura 27.19A). Em velocidade alta é gerada ascensão suficiente quando a asa é mantida com um pequeno ângulo de ataque, criando menos arrasto. Quando a velocidade diminui, a ascensão pode ser elevada com o aumento do ângulo de ataque, mas as forças de arrasto também aumentam. Quando o ângulo de ataque torna-se demasiado íngreme, em geral em torno de 15°, aparece turbulência na superfície superior, a sustentação é desestabilizada e ocorre estol (Figura 27.19B). O estol pode ser retardado ou evitado por meio de uma **fenda na asa**, que direciona uma camada de ar que se desloca rapidamente através da superfície superior da asa (Figura 27.19C). As fendas nas asas são utilizadas em aeronaves que viajam em velocidade baixa. Nas aves ocorrem dois tipos de fendas nas asas: (1) a **álula**, ou grupo de penas pequenas no dedo 2 (Figura 27.7), que fornece uma fenda no meio da asa; e (2) **fendas entre as rêmiges primárias**, que produzem fendas na ponta da asa. da asa. Os vórtices de ar que se formam nas pontas das asas, chamados **vórtices de ponta de asa**, são especialmente problemáticos em altas velocidades, pois criam o arrasto (Figura 27.19D). Esse arrasto é reduzido nas asas com extremidades pontudas e efetivamente reduzido em asas longas com pontas amplamente separadas (**asas com coeficiente de proporcionalidade alto**), o que aumenta a área das asas livre de vórtices de ponta de asa.

Formas básicas das asas de aves

As asas das aves variam em tamanho e forma, porque a exploração dos diferentes *habitats* com sucesso impôs necessidades aerodinâmicas especiais. São facilmente reconhecidos quatro tipos de asas de aves.

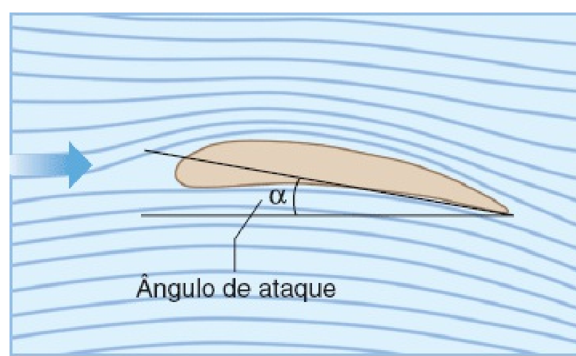
Asas elípticas

As aves que precisam manobrar em *habitats* florestais ou arbustivos, como pardais, parulídeos, rolinhas, pica-paus e gralhas (Figura 27.20A), têm asas elípticas. Esse tipo tem um **coeficiente de proporcionalidade baixo** (relação entre o comprimento e a largura). As asas dos caças britânicos *Spitfire*, altamente manobráveis, da 2ª Guerra Mundial, correspondiam,

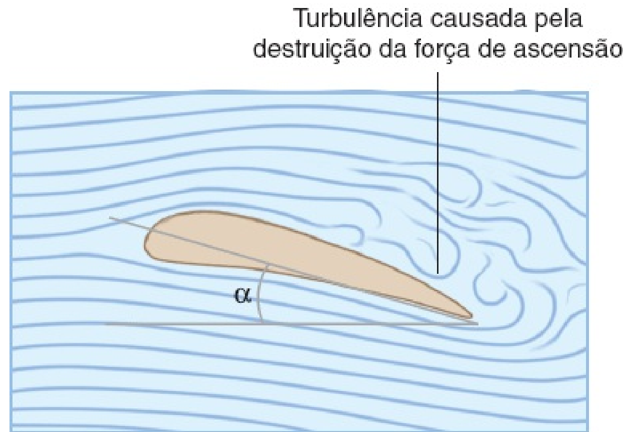
aproximadamente, ao esboço da asa dos pardais. As asas elípticas têm álula e fendas entre as rêmiges primárias; esse arranjo auxilia a evitar o estol durante a violenta mudança de direção, voos de baixa velocidade, além de aterrissagem e decolagem frequentes. Cada pena primária separada comporta-se como uma asa estreita, com elevado ângulo de ataque, fornecendo alta ascensão em baixa velocidade. A alta capacidade de manobrar da asa elíptica é exemplificada pelos pequenos parídeos, que podem mudar de direção em 0,03 s.

Asas de alta velocidade

As aves que se alimentam em voo, tais como andorinhas, falcões e andorinhões, ou que fazem longas migrações, como batuíras, maçaricos, trinta-réis e gaivotas (Figura 27.20B), têm asas com a borda posterior curva e a extremidade afilada. Elas são relativamente achatadas em secção, têm um **coeficiente de proporcionalidade alto** e faltam-lhes fendas na ponta, características das asas elípticas. A borda posterior curva e a ampla separação das pontas das asas reduzem o "vórtice da ponta" (Figura 27.19D). Esse tipo de asa é aerodinamicamente eficiente para voos de alta velocidade, mas não pode conservar facilmente uma ave sendo transportada pelo ar em velocidades baixas, exceto no caso do beija-flor, que movem suas asas rapidamente de uma maneira especializada de pairar (Figura 27.18). Pertencem a esse grupo as aves mais velozes, tais como os maçaricos, que registram até 175 km (109 milhas) por hora.



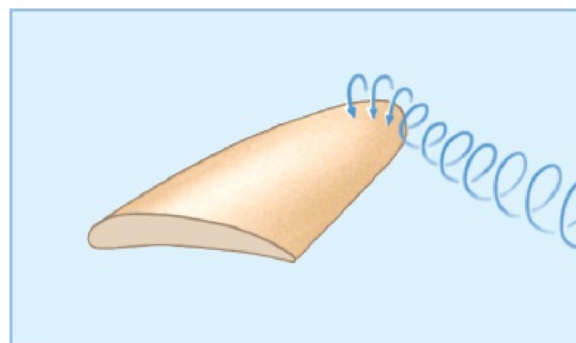
A Fluxo de ar em torno da asa



B Estol em velocidade baixa



C Prevenção do estol com fendas na asa



D Formação de vórtice na ponta da asa

Figura 27.19 A. Padrões aéreos formados por um aerofólio ou asa, movendo-se da direita para a esquerda. **B.** Em uma baixa velocidade, o ângulo de ataque (α) deve aumentar para manter a ascensão, mas isso aumenta o risco de estol. **C.** O estol de baixa velocidade pode ser impedido com fendas na asa. **D.** O vórtice de ponta de

asa (*ao fundo*), uma turbulência que tende a se desenvolver em altas velocidades, reduz a eficiência do voo. O efeito é reduzido nas asas de borda posterior curva e extremidade afilada.

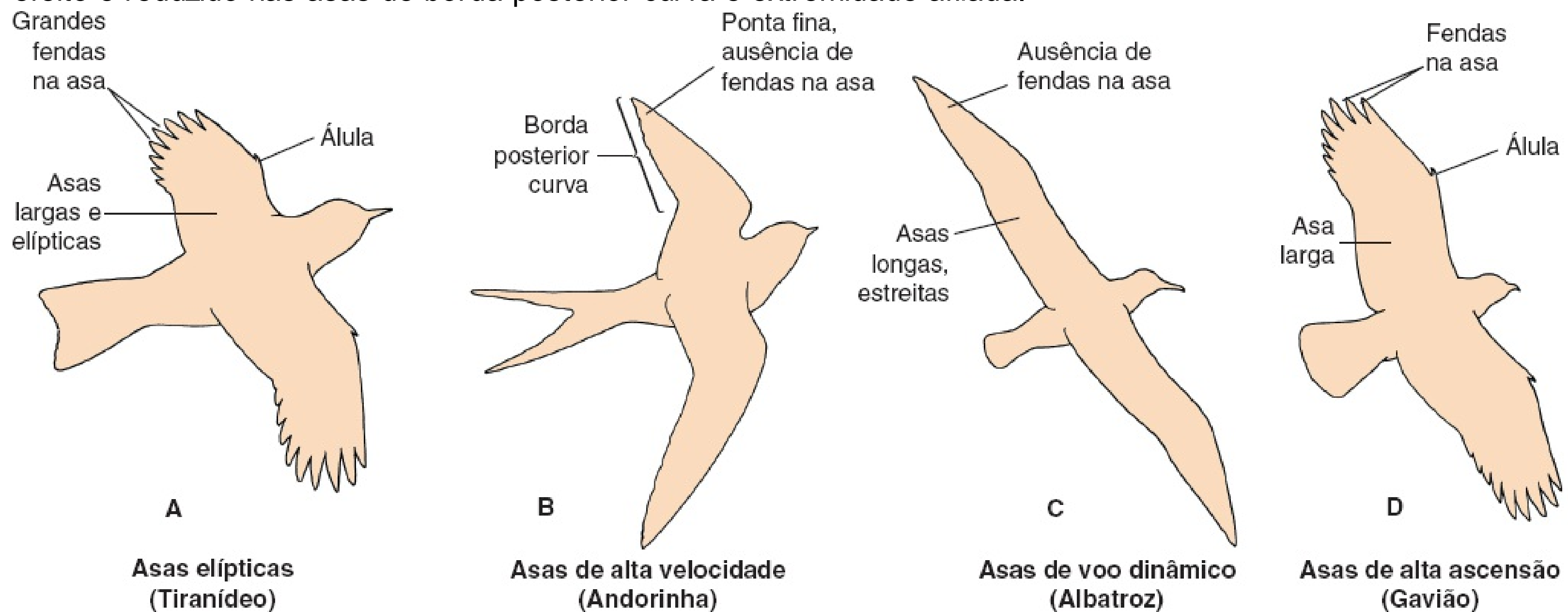


Figura 27.20 Quatro formas básicas de aves.

Asas de voo dinâmico

As aves oceânicas planadoras, incluindo albatrozes, petréis e atobás (Figura 27.20C), também têm asas com coeficiente de proporcionalidade alto, lembrando aquelas dos planadores. Essas asas longas e estreitas não têm fendas e são adaptadas para **voo planado dinâmico**. O voo planado dinâmico pode ser executado apenas sobre oceanos, com confiáveis ventos fortes, e explora diferentes velocidades do vento, próximo à superfície oceânica (lenta) e bem acima dela (rápida). Uma ave que usa o voo dinâmico começa um planeio a favor do vento de uma posição elevada, ganhando velocidade enquanto desce. Próxima à superfície do oceano, ela vira contra o vento e ascende em ventos mais fortes. Embora a ave reduza sua velocidade relativa para os ventos oceânicos, os ventos mais fortes sobre suas asas fornecem ascensão para conservá-la no alto.

Asas de grande sustentação

Urubus, gaviões, águias, corujas e águias-pescadoras (Figura 27.20D) – predadores que carregam cargas pesadas – têm asas muito arqueadas, com fendas e álulas, que fornecem alta sustentação em velocidade baixa. As asas dessas aves têm coeficiente de proporcionalidade intermediário entre aquele das asas elípticas e as de alta velocidade. Muitas delas são planadores terrestres, com asas amplas e com fendas que permitem uma resposta sensível e manobrabilidade necessária para planar estaticamente nas inconstantes correntes de ar sobre a terra.

MIGRAÇÃO E NAVEGAÇÃO

Nós descrevemos as vantagens da migração no prólogo deste capítulo. É claro que não são todas as aves que migram, mas a maioria das espécies norte-americanas e europeias o faz e as jornadas bianuais de algumas delas são empreendimentos verdadeiramente extraordinários.

Rotas de migração

A maioria das aves migratórias tem rotas bem estabelecidas com tendência norte e sul. A maioria das 4.000 espécies de aves migratórias migra para o sul, no inverno boreal, e para o norte, para se reproduzir durante o verão boreal, porque o maior número de aves se reproduz no Hemisfério Norte, onde a maior parte das massas de terra ocorre. Muitos petréis e aves marinhas são exceções, pois se reproduzem no Hemisfério Sul e migram em direção norte no inverno austral. Algumas aves utilizam diferentes rotas no outono e na primavera (Figura 27.21). Algumas completam suas rotas migratórias em um tempo muito curto. O fuselo, *Limosa lapponica*, voa 11.000 km sem escala, do Alasca à Nova Zelândia, contando com estoques grandes de gordura corporal como combustível para sua jornada de 9 dias. Entretanto, outras fazem a viagem vagarosamente, parando, em geral, ao longo do percurso para se alimentar. Alguns parulídeos são conhecidos por levar de 50 a 60 dias para migrar de seus abrigos de inverno na América Central até as áreas de reprodução no Canadá. Muitas espécies pequenas migram à noite e alimentam-se durante o dia; outras migram principalmente durante o dia; e muitas aves aquáticas e limícolas migram tanto de dia quanto à noite.

Muitas aves seguem os marcos, como rios ou linhas costeiras, mas outras não hesitam em voar diretamente sobre grandes extensões de água em suas rotas. Algumas aves têm rotas de migração muito amplas; entretanto, outras, como certos maçaricos, são restritas a rotas estreitas, mantendo-se na linha da costa devido a suas necessidades de alimento.

Algumas espécies têm migrações de distâncias extremamente longas. O trinta-réis do Ártico (*Sterna paradisaea*) é o que percorre a maior distância do globo; procria ao norte no Círculo Ártico durante o verão boreal, então migra para a Região Antártica durante o inverno boreal. Essa espécie também toma uma rota na migração, a partir da América do Norte, passando sobre as costas da Europa e da África e, então, segue para seus abrigos de inverno; uma viagem que pode exceder 18.000 km (11.200 milhas).

Muitos passarinhos, tais como parulídeos, vireonídeos, tiranídeos, turdídeos e passerídeos, também fazem longas viagens migratórias (Figura 27.21). As aves migratórias que nidificam na Europa ou Ásia Central passam o inverno do norte na África.

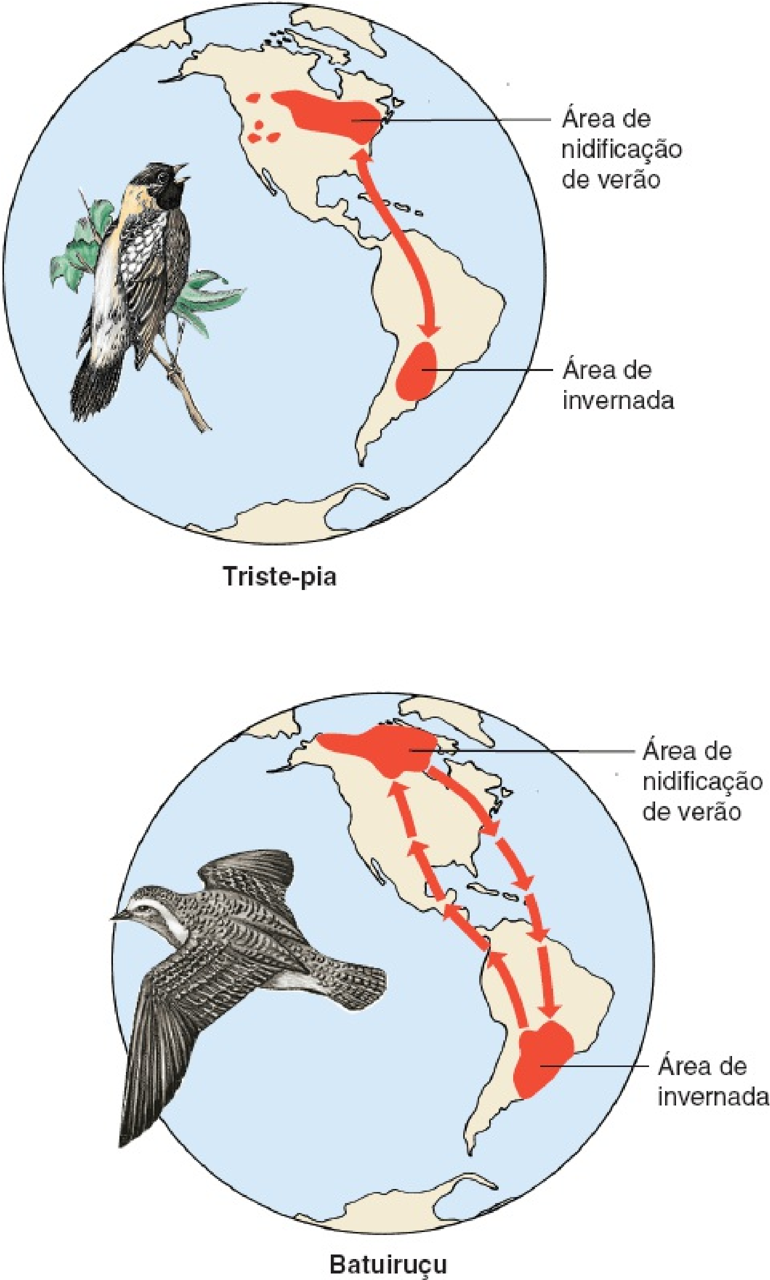


Figura 27.21 Migrações da triste-pia, *Dolichonyx oryzivorus*, e do batuiruçu, *Pluvialis dominica*. A triste-pia viaja 22.500 km (14.000 milhas) a cada ano entre os locais de nidificação na América do Norte e suas áreas de invernada na Argentina, onde ela passa os invernos do norte, uma peripécia fenomenal para uma ave tão pequena. Embora as áreas de reprodução tenham sido expandidas para colônias em áreas a oeste, essas aves não pegam atalhos, mas seguem a rota costeira ancestral. O batuiruçu faz duas rotas durante a migração: voa através do Atlântico na sua migração de outono em direção ao sul; e retorna na primavera por um caminho ao longo da América Central e do Vale do Mississippi, pois nesse período as condições ecológicas são mais favoráveis.

Estímulos para migração

Há séculos os seres humanos sabem que o início do ciclo reprodutivo das aves está estreitamente relacionado com as estações. Foi demonstrado que o prolongamento dos dias, do final do inverno e início da primavera, estimula o desenvolvimento das gônadas e o acúmulo de gordura – ambas modificações internas importantes que predispõem as aves a migrarem para o norte. O aumento no comprimento do dia estimula o lobo anterior da hipófise a entrar em atividade. A liberação do hormônio gonadotrófico da hipófise, por sua vez, coloca em movimento uma complexa série de mudanças fisiológicas e comportamentais, estimulando o crescimento das gônadas, depósito de gordura, migração, comportamentos de corte e acasalamento, e cuidado com os filhotes.

Encontro da direção na migração

Inúmeros experimentos sugerem que a maioria das aves navega orientada, principalmente, pela visão. As aves reconhecem marcos topográficos e seguem rotas migratórias familiares – um comportamento auxiliado pelos bandos em migração, durante o qual podem ser somados recursos de navegação e experiência de aves mais velhas. Além da navegação visual, as aves usam uma variedade de pistas de orientação. As aves têm uma acuradíssima percepção do tempo. Numerosos estudos sustentam uma antiga e muito debatida hipótese que as aves podem detectar e navegar por meio dos campos magnéticos da Terra. As habilidades de navegação das aves são, primariamente, instintivas, embora possam requerer calibração com marcos de navegação existentes. Além disso, a aprendizagem pode ter um papel, pois as habilidades de navegação das aves podem se aperfeiçoar com a experiência.

No princípio da década de 1970, W. T. Keeton demonstrou que a capacidade de voo dos pombos-correio fica significativamente perturbada por ímãs fixados nas cabeças das aves, ou por flutuações mínimas do campo geomagnético. Os depósitos de uma substância magnética chamada magnetita (Fe_3O_4) foram descobertos nos bicos de pombos. Experimentos recentes mostraram que um pombo podia discriminar entre a presença e ausência de anomalia magnética, mas não quando o bico superior estava anestesiado, nem quando fora rompido o nervo trigêmeo, que inerva a maxila superior.

Os experimentos dos ornitólogos alemães G. Kramer e E. Sauer e do americano S. Emlen demonstraram, convincentemente, que as aves podem navegar por orientação celestial: o sol durante o dia e as estrelas à noite. Kramer, utilizando gaiolas circulares especiais, concluiu que as aves mantêm a orientação da bússola dirigindo-se pelo sol (Figura 27.22). Esta é chamada **orientação azimute solar** (*azimute*, bússola orientada para o sol). Para usar o sol como bússola, as aves devem conhecer a hora do dia, porque a posição do sol muda ao longo do dia. Expondo as aves a ciclos de luz alterados, para modificar sua percepção da aurora, os pesquisadores mostraram que as aves, de fato usam um relógio interno dessa maneira. Os experimentos planetários engenhosos de Sauer e Emlen sugerem fortemente que algumas aves, provavelmente muitas, podem detectar e navegar pelo eixo da Estrela Polar, ao redor da qual as constelações parecem girar.

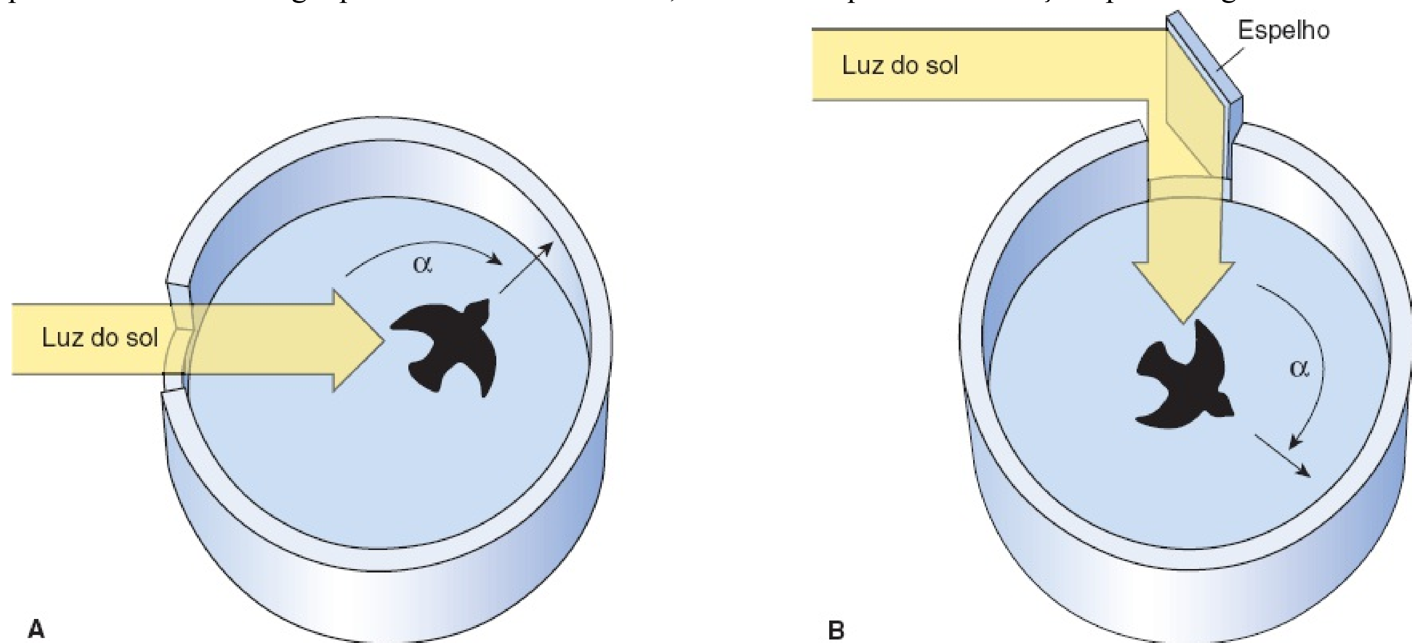


Figura 27.22 Experimentos de Gustav Kramer com uma bússola de navegação pelo sol, em estorninhos. **A.** Na

gaiola circular com janela, a ave adejou para alinhar-se com a direção que normalmente seguiria se estivesse livre. **B.** Quando o ângulo verdadeiro do sol é desviado com um espelho, a ave mantém a mesma posição relativa ao sol. Isto mostra que essas aves utilizam o sol como bússola. As aves navegam corretamente durante o dia, modificando sua orientação para o sol quando ele se move através do céu.

Em um elegante ensaio experimental delineado para determinar se os migrantes noturnos têm uma percepção inata de direção, ou se aprendem quando filhotes, Stephen Emlen submeteu *Passerina cyanea* a três conjuntos de condições em um planetário, cujos padrões estelares podiam ser modificados. A um grupo de filhotes era permitido ver as estrelas de um céu noturno normal, girando ao redor da Estrela Polar. Um segundo grupo de filhotes viu um padrão equivalente que girava ao redor da Betelgeuse, uma estrela brilhante da constelação de Orion, como se a Betelgeuse fosse a Estrela Polar. O terceiro grupo de filhotes de aves foi educado vendo, à noite, apenas pontos de luz, que não giravam.

Quando as aves estavam em idade para migrar, elas foram colocadas em gaiolas, sob um céu noturno normal, que permitiam o registro da direção em que elas tentavam migrar. As aves que tinham visto apenas pontos de luz durante seu desenvolvimento, sem rotação do céu, não mostraram habilidade para detectar a direção e moveram-se aleatoriamente. As aves que se desenvolveram vendo o céu normal girando ao redor da Estrela Polar orientaram-se corretamente para a migração; e o grupo que cresceu vendo o céu girar em torno de Orion demonstrou consistente orientação como se Betelgeuse fosse a Estrela Polar, mesmo quando expostas a um céu noturno normal girando ao redor da Estrela Polar. Assim, Emlen demonstrou elegantemente que essas aves não nascem com percepção inata de direção, mas elas devem aprender a direção vendo a rotação celeste ao redor de uma estrela “polo”.

REPRODUÇÃO E COMPORTAMENTO SOCIAL

O ditado diz “cada qual com seu igual”, e muitas aves de fato são criaturas altamente sociais. Especialmente, durante a estação reprodutiva as aves marinhas agrupam-se, frequentemente em enormes colônias, para nidificar e criar os jovens (Figura 27.23). As aves terrestres, com algumas exceções conspícuas, como estorninhos e corvos, tendem a ser menos gregárias que as aves marinhas durante a procriação e procuram isolamento para criar a prole. Mas espécies que se separam de seus coespecíficos, durante a reprodução, podem se agregar para a migração ou alimentação. A união oferece vantagens: proteção mútua contra inimigos, maior facilidade de encontrar parceiros, menor oportunidade de uma ave desviar-se durante a migração, e as massas aglomeradas oferecem proteção contra temperaturas noturnas baixas durante a migração. Certas espécies, como pelicanos (Figura 27.24), podem usar um comportamento cooperativo para se alimentar. Em nenhum momento as interações sociais bem organizadas são mais evidentes do que na estação reprodutiva, quando demarcam territórios, selecionam parceiros, constroem ninhos, incubam os ovos e criam os filhotes.



Figura 27.23 Parte de uma colônia de atobás, *Morus bassanus*, mostrando o espaço extremamente reduzido entre os pares dessas aves altamente sociais. Ordem Suliformes.



Figura 27.24 Comportamento alimentar cooperativo de pelicanos brancos, *Pelecanus onocrotalus*. Os pelicanos formam uma ferradura para juntos direcionarem os peixes.

Sistema reprodutor

Durante a maior parte do ano, os **testículos** dos machos são corpos minúsculos em forma de feijão. Durante a estação reprodutiva, eles se tornam muito maiores, cerca de 300 vezes em relação à estação não reprodutiva. Já que os machos da maioria das espécies não têm pênis, a cópula ocorre justapondo as superfícies cloacais em contato, normalmente enquanto o macho coloca-se no dorso da fêmea (Figura 27.25). Alguns andorinhões e gaviões copulam durante o voo.

Nas fêmeas da maioria das aves, desenvolvem-se apenas **ovário e oviduto esquerdos**. Aqueles do lado direito reduzem-se a estruturas vestigiais (Figura 27.26). Os óvulos liberados pelo ovário são conduzidos até a porção final expandida do oviduto, onde ocorre a fertilização. Várias horas depois, enquanto os ovos estão passando pelo oviduto, a **albumina**, ou clara do ovo, proveniente de glândulas especiais, é adicionada a eles; mais adiante no oviduto são também secretados sobre os ovos a membrana da casca, a casca e os pigmentos da casca. O esperma permanece vivo no oviduto da fêmea por muitos dias após um único acasalamento. Os ovos de galinha mostram boa fertilidade durante 5 ou 6 dias após o acasalamento, mas depois a fertilidade cai rapidamente. Contudo, ocasionalmente, os ovos podem ser férteis até 30 dias após a galinha separar-se do galo.



Figura 27.25 Cópula do albatroz *Diomeda irrorata*. Na maioria das espécies de aves, o macho não tem pênis. O macho transfere seu esperma, colocando-se no dorso da fêmea e pressionando sua cloaca contra a dela.

Sistemas de acasalamento

Os dois tipos mais comuns de sistemas de acasalamento nos animais são **monogamia**, no qual os indivíduos têm apenas um parceiro, e **poligamia**, no qual os indivíduos têm mais de um parceiro durante o período reprodutivo. A monogamia é rara na maioria dos grupos animais, porém comum nas aves: mais de 90% delas são monogâmicas. Em poucas espécies de aves, como cisnes e gansos, os parceiros são escolhidos para a vida toda e, frequentemente, permanecem juntos ao longo do ano. A monogamia sazonal é mais comum, tanto que a grande maioria das aves migratórias une-se durante a estação reprodutiva, vivendo vidas independentes o resto do ano e, talvez, escolha um parceiro diferente na próxima estação reprodutiva.

Os carnívoros de nível superior, espécie no topo da cadeia alimentar (Capítulo 38), são vulneráveis a declinar por meio da biomagnificação de toxinas. Depois da

Segunda Guerra Mundial, o DDT foi usado com abundância para controlar as populações de insetos, principalmente mosquitos, que transmitem a malária, nos EUA. Os pelicanos-pardos, falcões, águias, águias-pesqueiras e outras aves de rapina consumiram presas que continham DDT, que então ficou concentrado nos corpos das aves. Um efeito primário nessas aves foi o afinamento das cascas dos ovos, provavelmente porque o DDT (ou seu metabólito, DDE) interfere no movimento do cálcio do sangue para as glândulas da casca. Os ovos frágeis normalmente quebram-se antes de chocar e essas aves sofreram um grande declínio por volta da metade do século 20. Devido a protestos públicos, o uso do DDT foi banido em 1972, em parte promovido pelo livro Primavera Silenciosa de Rachel Carson, alertando sobre os perigos do DDT. Posteriormente, a maioria das populações de rapina aumentou, incluindo águias-carecas, levando à sua remoção da lista de espécies ameaçadas de extinção. No entanto, o DDT é persistente no ambiente e continua a afetar algumas aves. Em 2010, o afinamento das cascas ainda era um problema em algumas populações de condor na Califórnia que se alimentam de leões-marinhos que buscam alimento na plataforma altamente contaminada de Palo Verdes.

Uma razão para que a monogamia seja muito mais comum entre as aves do que entre os mamíferos é que tanto o macho como a fêmea são, igualmente, competentes na maioria dos aspectos do cuidado parental. Como os mamíferos fêmeas geram os filhotes e os alimentam com amamentação, fornecem importantes tipos de cuidados parentais, que os machos não proporcionam. A fêmea e o macho de aves podem alternar cuidados com o ninho e o filhote, o que permite a um dos pais estar no ninho o tempo todo. Para muitas espécies, a fêmea permanece no ninho todo o tempo por meses, e é alimentada pelo macho. Essa atenção constante com o ninho pode ser particularmente importante para espécies que sofreriam alta perda de ovos ou filhotes, para predadores ou aves rivais, se o ninho fosse deixado desprotegido. Em muitas espécies de aves, as altas exigências para o macho cuidar dos filhotes, ou de sua parceira, impedem o estabelecimento de ninhos com fêmeas suplementares.

Embora a maioria das aves tenha sistema de acasalamento monogâmico (monogamia social), cada membro do casal pode também acasalar com um indivíduo que não é seu parceiro. As análises recentes de **DNA** mostraram que a maioria das espécies de aves canoras é “infiel” e, frequentemente, envolvida em cópulas extraconjugais. Como resultado, os ninhos de muitas dessas espécies monogâmicas contêm uma proporção considerável (30% ou mais) de filhotes com outros pais além do macho acompanhante. Um possível benefício das cópulas extraconjugais é a maior diversidade genética dos filhotes. Em segundo lugar, as cópulas extraconjugais permitem ao macho aumentar o número de filhotes reprodutores, aumentando, assim, seu sucesso reprodutivo. Em terceiro lugar, ao acasalar com um indivíduo de melhor qualidade genética do que o par atual, a aptidão dos filhotes pode ser melhorada. Isso pode ser benéfico, principalmente, para as fêmeas, que não podem aumentar com facilidade o número de filhotes porque, quanto maior for o tamanho do ovo da ave, menor será o número de ovos (e de filhotes) que ela pode produzir. Assim, as cópulas extraconjugais permitem aos machos aumentar o número de sua prole e permitem às fêmeas melhorar a qualidade genética de sua prole. A diversidade genética da prole produzida é aumentada por cópulas extraconjugais tanto do macho quanto da fêmea.

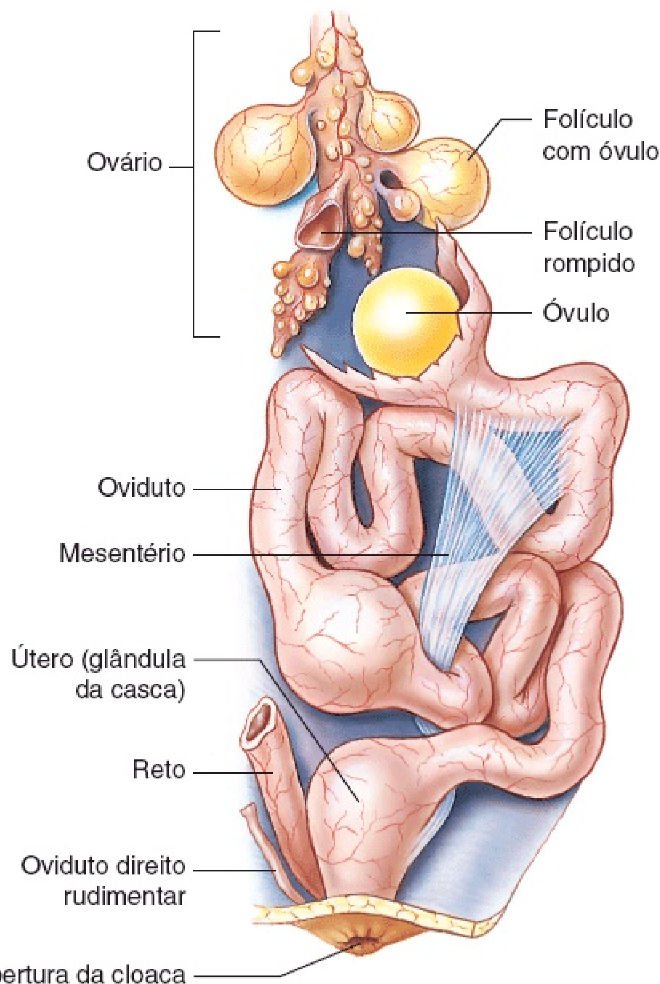


Figura 27.26 Sistema reprodutor de uma ave fêmea. Na maioria das aves, apenas ovário e trato reprodutor esquerdos são funcionais. As estruturas da direita tornam-se resquícios.

A forma mais comum de poligamia nas aves, quando ela ocorre, é a **poliginia** ("muitas fêmeas"), na qual um macho acasala com mais de uma fêmea. Em muitas espécies de tetraonídeos, os machos reúnem-se em um terreno de exibição coletiva, a **arena**, que é dividido em territórios individuais, cada um defendido vigorosamente por um macho em exibição (Figura 27.27). Não há nada de valor para a fêmea na arena, exceto o macho, e tudo que ele pode lhe oferecer são seus genes, já que apenas as fêmeas cuidam dos filhotes. Em geral, na arena há um macho dominante e muitos outros subordinados. A competição entre os machos por fêmeas é intensa, mas elas parecem escolher o dominante para o acasalamento porque, presumivelmente, o *status* social correlaciona-se com a qualidade genética.



Figura 27.27 Macho dominante de um tetraz, *Centrocercus urophasianus*, rodeado de muitas fêmeas, que foram atraídas por sua "estrondosa" exibição.

A **poliandria** ("muitos machos"), na qual a fêmea acasala com vários machos e o macho incuba os ovos, é relativamente

rara em aves. Ela é praticada por várias espécies de aves limícolas, incluindo o maçarico-pintado, *Actitis macularia*. A fêmea desse maçarico defende o território e acasala com vários machos, que incubam os ovos no território da fêmea e fornecem a maior parte do cuidado parental. Essa estratégia reprodutiva não usual e o agrupamento de indivíduos pode ser uma resposta à alta predação de ninhos de maçarico-pintado.

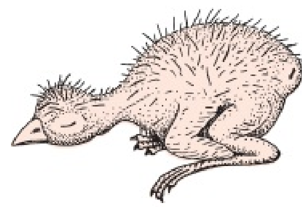
Nidificação e cuidado com os filhotes

A maioria das aves constrói alguma forma de ninho, no qual cria seus filhotes. Algumas aves simplesmente põem seus ovos em solos descobertos ou rochas. Outras constroem ninhos elaborados, como os ninhos pendentes construídos pelos icterídeos, os ninhos delicados feitos de barro e recobertos por liquens dos beija-flores (Figura 27.28) e tiranídeos, os ninhos de barro em forma de chaminé das andorinhas (*Petrochelidon* spp.) e os ninhos flutuantes dos mergulhões (*Podiceps griseigena*) e os enormes morros de areia e vegetação dos perus-do-mato. A maioria das aves esforça-se, consideravelmente, para esconder seus ninhos dos inimigos. Os pica-paus, chapins, irenídeos e muitos outros colocam seus ninhos em buracos de árvores ou outras cavidades; martins-pescadores escavam túneis nas margens de rios para seus ninhos; e aves de rapina os constroem no alto, em árvores imponentes ou penhascos inacessíveis. Os parasitos de ninhos, como chupins e cucos europeus, não constroem ninhos, mas simplesmente põem seus ovos naqueles de aves menores que eles próprios. Quando os ovos eclodem, os pais adotivos cuidam dos filhotes, chupins ou cucos, que competem com os do próprio hospedeiro.

O estado de desenvolvimento da ave recém-eclodida varia entre as espécies. O filhote **precoce**, como o de codorna, galinha, pato e da maioria das aves aquáticas, é recoberto com plumas do recém-nascido quando eclode e pode correr ou nadar, tão logo sua plumagem esteja seca (Figura 27.29). As aves mais precoces são as Megapodiidae da Austrália, que podem voar após a eclosão. Todavia, a maioria dos filhotes precoces, mesmo aqueles capazes de deixar o ninho logo após a eclosão, ainda é alimentada e protegida contra predadores pelos pais por algum tempo. Os ninhegos **altriciais**, que nascem nus e incapazes de ver ou andar, permanecem no ninho por 1 semana ou mais. Os pais de espécies altriciais devem fornecer alimento a seus filhotes quase que constantemente, pois aves jovens podem comer o equivalente a mais que seu próprio peso a cada dia. Muitas aves não são facilmente classificadas como precoces ou altriciais, pois seus ninhegos são intermediários ao nascer. Por exemplo, gaivotas e trinta-réis nascem cobertos com plumas de recém-nascidos e olhos abertos, mas são incapazes de deixar o ninho por algum tempo.



Figura 27.28 Beija-flor, *Calypte anna*, alimentando seu filhote em seu ninho de fibras e folhas secas, tecidas com teias de aranha e camuflados com liquens. A fêmea constrói o ninho, incuba dois ovos do tamanho de uma ervilha e cria os filhotes sem a assistência do macho. Esse beija-flor, residente comum da Califórnia, é o único beija-flor a invernar nos EUA. Ordem Apodiformes.



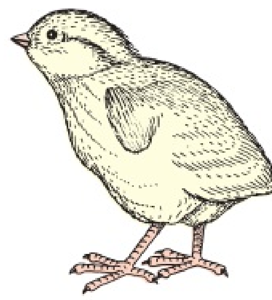


Figura 27.29 Comparação de um filhote altricial de 1 dia de idade com um precoce. O icterídeo altricial (*esquerda*) nasce quase nu, cego e desprotegido. O tetraz (*Bonasa umbellus*) precoce (*direita*) é ativo, coberto por plumas do recém-nascido, tem pernas fortes e é capaz de alimentar-se sozinho.

Embora possa parecer que o pinto precoce tenha todas as vantagens, com sua maior habilidade de encontrar alimento e para escapar de predadores, as aves altriciais têm algumas vantagens próprias. Pelo fato de as aves altriciais porem ovos relativamente pequenos, com suprimento mínimo de vitelo, a mãe tem, relativamente, menor investimento em seus ovos e pode mais facilmente substituir aqueles perdidos por predação ou condições climáticas extremas. O pinto altricial também cresce mais rápido, talvez devido ao crescimento potencialmente mais elevado de tecidos imaturos.

POPULAÇÕES DE AVES E SUA CONSERVAÇÃO

As populações de aves, como aquelas de outros animais, variam em tamanho de ano para ano. As corujas-da-neve (*Nyctea scandiaca*), por exemplo, estão sujeitas a ciclos populacionais que estão estreitamente relacionados com ciclos de oferta de alimento, principalmente de roedores. Os ratos-do-campo, os camundongos e lêmingues no norte têm ciclos de abundância, razoavelmente regulares, de 4 anos. Nesses picos, as populações de predadores, como raposas, doninhas e gaviões, além de corujas-da-neve, aumentam porque existe abundância de alimento para criar seus filhotes. Após uma queda da população de roedores, as corujas-da-neve deslocam-se para o sul, à procura de suprimento alimentar alternativo. Elas, ocasionalmente, aparecem em grande número no sul do Canadá e norte dos EUA, onde sua total falta de medo dos seres humanos torna-as alvos fáceis para caçadores.

As atividades humanas podem causar mudanças espetaculares na distribuição das aves. Os estorninhos comuns e pardais foram ambos introduzidos em numerosos países, acidental ou deliberadamente, tornando-se as duas espécies mais abundantes da Terra, com exceção da galinha doméstica. Os estorninhos, *Sturnus vulgaris*, colonizaram a América do Norte após a introdução de 60 aves no Central Park, de Nova York, em 1890. Estima-se que haja agora cerca de 150 milhões de estorninhos nos EUA, testemunho do grande potencial reprodutivo das aves. Os estorninhos são onívoros, comem insetos principalmente na primavera e verão, mudando para frutos silvestres no outono (Ordem Passeriformes).

Os seres humanos também são responsáveis pela extinção de muitas espécies de aves. Mais de 140 espécies foram extintas desde 1681, após o desaparecimento do último dodô. A maioria foi vítima de mudanças em seus *habitats* ou competição com espécies introduzidas. A sobrecaça contribuiu para a extinção de algumas espécies, entre elas os pombos-passageiros (*Ectopistes migratorius*), que, há 150 anos, escureciam os céus sobre a América do Norte em números inacreditáveis, estimados em bilhões (Figura 27.30).

Atualmente, a caça esportiva de aves é um recurso renovável e bem-gerenciado nos EUA e Canadá; enquanto caçadores matam milhões de aves de caça por ano, nenhuma das espécies caçadas legalmente está ameaçada. Os interesses da caça, ao adquirir grandes áreas de terras alagadas para refúgios e santuários de aves migratórias, têm contribuído para a recuperação de aves de caça e outras.

É uma preocupação especial o declínio grave dos passeriformes nos EUA e sul do Canadá. Observadores amadores de aves e ornitólogos registraram que muitas espécies de pássaros, que eram abundantes há apenas 40 anos, agora são raras. Há muitas razões para esse declínio. A intensificação da agricultura, permitida pelo uso de herbicidas, pesticidas e fertilizantes, tem privado as aves que nidificam no solo dos campos, anteriormente não cultivados. A excessiva fragmentação das florestas por todos os EUA tem aumentado a exposição dos ninhos das espécies que habitam florestas a predadores de ninhos, como

corvídeos, guaxinins e gambás, além de parasitos de ninhos, como os chupins (*Molothrus ater*). Os gatos domésticos também matam milhões de aves pequenas todo ano. A partir de um estudo de gatos de fazendas em Wisconsin, com radiocolar, os pesquisadores estimaram que, só nesse estado, os gatos podem matar 19 milhões de pássaros em 1 ano.



Figura 27.30 Caça esportiva de pombos-passageiros (*Ectopistes migratorius*) na Luisiania durante o século 19, antes do estabelecimento das regulamentações de caça estaduais e federais. Além da remoção de florestas de carvalho e faia, que serviam como *habitats* de nidificação, o esporte inexorável e a caça marcante, finalmente, reduziram a população a um nível tão baixo que ela se tornou incapaz de sustentar a reprodução da colônia. O último pombo-passageiro morreu em cativeiro em 1914.

A rápida perda das florestas tropicais – aproximadamente 120.000 km^2 por ano, uma área quase igual à do estado de Louisiana – está privando algumas das 390 espécies de pássaros migratórios neotropicais de seus lares de inverno. Estudos indicam que as pressões nas regiões de invernada estão diminuindo, seriamente, as condições fisiológicas das aves, fundamentais para a migração em direção norte, particularmente dos passeriformes. De todas as sérias ameaças que afetam os pássaros, a devastação das florestas tropicais é a mais grave e difícil de modificar.

Algumas aves, como *Erithacus rubecula*, pardais e estorninhos, podem se adaptar a essas mudanças, podendo até prosperar com elas, mas para a maioria as mudanças são adversas. A menos que nós tomemos a iniciativa de manejar nossos recursos naturais com sabedoria, logo poderemos enfrentar a "primavera silenciosa" que Rachel Carson imaginou em 1962.

O envenenamento por chumbo de aves aquáticas é um efeito colateral da caça e pesca. Antes de as regulamentações federais entrarem em vigor, em 1991, exigindo o uso de projéteis sem chumbo para todas as caças de aves aquáticas costeiras e do interior, as espingardas espalharam mais de 3.000 toneladas de chumbo por ano só nos EUA. Quando as aves aquáticas comem os chumbinhos (que são confundidos com sementes ou grãos), eles são depositados e corroem suas moelas, facilitando a absorção do chumbo pelo sangue. O envenenamento por chumbo paralisa e enfraquece as aves, levando-as à morte por inanição. Embora o envenenamento de aves por projétil de chumbo tenha diminuído, as chumbadas usadas na pesca ainda envenenam grande número de aves aquáticas. Recentemente, vários estados baniram as chumbadas, exigindo dos pescadores o uso de alternativas não tóxicas.

Classificação das aves atuais na Classe Aves

A classe Aves contém cerca de 10.400 espécies, distribuídas em 40 ordens de aves atuais. Entender as relações das aves atuais e, consequentemente, colocá-las em uma classificação tem sido difícil por causa da diversificação aparentemente rápida das aves no Cretáceo e início do Terciário. Antes do estudo de Sibley e Alquist (1990), usando hibridação de DNA, a classificação era, primariamente, baseada em similaridade morfológica. Para descobrir os relacionamentos das aves em níveis taxonômicos superiores, novos esforços têm utilizado muitos tipos de dados, especialmente sequências de DNA mitocondrial (DNAmt) e nuclear. A classificação e o número de espécies atuais na ordem que apresentamos seguem principalmente a Lista de Aves Mundial da União de Ornitologistas Internacional de 2012 (*2012 International Ornithologist Union World Bird List*) que se baseou no estudo de Sibley e Alquist e em muitas outras reconstruções filogenéticas mais recentes.

Classe Aves (L. *avis*, aves)

Superordem Paleognathae (Gr. *palaios*, antigo, + *gnathos*, maxila). Aves modernas com o palato ancestral dos arcossauros. Ratitas, que incluem avestruz, emas, casuares, quivis (com esterno sem quilha) e tinamídeos (com esterno com quilha).

Ordem Struthioniformes (L. *struthio*, avestruz, + *forma*, forma): **avestruz**. O avestruz, *Struthio camelus* (Figura 27.31), é a maior ave atual, que chega a 2,4 m de altura e 135 kg. Os pés têm só dois artelhos, de tamanhos desiguais, cobertos por coxins, que permitem às aves andar rapidamente no terreno arenoso. Duas espécies na África.

Ordem Rheiformes (Gr. *rhea*, mãe de Zeus, + forma): **emas**. Duas espécies de aves não voadoras encontradas nas áreas abertas da América do Sul.

Ordem Casuariiformes (Mal. *casuar*, casuar, + forma): **casuares** e **emu**. As quatro espécies de casuar ocupam florestas do Norte da Austrália e Nova Guiné. O emu é a segunda maior espécie de ave atual e é confinado à Austrália. Todos não voadores.

Ordem Apterygiformes (Gr. *a*, sem + *pteryg*, asa, + forma): **quivis**. Os quivis têm cerca do tamanho de um galo doméstico, são singulares por ter um mero vestígio de asa. Cinco espécies, todas na Nova Zelândia.

Ordem Tinamiformes (N.L. *Tinamus*, gênero tipo, + forma): **macucos, inhambus, perdizes** e **codornas**. Aves terrícolas das Américas Central e do Sul, semelhantes aos tetraonídeos. Quarenta e sete espécies.

Superordem Neognathae (Gr. *neos*, novo + *gnathos*, maxila). Aves modernas com palato flexível.

Ordem Anseriformes (L. *anser*, ganso, + forma): **cisnes, gansos** e **patos**. Os membros dessa ordem têm bicos largos com sulcos filtradores em suas margens, pé com membrana natatória restrita aos três artelhos frontais e um esterno longo com uma quilha baixa. Cento e setenta e seis espécies, ampla distribuição.



Figura 27.31 Avestruz, *Struthio camelus*, da África, a maior de todas as aves atuais. Ordem Struthioniformes.

Ordem Galliformes (L. *gallus*, galo, + forma): **codorna, tetraonídeos, faisões, perus** e **galo-doméstico**. Herbívoros que nidificam no solo,

semelhantes a galinhas, com bicos fortes e pés pesados. A codorna, *Colinus virginianus*, ocorre na metade leste dos EUA. O tetraonídeo, *Bonasa umbellus*, é encontrado na mesma região, mas em florestas em vez de pastagens abertas e campos de gramíneas, frequentados pelas codornas. Duzentos e noventa e nove espécies, ampla distribuição.

Ordem Sphenisciformes (Gr. *sphēniskos*, diminutivo de *sphen*, cunha, devido à pequenez das asas, + forma): **pinguins**. Nadadores marinhos com pés palmados dos oceanos ao sul, da Antártica até as ilhas Galápagos. Embora os pinguins sejam aves carenadas, eles usam suas asas como remos para nadar em vez de voar. Dezoito espécies.

Ordem Gaviiformes (L. *gavia*, ave, provavelmente gaivota marinha + forma): **gávias**. As cinco espécies de gávias são notáveis nadadoras e mergulham com pernas curtas e corpos pesados. Elas se alimentam normalmente de peixes, além de anfíbios e lagostas. O grande e familiar mergulhão do norte, *Gavia immer*, ocorre, principalmente, nas águas ao norte da América do Norte e Eurásia.

Ordem Podicipediformes (L. *podex*, nádega, + *pes, pedis*, pé): **mergulhões**. Mergulhadores com pernas curtas e artelhos lobados. O mergulhão-caçador, *Podilymbus podiceps*, está amplamente distribuído na América do Norte. Os mergulhões são comuns em lagoas antigas, onde eles constroem seus ninhos flutuantes como jangadas. Vinte e três espécies, ampla distribuição.

Ordem Phoenicopteriformes (Gr. *phoenico*, vermelho-púrpura, + *pter*, asa, + forma): **flamingos** (Figura 27.32). Aves pernaltas grandes, coloridas**,** que usam as lamelas nos seus bicos para peneirar zooplâncton da água. Seis espécies.

Ordem Procellariiformes (L. *procella*, tempestade, + forma): **albatrozes, petréis, pardelas, bobos** e **andorinhas-do-mar**. Todas são aves marinhas com bicos curvos e narinas tubulares. Os albatrozes são as maiores aves voadoras quanto à envergadura (mais que 3,6 m em alguns). Cento e trinta e nove espécies, ampla distribuição.



Figura 27.32 Flamingos, *Phoenicopterus ruber*, em um lago alcalino da África Oriental. Ordem Phoenicopteriformes.

Ordem Pelecaniformes (Gr. *pelekan*, pelicano, + forma): **pelicanos, íbis** e **garças**. A maioria dos coloniais piscívoras habita costas, lagos, pântanos e córregos. Cento e dezoito espécies, ampla distribuição, especialmente nos trópicos.

Ordem Phaethontiformes (Gr. *phaethont,* brilhante + forma): **aves do trópicos.** As três espécies nesta ordem são grandes aves marinhas tropicais com plumagem branca.

Ordem Suliformes (Ice. *sul,* ganso-patola + forma): **fragatas, gansos-patola, atobás e corvos-marinhos**. Aves mergulhadoras pequenas a médias que se alimentam principalmente de peixes. Sessenta espécies, distribuição mundial.

Ordem Ciconiiformes (L. *ciconia*, cegonha, + forma): **cegonhas**. Limícolas coloniais de pescoço e perna longos. Dezenove espécies, de distribuição mundial, em geral, nos trópicos.

Ordem Accipitriformes (L. *accipiter*, gavião + forma): **abutres, águias e falcões**. A maioria são aves de rapina diurnas com visão apurada, bico curvo e garras afiadas. Duzentos e sessenta e cinco espécies, de distribuição mundial.

Ordem Falconiformes (L. *falco*, falcão, + forma): **falcões**. Aves de rapina muito rápidas, que comem principalmente outras aves. O falcão-peregrino, *Falco peregrinus*, mergulha a velocidades de até 320 km/h. Sessenta e sete espécies, ampla distribuição.

Ordem Otidiformes (Gr. *otid*, abertarda + forma): **abetardas.** Grandes aves terrestres de pernas longas; em sua maioria de *habitats* áridos. Vinte e seis

espécies na África, Ásia e Europa.

Ordem Mesitornithiformes (Gr. *mesit*, mediador + *ornith*, ave + forma): **mesitos.** Pequenas aves terrestres que habitam florestas e cerrado. Três espécies, restritas à Madagascar.

Ordem Cariamiformes (Tupi *çariama,* seriema + forma): **seriemas.** Pequenas aves terrestres de pernas longas, que habitam pastos e florestas abertas. Duas espécies, restritas à América do Sul.

Ordem Eurypygiformes (Gr. *eury*, amplo + *pyg*, traseiro + forma): **cagu** e **pavãozinho-do-pará.** As duas aves nessa ordem habitam florestas tropicais, o cagu na Nova Caledônia e o pavãozinho-do-pará na América Central e do Sul. Duas espécies.



Figura 27.33 Gaivotas, *Larus atricilla*, em voo. Ordem Charadriiformes.

Ordem Gruiformes (L. *grus*, grou, + forma): **grous, frangos-d'água, saracuras** e **carquejas**. Procriam, principalmente, em pradarias e pântanos. Cento e oitenta e duas espécies, ampla distribuição.

Ordem Charadriiformes Gr. *charadri*, um maçarico + forma): **gaivotas** (Figura 27.33), **piru-pirus, batuíras, maçaricos, trinta-réis, pernilongos, pisa-n'água, mandriões, talha-mares, alcas** e **papagaios-do-mar**. Quase todas são aves litorâneas. Elas são voadoras potentes e normalmente coloniais. Trezentos e oitenta e cinco espécies, ampla distribuição.

Ordem Pterocliformes (Gr. *ptero*, asa + *clid*, proeminente + forma): **Cortiçol**. Aves semelhantes a pombos, grégarias, que se alimentam de sementes. Vinte e três espécies, encontradas na África, Ásia e sul da Europa.

Ordem Columbiformes (L. *columba*, pombo, + forma): **pombos** e **rolas**. Todas têm pescoço e pernas curtos e bico curto e delgado. O dodô não voador (*Raphus cucullatus*), das ilhas Maurício, tornou-se extinto em 1681. Trezentos e trinta e cinco espécies, ampla distribuição.

Ordem Psittaciformes (L. *psittacus*, papagaio, + forma): **papagaios** e **periquitos**. Aves com língua carnosa e o bico superior articulado e móvel. Trezentos e oitenta e oito espécies, distribuição pantropical.

Ordem Opisthocomiformes (Gr. *opistho*, dorso, + L. *comos*, com "pelos" longos, + forma): **cigana.** O filhote dessa ave herbívora sul-americana usa suas grandes garras das asas para escalar árvores. Uma espécie na América do Sul.

Ordem Musophagiformes (L. *musa*, banana, + Gr. *phagō*, comer, + forma): **turacos**. Aves médias a grandes de florestas densas ou bordas de mata; conspícua mancha vermelha quando com a asa aberta, bico brilhantemente colorido, asas curtas e arredondadas. Vinte e três espécies restritas à África.

Ordem Cuculiformes (L. *cuculus*, cuco, + forma): **cucos, anus** e **papa-léguas**. O cuco comum, *Cuculus canorus*, põe seus ovos em ninhos de aves menores, que criam os jovens cucos. Os cucos americanos normalmente criam seus próprios filhotes. Cento e quarenta e nove espécies, ampla distribuição.

Ordem Strigiformes (L. *strix*, mocho, + forma): **corujas**. Predadores noturnos com olhos grandes, bicos e pés fortes e voo silencioso. Duzentos e vinte e nove espécies, ampla distribuição.

Ordem Caprimulgiformes (L. *caprimulgus*, curiango, + forma): **bacuraus** e **urutaus**. Caçadores noturnos ou crepusculares, com pernas pequenas e fracas, boca grande com cerdas na borda. Os curiangos, *Antrostomus vociferus*, são comuns nas florestas dos estados do Leste dos EUA e o bacurau-norte-americano, *Chordeiles minor*, é frequentemente visto e ouvido durante voos noturnos. Cento e dezenove espécies, ampla distribuição.

Ordem Apodiformes (Gr. *apous*, sem pés, + forma): **andorinhões** e **beija-flores**. Aves pequenas de pernas curtas, com batimento rápido das asas. O

familiar andorinhão migratório, *Chaetura pelagia*, fixa seus ninhos nas chaminés por meio de sua saliva. O andorinhão encontrado na China constrói seus ninhos de saliva usados para fazer sopas. A maioria das espécies de beija-flores é encontrada nos trópicos, mas há 24 espécies nos EUA, das quais apenas uma, o beija-flor *Archilochus colubris*, ocorre na parte leste do país. Quatrocentos e sessenta e uma espécies, ampla distribuição.

Ordem Coliiformes (Gr. *kolios*, pica-pau-verde, + forma): **coliídeos (aves-rato)**. Aves pequenas, com topete. Seis espécies restritas ao sul da África.

Ordem Trogoniformes (Gr. *trōgon*, roedor, + forma): **surucuás**. Aves muito coloridas, de caudas longas. Quarenta e três espécies, distribuição pantropical.

Ordem Leptosomiformes (Gr. *lepto*, delgado + *som*, corpo + forma): ***Leptosomus discolor***. A única espécie desta ordem que habita as florestas de Madagascar.

Ordem Coraciiformes (N.L. *coracii* proveniente do Gr. *korakias*, um tipo de corvo + forma): **martins-pescadores** e **abelharucos**. Aves com bicos fortes e proeminentes, que nidificam em cavidades. Na metade leste dos EUA, o martin-pescador-grande, *Megaceryle alcyon*, é comum ao longo dos cursos d'água. Cento e cinquenta e oito espécies, ampla distribuição.

Ordem Bucerotiformes (Gr. *bu*, boi + *cerat*, chifre, referindo-se à forma de bico dos calaus + forma): **poupas** e **calaus.** A maioria nidifica em três cavidades e tem um grande bico curvo. Setenta e três espécies, a maioria na Ásia tropical e África.

Ordem Piciformes (L. *picus*, pica-pau, + forma): **pica-paus, tucanos, joões-bobos** e **indicatorídeos**. Aves com bicos altamente especializados e com dois dedos direcionados para frente e dois para trás. Todos nidificam em cavidades. A maior espécie na América do Norte são os pica-paus *pileatus*, comumente encontrado em florestas maduras. Quatrocentos e trinta e sete espécies, ampla distribuição.

Ordem Passeriformes (L. *passer*, pássaro + forma): **pássaros**. Esta é a maior ordem de aves, contendo 120 famílias e 60% de todas as aves. A maioria apresenta siringe (órgão de vocalização) bem desenvolvida. Seus pés são adaptados para empoleirar em troncos e galhos finos. Os filhotes são altriciais. A essa ordem pertencem muitas aves canoras, como sabiás, corruíras, parulídeos, fringilídeos (Figura 27.34), mimídeos, icterídeos, pardais, vireos, chapins e hospedeiros de outros. Outras espécies dessa ordem, como andorinhas, corvos, gralhas e "trepadeiras", não são canoras. Seis mil, duzentos e quarenta e três espécies, ampla distribuição.

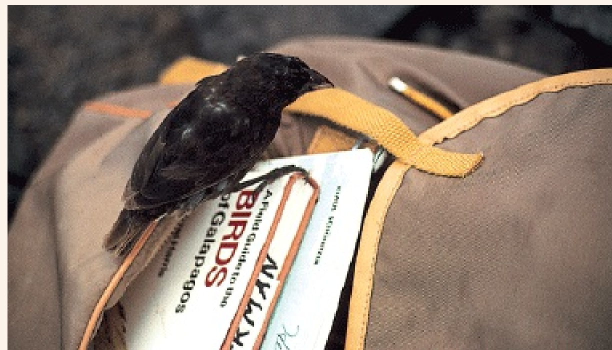


Figura 27.34 Fringilídeo terrícola, *Geospiza fuliginosa*, um dos famosos "tentilhões-de-darwin" das ilhas Galápagos. Ordem Passeriformes.

Resumo

As mais de 10.400 espécies de aves atuais são vertebrados endotérmicos, que põem ovos, têm penas e os membros anteriores modificados em asas. As aves estão em um clado com os dromeossauros, um grupo de dinossauros terópodes pequenos e bípedes. As penas, que estão presentes em alguns dromeossauros, eram provavelmente usadas, originalmente, para termorregulação e exibição e, mais tarde, adaptadas para o voo. O mais antigo fóssil conhecido, *Archaeopteryx*, do período Jurássico da Era Mesozoica, tinha muitas características reptilianas e era quase idêntico a certos dinossauros terópodes, à exceção de que tinha penas assimétricas. Provavelmente, ele é o grupo-irmão das aves modernas.

As adaptações das aves para o voo são de dois tipos básicos: aquelas para reduzir o peso corporal e aquelas que fornecem mais potência para o voo. As penas combinam leveza com resistência, impermeabilidade à água e alto valor isolante. Além disso, o peso corporal é reduzido pela eliminação de alguns ossos, fusão de outros (também proporcionando rigidez para o voo) e a presença de espaços cheios de ar em muitos ossos. O bico córneo e leve substitui as maxilas pesadas e os dentes dos demais répteis, servindo como mão e boca para as aves, e é adaptado de forma variável para diferentes hábitos

alimentares.

As adaptações que proporcionam potência para o voo incluem taxa metabólica alta e temperatura corporal associada a uma dieta rica em energia; sistema respiratório altamente eficiente, que consiste em um sistema de sacos aéreos arranjados para fornecer um fluxo de ar unidirecional constante através dos pulmões; músculos de voo e das pernas potentes dispostos para situar a massa muscular próxima ao centro de gravidade da ave; e uma circulação de alta pressão eficiente.

As aves têm visão aguçada, boa audição e excelente coordenação para o voo. Os rins produzem ácido úrico como o principal excreta nitrogenada.

As aves voam pela aplicação dos mesmos princípios aerodinâmicos que uma aeronave e utilizam equipamentos similares: asas para ascensão, sustentação e propulsão; uma cauda para controle de pouso e pilotagem; e fendas nas asas para controle de voo em baixa velocidade. A incapacidade de voo nas aves não é incomum e evoluiu, independentemente, em várias ordens, normalmente em ilhas onde não existem predadores terrestres; no entanto, todas são derivadas de ancestrais voadores. Foram propostas as hipóteses arbórea e cursora para a origem do voo. A hipótese arbórea, atualmente preferida pelos zoólogos, propõe que as asas foram usadas, primeiramente, para planar a partir das árvores e, mais tarde, modificadas para o voo batido.

A migração das aves refere-se a movimentos regulares entre locais de nidificação no verão e regiões de invernada. Pelo fato de as massas de terra estarem concentradas no Hemisfério Norte, a maioria das aves migra em direção norte na primavera e sul no outono. Muitos artifícios são utilizados para navegação durante a migração, incluindo usar pontos geográficos, a posição do sol, pelas estrelas ou pelos campos magnéticos da Terra.

O comportamento social altamente desenvolvido das aves é manifestado em exibições ativas de corte, seleção do companheiro, comportamento territorial, incubação dos ovos e cuidado com os filhotes. A maioria das aves tem sistema de acasalamento monogâmico social, embora cópulas extraconjugais sejam comuns. Os filhotes eclodem em vários níveis de desenvolvimento; filhotes altriciais são nus e desprotegidos, enquanto os precoces são emplumados e capazes de caminhar e alimentar-se.

Questões de revisão

1. Explique o significado da descoberta de *Archaeopteryx*. Por que esse fóssil demonstra, além da dúvida razoável, que as aves são agrupadas filogeneticamente com dinossauros?
2. Adaptações especiais das aves contribuem para duas características fundamentais para o voo: mais potência e menos peso. Explique como cada uma das adaptações a seguir contribui para uma ou ambas dessas duas características fundamentais: penas, esqueleto, distribuição muscular, sistema digestivo, sistema circulatório, sistema respiratório, sistema excretor e sistema reprodutor.
3. Como as aves marinhas liberam o excesso de sal?
4. De que maneira os ouvidos e os olhos das aves são especializados para as necessidades do voo?
5. Explique como a asa das aves produz ascensão? Quais características ajudam a evitar o estol em voos de velocidades baixas? Que características auxiliam a diminuir o arrasto?
6. Descreva quatro formas básicas de asas das aves. Como se correlaciona a forma da asa com velocidade do voo e capacidade de manobra?
7. Compare as hipóteses arbórea e cursora sobre a origem do voo das aves.
8. Quais são as vantagens da migração sazonal para as aves?
9. Descreva os diferentes recursos de navegação que as aves podem utilizar nas migrações de longas distâncias.
10. Quais são algumas das vantagens da agregação social entre as aves?
11. Mais de 90% de todas as espécies de aves são monogâmicas. Explique por que a monogamia é muito mais comum entre as aves do que entre os mamíferos.
12. Descreva, brevemente, exemplos de poliginia e de poliandria entre as aves.
13. Por que uma ave “monogâmica” pode procurar cópula extraconjugal?
14. Defina os termos precoce e altricial e como eles se relacionam com as aves.
15. Forneça alguns exemplos de como as atividades humanas têm afetado as populações de aves.

Para aprofundar seu raciocínio. As estratégias e comportamentos reprodutivos são mais bem conhecidos nas aves do que em qualquer outro grupo de vertebrados. Por quê?

Referências selecionadas

Ackerman, J. 1998. Dinosaurs take wing. Nat. Geog. **194(1):**74-99. *Sinopse lindamente ilustrada da evolução dos dinossauros às aves*.

Bennet, P. M., and I. E. F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction. Oxford, UK, Oxford University Press. *Uma abordagem filogenética para compreender como a seleção natural e sexual levou à incrível diversidade de sistema de acasalamento de aves*.

Brooke, M., and T. Birkhead (eds.). 1991. The Cambridge encyclopedia of ornithology. New York, Cambridge University Press. *Abordagem abrangente e ricamente ilustrada que inclui uma pesquisa de todas as ordens de aves modernas*.

Elphick, J. (ed.). 1995. The atlas of bird migration: tracing the great journeys of the world's birds. New York, Random House. *Uma coleção de mapas ricamente ilustrada de áreas de invernação e procriação de aves, rotas de migração e muitos fatos sobre a jornada de migração de cada ave*.

Emlen, S. T. 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird. Sci. Am. **233:**102-111 (Aug.). *Descreve a pesquisa fascinante com pássaros índigos, revelando sua habilidade de trafegar pelo centro da rotação celeste à noite*.

Feduccia, A. 1999. The origin and evolution of birds, ed. 2. New Haven, Yale University Press. *Um sucessor atualizado de* The Age of Birds *(1980) do mesmo autor, mas mais abrangente; rica fonte de informações sobre as relações evolutivas das aves*.

Gill, F. B. 2006. Ornithology, ed. 3. New York, W. B. Freeman and Company. *Texto de ornitologia popular, abrangente e preciso*.

Mora, C. V., M. Davison, J. M. Wild, and M. W. Walker. 2004. Magnetoreception and its trigeminal mediation in the homing pigeon. Nature **432:**508-511. *Os pombos podem discriminar a presência e a ausência de uma anomalia magnética*.

Padian, K., and L. M. Chiappe. 1998. The origin of birds and their flight. Sci. Am. **279:**38-47 (Feb.). *Os autores argumentam que as aves evoluíram de pequenos dinossauros predadores que viviam no solo*.

Proctor, N. S., and P. J. Lynch. 1998. Manual of ornithology: avian structure and function. New Haven, Connecticut, Yale University Press. *Texto de ornitologia bastante ilustrado*.

Prum, R. O., and A. H. Brush. 2003. Which came first, the feather or the bird? Sci. Am. **288(3):**84-93. *A evolução das penas é incrivelmente semelhante a seu desenvolvimento*.

Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, Yale University Press. *Uma aplicação abrangente dos experimentos de hibridação de DNA para solução do problema da filogenia aviária*.

Videler, J. J. 2006. Avian flight. Oxford, U.K., Oxford Univ. Press. *Uma introdução atualizada a todos os aspectos do voo das aves e controvérsias específicas relacionadas a sua origem*.

Waldvogel, J. A. 1990. The bird's eye view. Am. Sci. **78:**342-353 (July–Aug.). *As aves possuem habilidades visuais não possuídas pelos seres humanos. Então como podemos saber o que eles realmente veem?*

Wellnhofer, P. 1990. Archaeopteryx. Sci. Am. **262:**70-77 (May). *Descrição do talvez mais importante fóssil já descoberto*.

* N.R.T.: Função de uma estrutura existente modificada sem pressão da seleção natural.

[1]De Brown, L. 1970. *Eagles*, New York, Arco Publishing.

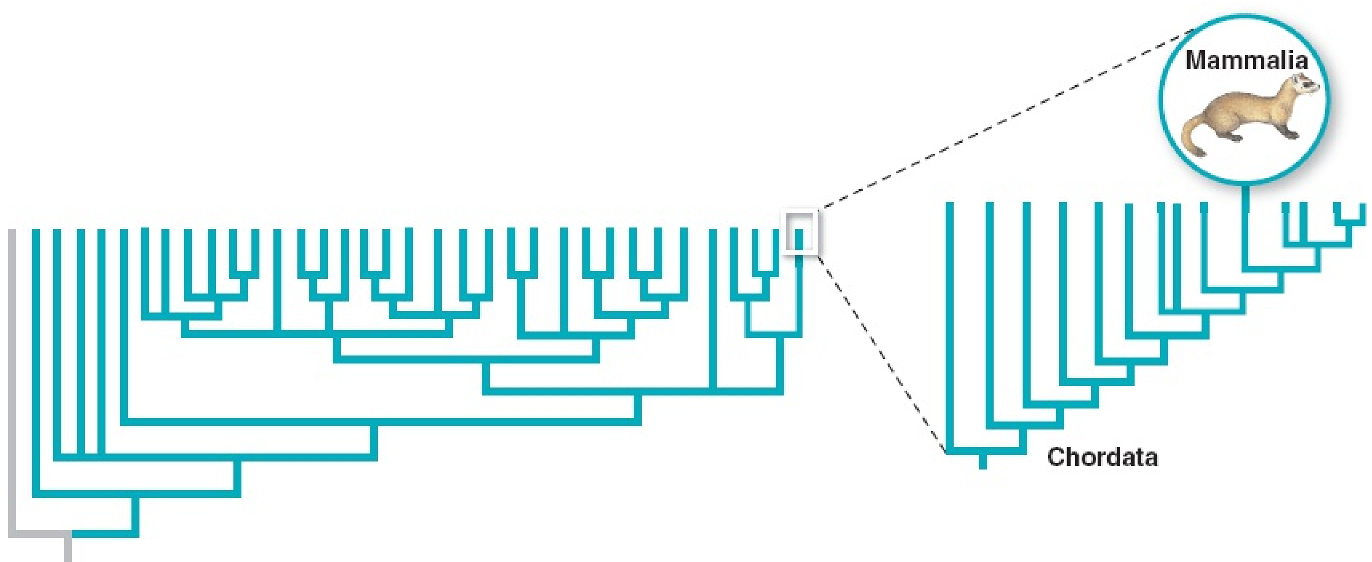
CAPÍTULO 28

Mamíferos



Urso-pardo jovem, *Ursus arctos horribilis*.

- **FILO CHORDATA**
  - Classe Mammalia



Pelos reveladores

Os pelos surgiram em um ancestral comum a todos os mamíferos e estão presentes em diferentes graus em todas as espécies que descendem daquele ancestral. Os pelos são, portanto, diagnósticos para os mamíferos; salvo em algumas condições

patológicas, todos os mamíferos têm pelos em alguma fase de suas vidas, e eles não ocorrem em nenhum outro organismo atual. Mesmo os mamíferos atuais aparentemente sem pelos, como as baleias, geralmente têm alguns pelos no corpo. Os pelos dos mamíferos têm passado por numerosas modificações adaptativas para usos diversos. Os mamíferos os usam para camuflagem, para sinalizar comportamentos, para isolar-se da água e para flutuar; seus pelos podem servir como vibrissas sensoriais no focinho ou espinhos pontiagudos. Talvez sua função mais importante seja o isolamento térmico, que ajuda a manter uma temperatura corporal alta e constante em todos os climas, e, assim, a sustentar os altos níveis de atividade.

Os mamíferos estão entre os animais mais ativos, exibindo velocidade e capacidade de manter esforço por longos períodos de tempo em *habitats* aquáticos, aéreos e terrestres. Eles mantêm essa atividade em quase todas as condições ambientais, incluindo as baixas temperaturas da noite, desertos escaldantes, oceanos polares e invernos gélidos. Embora os pelos sejam talvez a característica mais óbvia dos mamíferos, uma série de outras inovações evolutivas sustentam sua diversificação. Essas inovações únicas incluem um conjunto de ossos da orelha média para a transmissão de sons à orelha interna, glândulas mamárias para alimentar os filhotes, um cérebro grande com revestimento único do encéfalo (o neocórtex), um diafragma para ventilação eficiente dos pulmões e adaptações para um sentido de olfato altamente desenvolvido. A maioria dos mamíferos tem uma placenta intrauterina vascular para alimentar o embrião, dentes e músculos das mandíbulas, especializados para processar o alimento, e um modo de andar ereto para locomoção rápida e eficiente.

Os mamíferos, com seu sistema nervoso altamente desenvolvido e suas numerosas adaptações, ocupam praticamente todos os ambientes da Terra capazes de sustentar a vida. Embora não constituam um grupo grande (cerca de 5.700 espécies, em comparação às mais de 10.000 espécies de aves, 28.000 espécies de peixes e 1.100.000 espécies de insetos), a classe Mammalia (L. *mamma*, seio) está entre os grupos biologicamente mais diferenciados no reino animal. Os mamíferos são extraordinariamente diversos quanto ao tamanho, forma e função. Seu tamanho pode variar de apenas 2 g, peso do pequeno morcego *Craseonycteris thonglongyai* da Tailândia, a mais de 170 toneladas, nas baleias-azuis.

Mais do que qualquer outro animal, os mamíferos são alvo da atividade humana. Nós domesticamos vários mamíferos para que nos servissem de alimento e vestimenta, para utilizá-los como animais de carga e mantê-los como animais de estimação. A cada ano, usamos milhões de mamíferos em pesquisas biomédicas. Nós introduzimos mamíferos em novos *habitats* e exterminamos as populações de mamíferos em seus *habitats* nativos. Em 2012, 643 espécies de mamíferos foram consideradas “criticamente ameaçadas” ou “ameaçadas” pela União Internacional para Conservação da Natureza e Recursos Naturais (IUCN – International Union for Conservation of Nature), incluindo muitos morcegos, cetáceos, felinos e primatas.

Como o nosso bem-estar tem sido e continua a ser estreitamente relacionado com o de outros mamíferos, devemos lutar para preservar suas populações e ambientes naturais.

ORIGEM E EVOLUÇÃO DOS MAMÍFEROS

A descendência evolutiva dos mamíferos desde seus primeiros ancestrais amniotas é talvez a transição mais bem documentada da história dos vertebrados. A partir do registro fóssil, podemos seguir a evolução de mamíferos endotérmicos e recobertos por pelos ao longo de 150 milhões de anos, desde os seus pequenos ancestrais, ectotérmicos e sem pelos. As estruturas cranianas e, em particular, os dentes são os fósseis mais abundantes, e é principalmente a partir dessas estruturas que podemos identificar a descendência evolutiva dos mamíferos.

A estrutura do teto craniano permite-nos identificar três grupos principais de amniotas que divergiram durante o período Carbonífero da Era Paleozoica: **sinápsidos, anápsidos** e **diápsidos** (ver Figura 26.2). O grupo dos sinápsidos, que inclui os mamíferos e seus parentes próximos extintos, tem um par de aberturas temporais no crânio, associadas à fixação dos músculos das mandíbulas. Os sinápsidos foram o primeiro grupo de amniotas a diversificar-se amplamente em *habitats* terrestres.

Os primeiros sinápsidos diversificaram-se amplamente em formas herbívoras e carnívoras, denominadas em conjunto como **pelicossauros** (Figuras 28.1 e 28.2). Esses primeiros sinápsidos eram os maiores e mais comuns amniotas do período Permiano Inferior. Os pelicossauros assemelham-se aos lagartos quanto à aparência externa geral, mas essa semelhança é enganosa. Os pelicossauros não são parentes próximos dos lagartos, que são diápsidos (Capítulo 26), e também não formam um grupo monofilético. De um grupo inicial de pelicossauros carnívoros surgiram os **terápsidos** (Figura 28.2), o único grupo de sinápsidos que sobreviveu após a Era Paleozoica. Os terápsidos desenvolveram um modo de andar ereto e eficiente, com os membros verticalmente posicionados abaixo do corpo, em vez de estendidos aos lados do corpo, como nos lagartos e

primeiros pelicossauros. Com a menor estabilidade causada pelo distanciamento do corpo do solo, o centro de coordenação muscular do cérebro, o cerebelo, assumiu um papel mais importante. As mudanças na morfologia do crânio e nos músculos adutores da mandíbula aumentaram a eficiência com que os terápsidos se alimentavam. Os terápsidos diversificaram-se em várias formas herbívoras e carnívoras; entretanto, a maioria dessas primeiras formas desapareceu durante a grande extinção ocorrida no final do período Permiano. Os pelicossauros e os terápsidos foram anteriormente chamados “répteis semelhantes a mamíferos”, mas esse termo é inapropriado porque esses animais não fazem parte do clado Reptilia (Capítulo 26).

Um grupo de terápsidos que sobreviveu até a Era Mesozoica foi o dos **cinodontes**. Os cinodontes tinham várias características associadas a uma taxa metabólica alta: musculatura das mandíbulas forte e especializada, permitindo uma mordida mais forte; dentes **heterodontes**, possibilitando melhor processamento dos alimentos e uso de alimentos diversos (Figura 28.3); **ossos turbinados** na cavidade nasal, auxiliando na retenção do calor corporal (Figura 28.4); e um palato secundário (Figura 28.4), possibilitando que o animal respire e, ao mesmo tempo, segure uma presa na boca ou mastigue o alimento. O palato secundário foi importante para a subsequente evolução dos mamíferos por permitir que os filhotes respirem enquanto mamam. A perda das costelas lombares nos cinodontes está correlacionada com o desenvolvimento de um **diafragma** e pode também ter proporcionado maior flexibilidade dorsoventral da coluna vertebral. Entre os diversos clados de cinodontes (Figura 28.2), um pequeno grupo de carnívoros, denominado tritelodontídeos, é o que mais se assemelha aos mamíferos, compartilhando com eles várias características derivadas do crânio e dos dentes.

Os primeiros mamíferos do período Triássico Superior eram animais pequenos do tamanho de um camundongo ou musaranho, com crânios grandes, mandíbulas redesenhadas e um novo tipo de dentição, denominada **difiodonte**, em que os dentes são trocados apenas 1 vez (dentição decídua e dentição permanente). Esse padrão é distinto do padrão ancestral amniota de troca contínua dos dentes ao longo da vida (dentição polifiodonte). Uma das transformações evolutivas mais impressionantes envolveu os três ossos da orelha média, o martelo, a bigorna e o estribo, que têm como função transmitir vibrações sonoras nos mamíferos (ver Capítulo 33). O estribo, homólogo à columela ou hiomandíbula de outros vertebrados, já exercia uma função na audição nos primeiros sinápsidos. O martelo e a bigorna originaram-se do articular e do quadrado, respectivamente, dois ossos que anteriormente serviram para articulação das mandíbulas, mas reduziram-se em tamanho (melhor para transmitir vibrações sonoras) e foram realocados na orelha média (Figura 28.3). Uma nova articulação das mandíbulas formou-se entre os ossos dentário e esquamosal (temporal). Essa articulação dentário-esquamosal é a característica diagnóstica para os mamíferos fósseis.

Os primeiros mamíferos quase certamente eram endotérmicos, embora sua temperatura corporal deva ter sido um tanto mais baixa que a dos mamíferos placentários atuais. Os pelos foram essenciais para o isolamento térmico, e sua presença implica que glândulas sebáceas e sudoríparas devam ter surgido na mesma época para lubrificar a pelagem e facilitar a termorregulação. O registro fóssil nada nos diz sobre o aparecimento das glândulas mamárias, mas essas glândulas devem ter surgido antes do fim do período Triássico. Os filhotes dos primeiros mamíferos provavelmente eclodiam de ovos, imaturos e totalmente dependentes do leite, do calor e da proteção da mãe. Essa forma de reprodução ocorre atualmente apenas nos **monotremados** (um subgrupo de mamíferos que abrange as equidnas e o ornitorrinco).

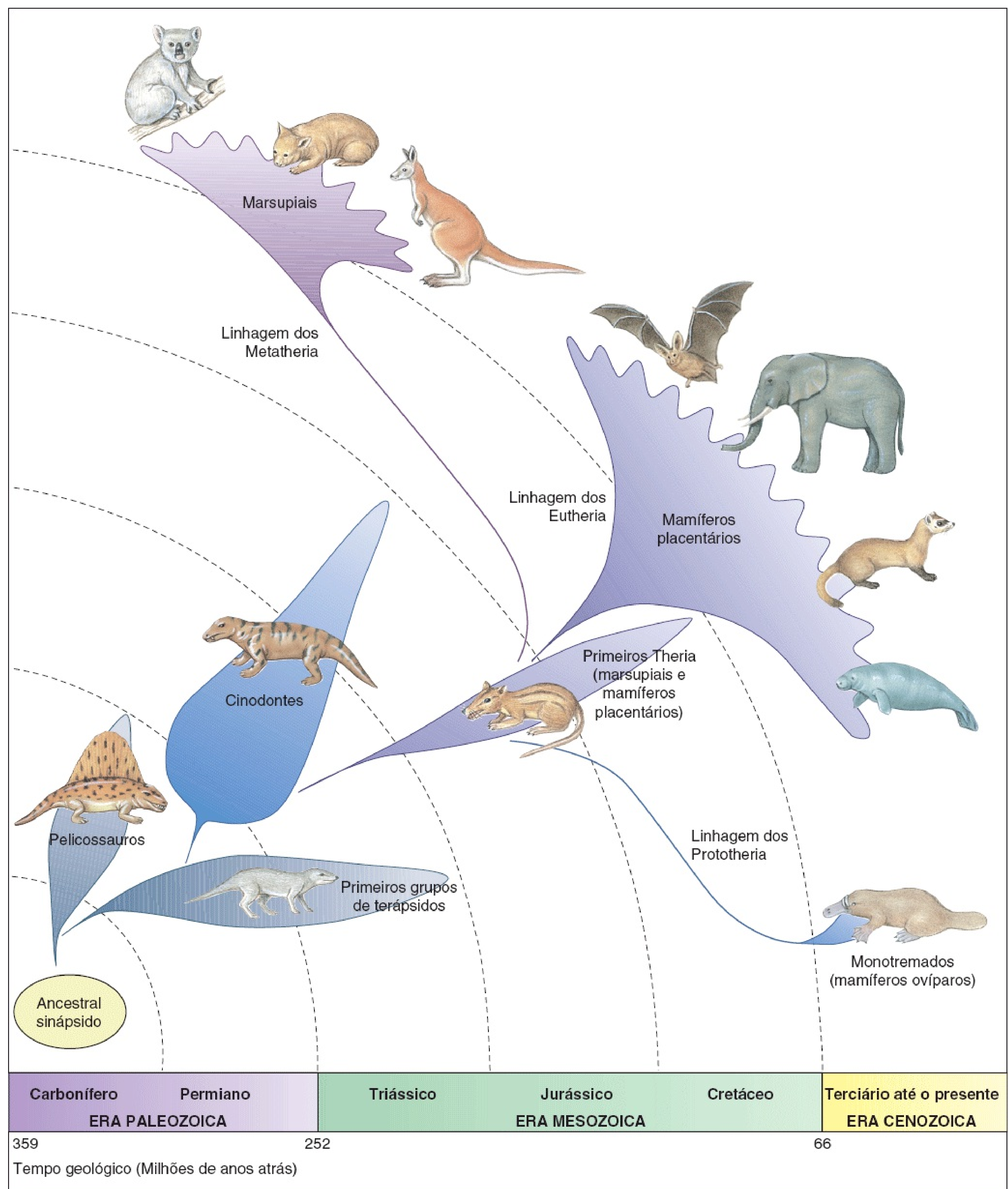


Figura 28.1 Evolução dos principais grupos de sinápsidos. A linhagem dos sinápsidos, caracterizada por aberturas temporais laterais no crânio, teve início com os pelicossauros, os primeiros amniotas do período Permiano. Os pelicossauros diversificaram-se amplamente e sofreram modificações nas mandíbulas, dentes e forma do corpo, que prenunciaram diversas características dos mamíferos. Essas tendências continuaram em

seus sucessores, os terápsidos, especialmente nos cinodontes. Uma linhagem de cinodontes deu origem, no período Triássico aos primeiros mamíferos. As evidências fósseis indicam que todos os três grupos de mamíferos atuais – monotremados, marsupiais e placentários – derivaram da mesma linhagem cinodonte. A grande diversificação das ordens atuais de mamíferos placentários ocorreu durante os períodos Cretáceo e Terciário.

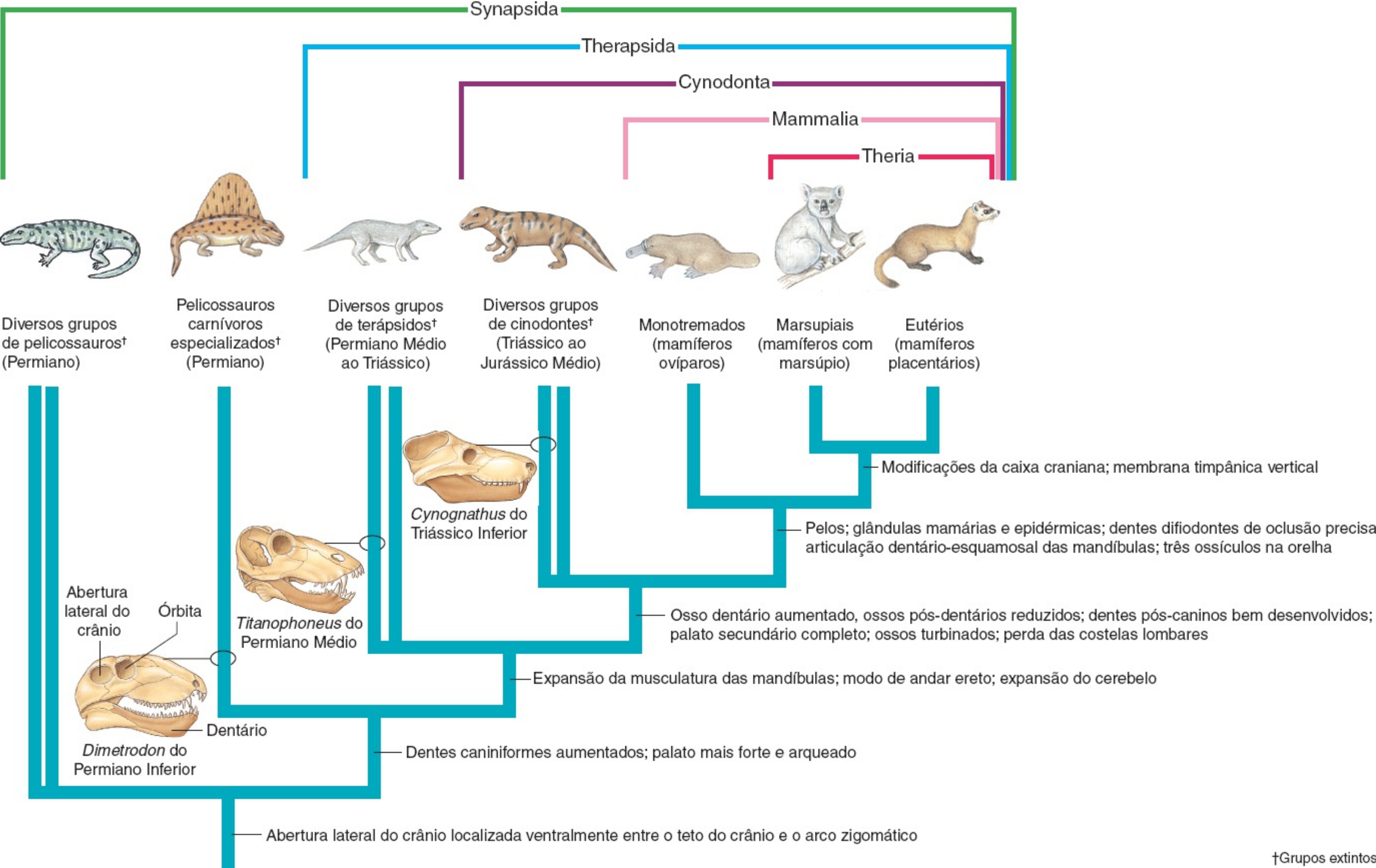


Figura 28.2 Cladograma simplificado dos sinápsidos, enfatizando as origens de características importantes dos mamíferos. Os crânios mostram aumento progressivo do tamanho do osso dentário em relação a outros ossos do maxilar e maior heterodontia.

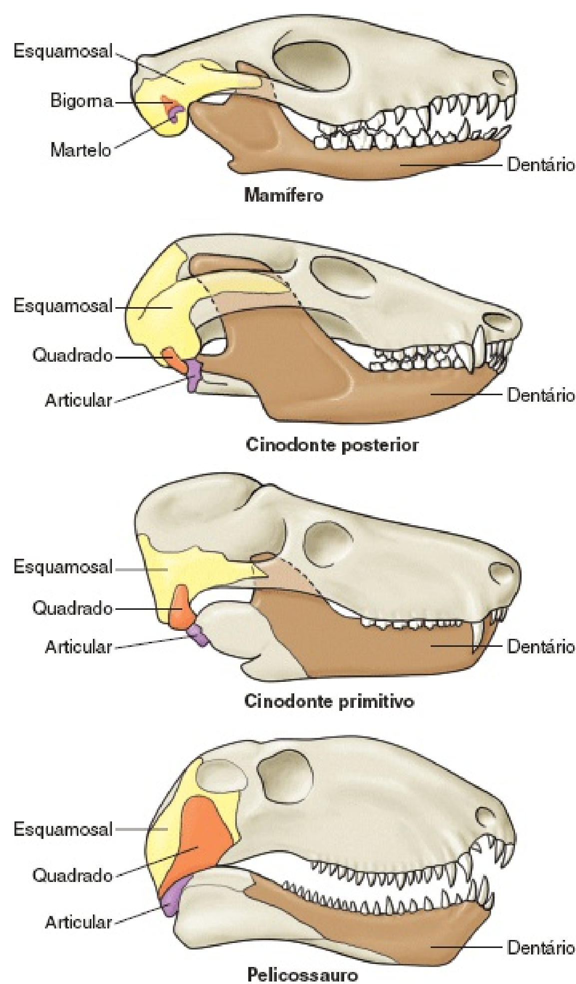


Figura 28.3 Evolução da articulação das mandíbulas e dos ossos da orelha média nos ancestrais dos mamíferos. A articulação das mandíbulas nos primeiros sinápsidos, os pelicossauros, dava-se entre os ossos articular e quadrado. Uma nova articulação entre os ossos dentário e esquamosal surgiu na linhagem cinodonte relacionada com os mamíferos. Nos mamíferos, o articular e o quadrado não mais funcionam na articulação das mandíbulas, em vez disso transmitem vibrações sonoras na orelha média como o martelo e a bigorna.

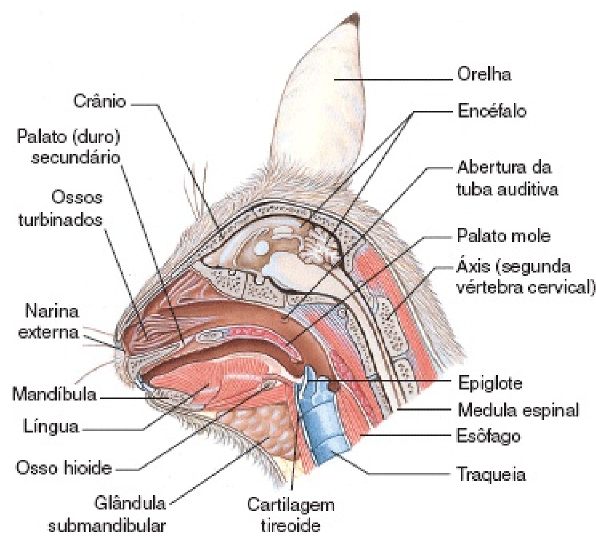


Figura 28.4 Seção sagital da cabeça de um coelho. O palato secundário, que é composto por regiões ósseas (duras) e não ósseas (moles), separa as rotas do ar (dorsal) e do alimento (ventral).

Estranhamente, os primeiros mamíferos do Triássico Superior, apesar de terem desenvolvido quase todos os novos atributos dos mamíferos atuais, tiveram que aguardar outros 150 milhões de anos para atingir sua grande diversidade. Enquanto os dinossauros tornaram-se diversos e abundantes, todos os grupos de sinápsidos, com exceção dos mamíferos, extinguiram-se. Os mamíferos sobreviveram, inicialmente, como criaturas semelhantes a musaranhos, provavelmente noturnas. Então, durante o período Cretáceo, mas especialmente durante o Eoceno, que teve início há cerca de 58 milhões de anos, os mamíferos começaram a diversificar-se rapidamente. A grande diversificação de mamíferos na Era Cenozoica é em parte

atribuída aos vários *habitats* que ficaram desocupados com a extinção de muitos grupos de diápsidos no fim do período Cretáceo. Essa diversificação quase certamente foi promovida pelo fato de os mamíferos serem ágeis, endotérmicos, inteligentes, adaptáveis e vivíparos, protegendo e alimentando os filhotes com seu próprio leite, e, desse modo, afastando o risco de ovos vulneráveis colocados em ninhos.

Os mamíferos atuais dividem-se em dois clados: os monotremados e os Theria (Figura 28.2). O clado Theria engloba os marsupiais (metatérios) e os placentários (eutérios). Existem 29 ordens de mamíferos atuais: uma ordem de monotremados, sete ordens de marsupiais e 21 ordens de placentários. Uma classificação completa é apresentada mais adiante.

Descobertas fósseis e análises cladísticas recentes lançaram luz sobre a origem das baleias (ordem Cetacea) e ilustram a importância de usar evidências fósseis e moleculares para responder a questões filogenéticas. Embora a visão tradicional associasse as baleias a um grupo extinto de criaturas semelhantes a lobos denominados mesoniquídeos, análises moleculares de espécies atuais situaram as baleias como o grupo-irmão dos hipopótamos, dentro da ordem dos mamíferos ungulados com número par de dedos (Artiodactyla). Descobertas fósseis recentes no Paquistão e em outros lugares fornecem um registro praticamente ininterrupto da evolução inicial das baleias. São de particular importância os restos de ossos do tornozelo, que são diagnósticos para os artiodáctilos. As primeiras baleias têm o astrágalo (um osso do tornozelo) em forma de polia, o que associa claramente as baleias aos artiodáctilos. Análises cladísticas recentes, combinando dados fósseis e de DNA, sustentam a posição das baleias como grupo-irmão dos hipopótamos.

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS E FUNCIONAIS DOS MAMÍFEROS

Tegumento e seus derivados

A pele dos mamíferos e, particularmente, suas modificações os distinguem como um grupo. A pele é fortemente moldada pelo modo de vida do animal, como a interface entre o animal e seu ambiente. De modo geral, a pele é mais grossa nos mamíferos do que em outras classes de vertebrados, apesar de ser composta por **epiderme** e **derme** como em todos os vertebrados (Figura 28.5). A epiderme é mais fina nas partes em que é bem protegida por pelos, mas, em locais sujeitos a muito contato e uso, como a palma das mãos ou a sola dos pés, a camada mais externa torna-se mais espessa com **queratina**, uma proteína fibrosa que também constitui as unhas, garras, cascos e pelos.

Pelos

Os pelos são particularmente característicos dos mamíferos, embora os seres humanos não sejam criaturas com muitos pelos e os pelos nas baleias estejam restritos a poucas cerdas sensoriais no focinho. O pelo cresce de um folículo piloso que, embora tenha origem na epiderme, está imerso na camada dérmica da pele (Figura 28.5). O pelo cresce continuamente através da rápida proliferação de células no folículo. À medida que a haste do pelo é empurrada para cima, novas células são afastadas de sua fonte de nutrição e morrem preenchidas com queratina. Desse modo, os pelos verdadeiros, encontrados apenas nos mamíferos, são compostos por células epidérmicas mortas cheias de queratina.

Os mamíferos têm caracteristicamente dois tipos de pelos formando sua **pelagem**: (1) os **subpelos**, densos e macios, que proporcionam isolamento térmico, e (2) os **pelos-guarda**, ásperos e mais longos, que protegem contra o desgaste e são responsáveis pela coloração. Os subpelos retêm uma camada isolante de ar. Nos mamíferos aquáticos, como focas, lontras e castores, são tão densos que é quase impossível molhá-los. Na água, os pelos-guarda se tornam molhados e aderem uns aos outros, formando um cobertor de proteção sobre os subpelos.

Características da Classe Mammalia

- Orelhas externas carnudas (***pinna***); **endotérmico**
- Corpo em grande parte recoberto por **pelos**, embora em quantidade reduzida em alguns casos; **glândulas sudoríparas**, **odoríferas**, **sebáceas** e **mamárias** presentes; pele sobre uma espessa camada de gordura
- Crânio com **dois côndilos occipitais**; maxilar formado por um **único osso (dentário);** articulação das mandíbulas entre os ossos esquamosal e dentário; **sete vértebras cervicais** (exceto em preguiças [desdentadas] e peixes-boi); **ossos pélvicos fusionados**
- **Dentição difiodonte**; dentição **heterodonte** na maioria dos casos
- Encéfalo altamente desenvolvido, especialmente o **córtex cerebral** (camada superficial do cérebro); 12 pares de nervos cranianos

- Olfato muito desenvolvido; orelha média com **três ossículos** (martelo, bigorna, estribo)
- Sexos separados; fertilização interna; órgãos reprodutivos constituídos por **pênis**, testículos em um **escroto**; determinação sexual por cromossomos (macho é heterogamético)
- Membranas fetais de **âmnio, córion** e **alantoide;** a maioria dos **vivíparos** possuem **embriões** que se desenvolvem no **útero** através de **ligação placentária**, exceto nos monotremados, que são **ovíparos**; filhotes alimentados através do **leite produzido pelas glândulas mamárias**
- Sistema excretor com **rins metanéfricos** e ureteres que, em geral, se abrem em uma bexiga; ureia é o principal resíduo nitrogenado
- Pulmões com área de superfície elevada dos **alvéolos** e ventilados por **aspiração**; laringe presente; **palato secundário** separa a passagem do ar e do alimento (Figura 28.4); **diafragma** muscular ventila os pulmões; **ossos turbinados** convolutos na cavidade nasal para aquecer e umidificar o ar inspirado
- Coração com dois átrios e dois ventrículos; **circuitos sistêmico e pulmonar separados**; **arco aórtico esquerdo persistente**; e eritrócitos anucleados bicôncavos

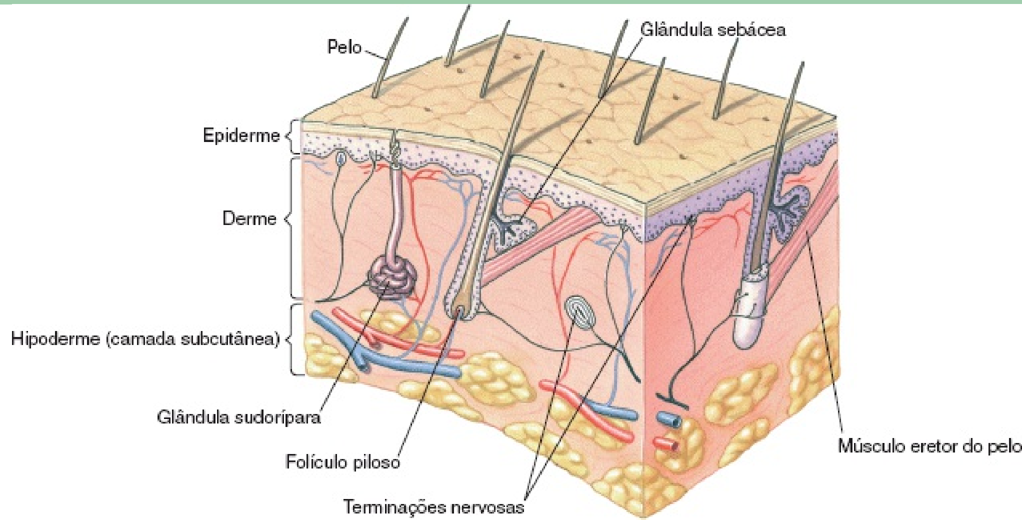


Figura 28.5 Estrutura da pele humana (epiderme e derme) e hipoderme, mostrando pelos e glândulas.

Quando o pelo atinge determinado comprimento, para de crescer. Normalmente, permanece no folículo até que o crescimento de um novo pelo tenha início, e então cai. Na maioria dos mamíferos, há trocas periódicas da pelagem inteira. Nos seres humanos, o cabelo cai e é reposto durante toda a vida (embora homens calvos sirvam de confirmação de que essa reposição nem sempre é garantida!).

O pelo é mais do que um fio de queratina. Ele é composto por três camadas: a medula ou cerne no centro do pelo, o córtex com grânulos de pigmento próximo à medula, e a cutícula externa composta por escamas sobrepostas. Os pelos de diferentes mamíferos variam consideravelmente em sua estrutura. Eles podem ter córtex pouco desenvolvido, como os pelos frágeis dos veados, ou podem ter a medula pouco desenvolvida, como os pelos ocos e cheios de ar do carcaju. Os pelos dos coelhos e de alguns outros mamíferos se entrelaçam quando comprimidos. Os pelos ondulados, como o dos carneiros, crescem de folículos recurvados.

Alguns mamíferos, como as raposas e focas, trocam a pelagem todo verão. A maioria dos mamíferos tem duas trocas anuais: uma na primavera e outra no outono. As pelagens de verão são sempre muito mais finas que as de inverno e, em alguns mamíferos, podem ter cores diferentes. Vários mustelídeos do Hemisfério Norte, como as doninhas, têm pelagem branca no inverno e castanha no verão. No passado, levantou-se a hipótese de que a pelagem interna branca dos animais das regiões árticas conservasse o calor do corpo por reduzir a perda por irradiação; mas, na verdade, tanto as pelagens escuras quanto as brancas irradiam calor igualmente bem. A pelagem branca de inverno dos animais dessas regiões frias serve simplesmente como camuflagem em uma terra coberta de neve. A lebre-americana da América do Norte tem três pelagens ao longo do ano: a pelagem branca do inverno é substituída pela cinza-acastanhado do verão, e esta é trocada no outuno por uma pelagem mais cinza, que logo cai, revelando por baixo os pelos brancos do inverno (Figura 28.6). A pelagem branca dos mamíferos das regiões árticas no inverno não deve ser confundida com albinismo, causado por um gene recessivo que bloqueia a formação de pigmentos (melanina). Os albinos têm olhos vermelhos e pele rosada, ao passo que os animais das regiões árticas em suas

pelagens de inverno têm olhos escuros e, muitas vezes, as pontas das orelhas, do nariz e da cauda também escuros.

A maioria dos mamíferos tem colorações sombrias que ajudam a disfarçar sua presença. Frequentemente, eles apresentam uma coloração acinzentada ou um padrão disruptivo que os tornam inconspícuos em seu ambiente. São exemplos as manchas dos leopardos e dos filhotes de veados e as listras dos tigres. Já o cangambá anuncia sua presença através de uma coloração conspícua de aviso.

Os pelos dos mamíferos sofreram modificações para atender a diferentes propósitos. As cerdas dos porcos selvagens, os espinhos dos porcos-espinhos e espécies aparentadas, e as vibrissas nos focinhos da maioria dos mamíferos são exemplos dessas modificações. As **vibrissas**, comumente chamadas de "bigodes", são na verdade pelos sensoriais que proporcionam um sentido tátil a muitos mamíferos. O mais leve movimento de uma vibrissa gera impulsos em terminações nervosas, que chegam a áreas sensoriais especiais no encéfalo. As vibrissas são particularmente longas nos mamíferos noturnos e fossoriais.



Figura 28.6 A lebre-americana, *Lepus americanus*, em **A**, pelagem castanha de verão e, **B**, pelagem branca de inverno. No inverno, um crescimento extra de pelos nas patas traseiras aumenta a sustentação do animal na neve. As lebres-americanas são habitantes comuns da taiga e presas importantes para linces, raposas e outros carnívoros. Ordem Lagomorpha, família Leporidae.

Porcos-espinhos, ouriços, equidnas e alguns outros mamíferos desenvolveram uma armadura de espinhos efetiva e perigosa. Quando acuado, o porco-espinho norte-americano vira de costas para seu perseguidor e o ataca com sua cauda recoberta de espinhos. Esses espinhos, presos frouxamente, quebram-se na base quando penetram na pele e, com a ajuda de ganchos de pontas viradas para trás, penetram profundamente nos tecidos. Os cães são vítimas frequentes (Figura 28.7), mas a marta pescadora, o glutão e o lince vermelho conseguem virar o porco-espinho de barriga para cima, expondo a parte inferior vulnerável.



Figura 28.7 Cães são vítimas frequentes dos poderosos espinhos do porco-espinho. A menos que sejam removidos (em geral por um veterinário), os espinhos continuarão a penetrar cada vez mais fundo nos tecidos, provocando grande sofrimento e podendo até levar à morte.

Cornos e chifres

Vários tipos de cornos ou estruturas semelhantes são encontrados nos mamíferos. Os **cornos verdadeiros**, encontrados em membros da família Bovidae (p. ex., carneiros e vacas), são revestimentos ocos de epiderme queratinizada envolvendo uma

parte central óssea que se projeta do crânio (ver Figura 29.3). Os cornos verdadeiros não são trocados, não são ramificados (embora possam ser muito recurvados), crescem continuamente e ocorrem nos dois sexos.

Os **chifres** dos cervos e veados da família Cervidae são ramificados e compostos por ossos sólidos quando maduros. Durante seu crescimento anual na primavera, desenvolvem-se sob uma cobertura de pele macia altamente vascularizada denominada **veludo** (Figura 28.8). Excetuando-se os caribus (ver Figura 28.14A), apenas os machos das espécies produzem chifres. Quando o crescimento dos chifres está completo, um pouco antes da estação reprodutiva de outono, os vasos sanguíneos contraem-se e o macho adulto remove o veludo esfregando seus chifres contra árvores. Os chifres caem após a estação reprodutiva. Os novos brotos aparecem alguns meses mais tarde para formar um novo par. No decorrer de vários anos, cada novo par de chifres é maior e mais elaborado do que o anterior. O crescimento anual dos chifres requer o metabolismo de minerais, porque durante a estação de crescimento, um alce mais velho precisa acumular 25 kg de sais de cálcio de sua dieta herbívora.

Os chifres dos antilocapras (família Antilocapridae) são semelhantes aos cornos verdadeiros dos bovídeos, a não ser pelo fato de que a porção queratinizada é bifurcada e descartada anualmente. Os cornos das girafas são semelhantes aos chifres, porém retêm sua cobertura tegumentar e não são trocados. O corno dos rinocerontes consiste em filamentos queratinizados semelhantes a pelos, que nascem de papilas dérmicas e são cimentados uns aos outros; tais estruturas não se prendem ao crânio.

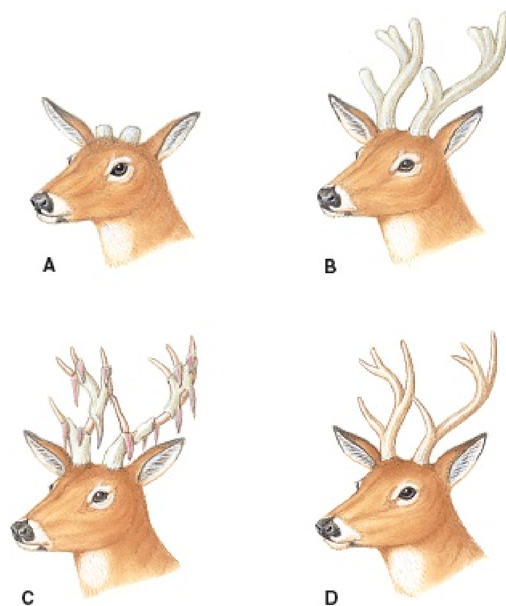


Figura 28.8 Crescimento anual dos chifres de veados-machos. **A.** Os chifres iniciam seu crescimento no final da primavera, sob estímulo das gonadotropinas da hipófise. **B.** Os ossos crescem rapidamente até que um rápido aumento na produção de testosterona (Capítulo 7) pelos testículos interrompa o crescimento. **C.** A pele (veludo) morre e se desprende. **D.** Os níveis de testosterona atingem o pico durante a estação reprodutiva no outono. Os chifres caem em janeiro, assim que decrescem os níveis de testosterona.

O comércio de partes do rinoceronte, em especial de seus cornos, tem levado os rinocerontes asiáticos e africanos à beira da extinção. O corno do rinoceronte é considerado valioso na China como agente para reduzir a febre, para tratar doenças do coração, do fígado e da pele, e como afrodisíaco no norte da Índia. Esses supostos valores medicinais são totalmente desprovidos de bases farmacológicas. Até recentemente, os cornos de rinoceronte, no entanto, eram usados principalmente para confeccionar cabos de adagas cerimoniais, as *jambiyas*, no Oriente Médio. Entre 1970 e 1997, cornos provenientes de 22.350 rinocerontes foram importados apenas pelo Iêmen do Norte. Graças a esforços na educação, o corno do rinoceronte não é mais usado em Iêmen; mas ainda é usado ilegalmente na China e no Vietnã. A proibição internacional tem reduzido, mas não eliminado, o comércio de cornos de rinoceronte, que agora é ilegal, mas as populações continuam sofrendo.

Glândulas

Dentre todos os vertebrados, os mamíferos têm a maior variedade de glândulas do tegumento. A maioria enquadra-se em uma das quatro classes: sudorípara, odorífera, sebácea e mamária. Todas são derivadas da epiderme (Figura 28.5).

As **glândulas sudoríparas** são glândulas tubulares, altamente espiraladas, que ocorrem em grande parte da superfície do corpo na maioria dos mamíferos (Figura 28.5). Elas não estão presentes em outros vertebrados. Há dois tipos de glândulas sudoríparas: écrinas e apócrinas. As **glândulas écrinas** secretam um fluido aquoso que, quando evapora da superfície da pele, leva consigo calor e a refresca. Na maioria dos mamíferos, as glândulas écrinas ocorrem em áreas sem pelos, especialmente nas almofadas plantares, embora, nos cavalos e em muitos primatas, estejam espalhadas por todo o corpo. Estão reduzidas ou ausentes nos roedores, coelhos e baleias. As **glândulas apócrinas** são maiores do que as glândulas écrinas e têm ductos mais longos e convolutos. Sua porção secretora enovelada encontra-se na derme, estendendo-se profundamente para dentro da hipoderme. Elas sempre se abrem em um folículo piloso ou em um lugar onde existia um pelo. As glândulas apócrinas desenvolvem-se por volta da puberdade e restringem-se (nos seres humanos) a axilas, púbis, seios, prepúcio, escroto e canais auditivos externos. Diferentemente das secreções aquosas das glândulas écrinas, as secreções apócrinas são fluidos leitosos, de cor esbranquiçada ou amarela, que secam sobre a pele formando um filme. As glândulas apócrinas não estão envolvidas na regulação de temperatura. Sua atividade está correlacionada com o ciclo reprodutivo.

As **glândulas odoríferas** ocorrem em quase todos os mamíferos, mas sua localização e função são bastante variadas. São usadas para comunicação com membros da mesma espécie, para marcar limites de territórios, para aviso ou para defesa. As glândulas produtoras de odores situam-se nas regiões orbital, metatarsal e interdigital (nos veados); atrás dos olhos e nas bochechas (lebres-assobiadoras e marmotas); no pênis (ratos-almiscarados, castores e muitos canídeos); na base da cauda (lobos e raposas); na parte de trás da cabeça (dromedário); e na região anal (cangambás, visons e doninhas). Este último tipo, de odor mais forte que os demais, abre-se através de canais para dentro do ânus, e suas secreções podem ser descarregadas vigorosamente até 2 ou 3 m de distância. Durante a estação de acasalamento, muitos mamíferos liberam odores fortes para atrair o sexo oposto. Os seres humanos também são dotados de glândulas odoríferas. Entretanto, tendemos a não gostar de nosso próprio odor, uma preocupação que estimulou a indústria lucrativa de desodorantes a fabricar uma gama infinita de sabonetes e outros produtos para disfarçar odores.

As **glândulas sebáceas** (Figura 28.5) estão geralmente associadas aos folículos pilosos, embora algumas delas sejam independentes e abram-se diretamente na superfície da pele. As células glandulares são secretadas em sua totalidade e são continuamente renovadas por divisão celular. Essas células ficam distendidas através do acúmulo de gorduras, em seguida morrem, sendo expelidas como uma mistura gordurosa, o **sebo**, para dentro do folículo piloso. Essa gordura não se torna rançosa e serve como revestimento para manter a pele e os pelos flexíveis e brilhantes. A maioria dos mamíferos tem glândulas sebáceas por todo o corpo; nos humanos são mais numerosas no couro cabeludo e na face.

As **glândulas mamárias**, que dão nome aos mamíferos, estão presentes em todas as fêmeas e, de forma rudimentar, em todos os machos. No embrião, desenvolvem-se por meio do espessamento da epiderme, que forma uma linha de leite ao longo de cada lado do abdome. Em algumas regiões dessas linhas aparecem as mamas, enquanto as demais partes desaparecem. As glândulas mamárias aumentam de tamanho na maturidade, tornando-se consideravelmente maiores durante a gestação e o subsequente aleitamento dos filhotes. Nos seres humanos, em mulheres, o tecido adiposo começa a se acumular ao redor das glândulas mamárias na puberdade, formando o seio. Na maioria dos mamíferos, o leite é secretado das glândulas mamárias pelo mamilo. Os monotremados, porém, não têm mamilos e o leite é simplesmente secretado sobre os pelos do ventre da mãe, onde os filhotes vão sugá-lo.

Alimento e alimentação

Os mamíferos exploram uma enorme variedade de fontes de alimentos; alguns requerem dietas altamente especializadas, ao passo que outros são oportunistas e prosperam com dietas diversificadas. As adaptações fisiológicas e anatômicas de um mamífero para encontrar, capturar, mastigar, engolir e digerir alimento estão intimamente ligadas a sua dieta.

Os dentes, talvez mais do que qualquer outra característica física, revelam os hábitos de vida de um mamífero (Figura 28.9). Com algumas exceções (monotremados, tamanduás e certas baleias), todos os mamíferos têm dentes e suas modificações estão relacionadas com o que o animal come.

Ao longo da evolução dos mamíferos durante a Era Mesozoica, grandes modificações ocorreram em seus dentes e mandíbulas. Diferentemente da dentição uniforme **homodonte** dos primeiros sinápsidos, os dentes dos mamíferos tornaram-se diferenciados para executar funções especializadas, como cortar, apanhar, roer, fragmentar, triturar e mastigar. A dentição

assim diferenciada é denominada **hetorodonte**. Os dentes dos mamíferos diferenciam-se em quatro tipos: **incisivos (I)**, com coroas simples e bordas afiadas, usados principalmente para pequenos cortes; **caninos (C)**, com coroas longas e cônicas, especializados para perfurar; **pré-molares (PM)** e **molares (M)**, com coroas comprimidas e uma ou mais cúspides, adaptados para cortar, esmagar e triturar. A fórmula dentária ancestral, que expressa o número de cada um dos tipos de dentes em metade das mandíbulas superior e inferior, é I 3/3, C 1/1, PM 4/4, M 3/3 = 44. Os musaranhos, alguns onívoros e os carnívoros são os que mais se aproximam desse padrão ancestral (Figura 28.9).

Diferentemente da maioria dos outros vertebrados, os mamíferos não repõem continuamente seus dentes ao longo da vida. A maioria dos mamíferos tem apenas dois conjuntos de dentes: um conjunto temporário, a dentição denominada **decídua** ou de leite, que é substituída pela dentição permanente quando o crânio já tiver crescido o suficiente para acomodar um conjunto completo. Apenas os incisivos, os caninos e os pré-molares são decíduos, os molares nunca são substituídos, e o conjunto único permanente deve durar por toda a vida.

Especializações alimentares

O aparelho alimentar, ou trófico, de um mamífero – dentes e mandíbulas, língua e trato digestivo – é adaptado a seus hábitos alimentares específicos. Os mamíferos são em geral divididos em quatro categorias tróficas básicas – insetívoros, carnívoros, onívoros e herbívoros. Contudo, muitas outras especializações alimentares surgiram entre os mamíferos, como em outros organismos atuais, e os hábitos alimentares de muitos mamíferos desafiam uma classificação exata. As principais especializações alimentares dos mamíferos são apresentadas na Figura 28.9.

Os mamíferos **insetívoros**, como os musaranhos, as toupeiras, os tamanduás e a maioria dos morcegos, são geralmente pequenos. Alimentam-se de insetos, além de uma variedade de outros pequenos invertebrados. Os insetívoros comem pouca matéria vegetal fibrosa que exige fermentação prolongada; portanto, seu trato intestinal tende a ser curto (Figura 28.10). São dotados de dentes com cúspides pontiagudas, o que lhes permite perfurar o exosqueleto ou a pele da presa. Alguns mamíferos insetívoros, como os tamanduás, não possuem dentes (Figura 28.9). Visto que muitos onívoros e carnívoros também consomem insetos, a dieta dos insetívoros distingue-se principalmente pela falta de material vegetal e de vertebrados.

Os mamíferos **herbívoros**, que se alimentam de gramíneas e de outros tipos de vegetação, formam dois grupos principais: (1) **podadores** e **pastadores**, incluindo os ungulados (mamíferos com cascos como cavalos, veados, antílopes, bois, carneiros e cabras); e (2) os **roedores**, incluindo muitos ratos e camundongos, coelhos e lebres. Nos herbívoros, os caninos estão ausentes ou são de tamanho reduzido, enquanto os molares e pré-molares, adaptados para triturar os alimentos, são largos e geralmente de coroas altas. Os roedores, como, por exemplo, os castores, têm incisivos afiados como cinzéis, que crescem durante toda a vida, devendo ser desgastados para compensar seu crescimento contínuo (Figura 28.9).

Os mamíferos herbívoros dispõem de diversas adaptações para processar sua dieta fibrosa de alimentos vegetais. A **celulose**, o carboidrato estrutural das plantas, é composto por longas cadeias de moléculas de glicose, sendo, portanto, um recurso alimentar potencialmente nutritivo. Entretanto, as moléculas de glicose na celulose estão unidas por ligações químicas que poucas enzimas podem quebrar. Nenhum vertebrado sintetiza enzimas que quebrem a celulose (**celulases**). Em vez disso, os vertebrados herbívoros abrigam bactérias anaeróbicas e eucariotas unicelulares que produzem celulases em câmaras de fermentação em seu trato digestivo. Os carboidratos simples, as proteínas e os lipídios produzidos por esses microrganismos podem ser absorvidos pelo hospedeiro, que pode também digerir os microrganismos.

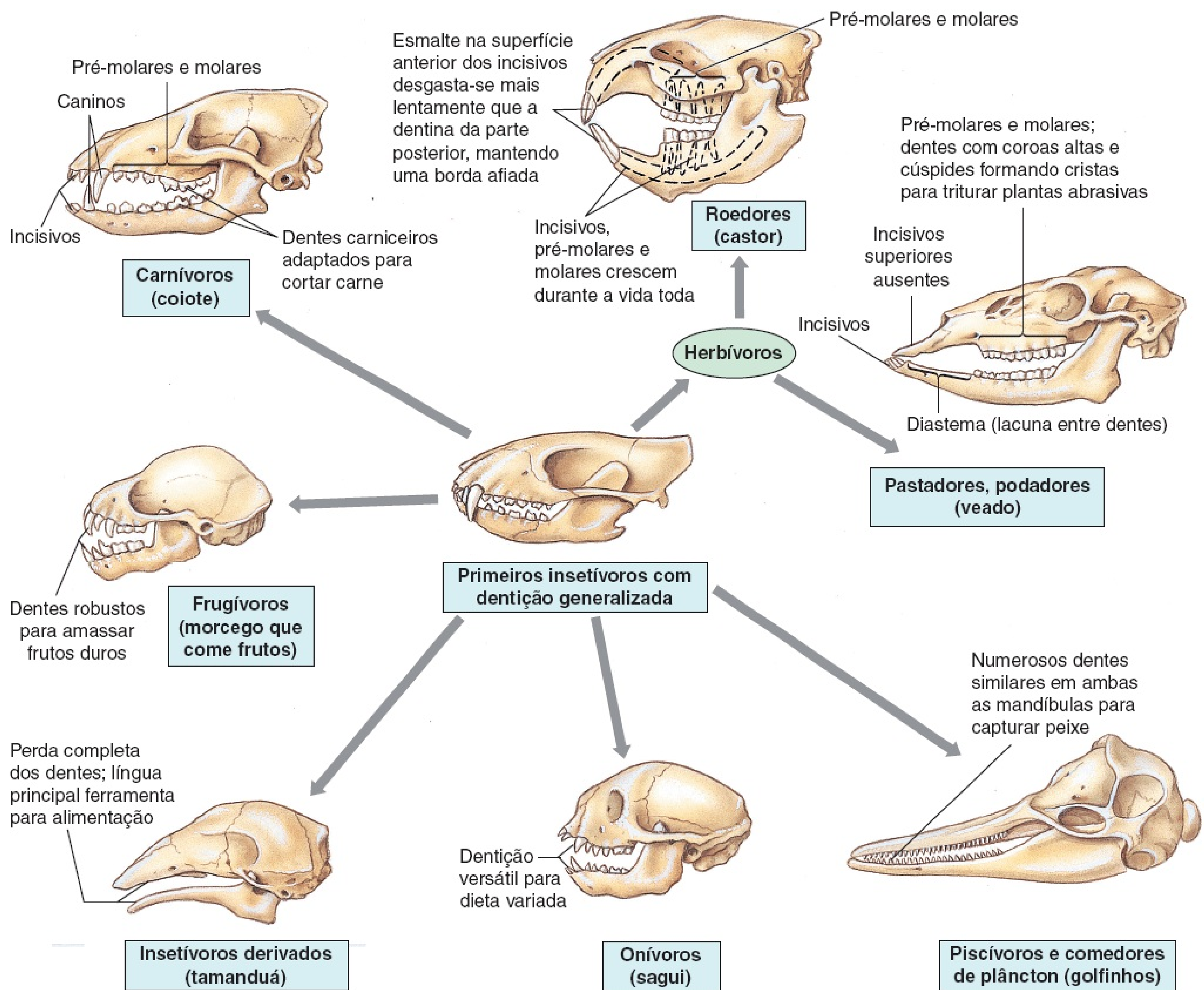


Figura 28.9 Especializações ligadas à alimentação nos principais grupos tróficos de mamíferos placentários (eutérios). Os primeiros placentários eram insetívoros; todos os outros tipos descendem deles.

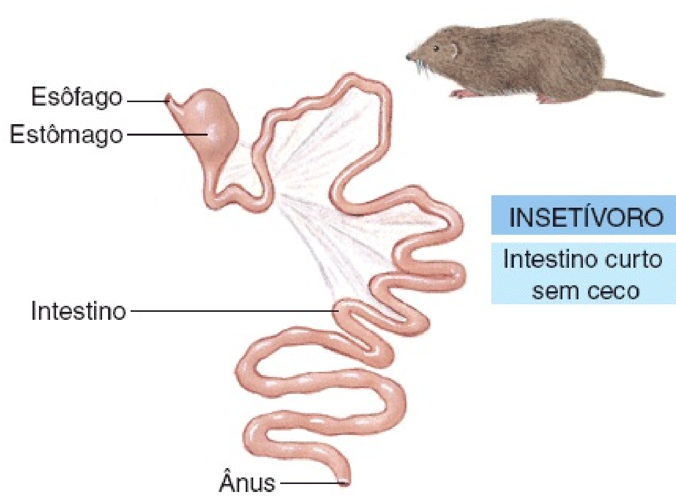
A fermentação (Capítulo 4) em alguns herbívoros, como cavalos, zebras, coelhos, elefantes, alguns primatas e muitos roedores, ocorre primariamente no intestino grosso e em um saco lateral espaçoso, ou divertículo, denominado **ceco** (Figura 28.10). Embora parte da absorção ocorra no intestino grosso e no ceco, a maior parte da fermentação ocorre depois da área primária de absorção (intestino delgado) e, assim, muitos nutrientes acabam se perdendo nas fezes. Os coelhos e muitos roedores frequentemente comem as próprias pelotas fecais (**coprofagia**), de tal maneira que o alimento passa uma segunda vez pelo trato digestivo para extração de nutrientes adicionais.

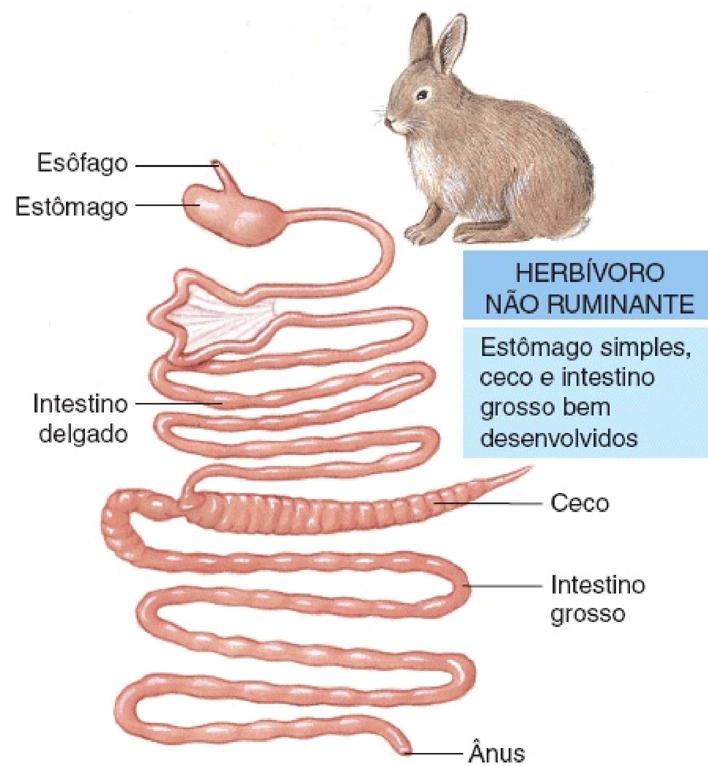
Os **ruminantes** (boi, bisão, búfalo, cabras, antílopes, carneiros, veados, girafas e ocapis) têm um enorme **estômago com quatro câmaras** (Figura 28.10). Quando um ruminante se alimenta, as gramíneas passam através do esôfago até o **rúmen**, onde são digeridas por microrganismos e transformadas em pequenas bolas de alimento. Quando lhe apraz, o ruminante traz de volta uma bola de alimento para a boca, onde é intencionalmente mastigada por longo tempo, a fim de esmagar e triturar a fibra. Engolido novamente, o alimento retorna ao rúmen, onde os microrganismos celulolíticos dão continuidade à fermentação. A polpa passa ao **retículo** e, posteriormente, ao **omaso**, onde água, alimentos solúveis e produtos microbianos são absorvidos. O restante segue até o **abomaso** (o estômago químico "verdadeiro") e intestino delgado, onde enzimas proteolíticas são secretadas e a digestão normal ocorre. Talvez por serem especialmente bons em extrair nutrientes de vegetais fibrosos, os ruminantes sejam os principais herbívoros grandes presentes em ecossistemas com pouca produção vegetativa, como as

tundras e os desertos.

Os herbívoros geralmente têm tratos digestivos grandes e longos, e precisam ingerir uma quantidade considerável de alimento vegetal para sobreviver. Um elefante africano pesando 6 t precisa consumir entre 135 e 150 kg de vegetais por dia para obter nutrição suficiente para viver.

Os mamíferos **carnívoros**, que incluem raposas, cachorros, doninhas, carcajus, focas, cetáceos e felinos, alimentam-se principalmente de vertebrados e grandes crustáceos e moluscos aquáticos. Os carnívoros são bem equipados com dentes perfurantes e cortantes e membros com garras poderosas para matar suas presas. Sendo sua dieta proteica mais facilmente digerida do que o alimento fibroso dos herbívoros, seu trato digestivo é mais curto e o ceco é menor ou ausente (Figura 28.10). Ao contrário da maioria dos herbívoros, que se alimentam continuamente, a alimentação dos carnívoros concentra-se em refeições distintas e discretas, e assim esses animais têm muito mais tempo livre.





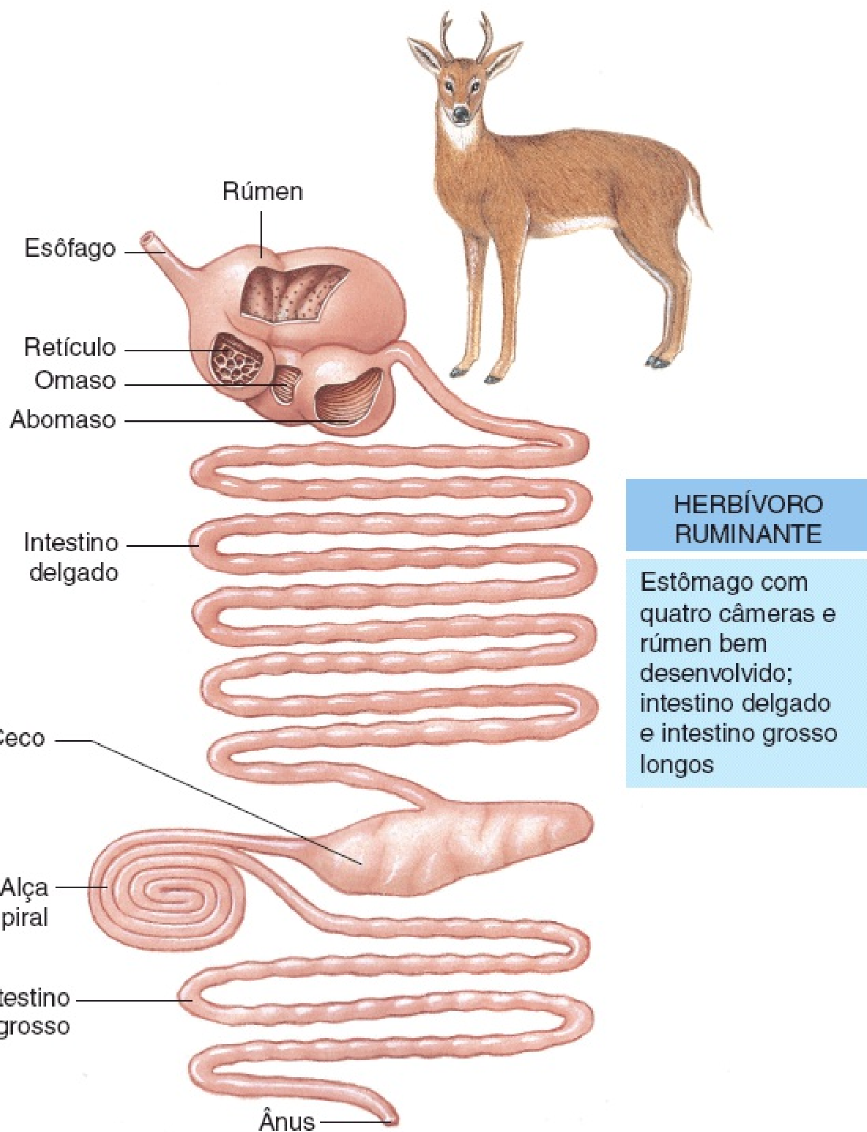




Figura 28.10 Sistemas digestivos de mamíferos, mostrando morfologias distintas associadas a dietas diferentes.

Note que o termo "carnívoro" tem dois usos distintos nos mamíferos: para descrever a dieta e denotar uma ordem taxonômica específica de mamíferos. Por exemplo, nem todos os carnívoros pertencem à ordem Carnivora (muitos marsupiais e cetáceos são carnívoros), e nem todos os membros da ordem Carnivora são carnívoros. A ordem Carnivora contém muitos comedores onívoros, e alguns, como os pandas, são estritamente vegetarianos.

Em geral, os carnívoros levam uma vida mais ativa e, pelos padrões humanos, também mais interessante do que os herbívoros. Por ter que encontrar e capturar suas presas, há uma recompensa pela inteligência entre os carnívoros; diversos

carnívoros, como os felinos, são conhecidos pela estratégia e astúcia ao caçar suas presas. Isto levou à seleção de herbívoros capazes tanto de defender-se quanto de detectar e escapar de carnívoros. Desse modo, entre os herbívoros há uma recompensa por sentidos aguçados, velocidade e agilidade. Alguns herbívoros, entretanto, sobrevivem em virtude simplesmente de seu tamanho (rinocerontes, elefantes) ou por comportamento defensivo de grupo (bois almiscarados).

Os seres humanos têm alterado o equilíbrio na disputa entre carnívoros e herbívoros. Os carnívoros, apesar de sua inteligência, têm sofrido muito com as atividades humanas e foram virtualmente exterminados em algumas áreas. Os pequenos herbívoros, por outro lado, com sua alta capacidade reprodutiva, têm constantemente frustrado nossos mais inventivos esforços para eliminá-los de nosso ambiente. O problema de pragas de roedores na agricultura vem se intensificando; removemos os carnívoros, que serviam de controle natural das populações de herbívoros, mas não fomos capazes de inventar um substituto adequado.

Os mamíferos **onívoros** – porcos, guaxinins, diversos roedores, ursos e a maioria dos primatas, incluindo os seres humanos – alimentam-se tanto de plantas quanto de animais. Muitas formas carnívoras também comem frutos, inflorescências e gramíneas quando pressionados fortemente. As raposas, que geralmente se alimentam de pequenos roedores e aves, comem maçãs, frutos da faia e milho quando suas fontes de alimento usuais estão escassas. Outros mamíferos frequentemente considerados herbívoros, como certos roedores, têm uma dieta mista de insetos, sementes e frutos.

Muitos mamíferos armazenam em esconderijos reservas de alimento durante os períodos de abundância. Esse hábito é mais pronunciado em roedores, como esquilos, tâmias e certos camundongos. Os esquilos, por exemplo, coletam nozes, sementes de coníferas e fungos, que armazenam em esconderijos para utilizar no inverno. É comum que cada item seja escondido em um lugar diferente, marcado com odores que auxiliam a localização no futuro. Alguns dos depósitos das tâmias e dos esquilos-vermelhos podem ser bastante grandes (Figura 28.11).

Peso corporal e consumo de alimentos

Como nas aves (Capítulo 27), quanto menor o mamífero, maior a sua taxa metabólica, e ele deve consumir mais em relação ao tamanho do seu corpo (Figura 28.12). Isso ocorre porque a taxa metabólica de um mamífero – e, portanto, a quantidade de alimento que deve comer para sustentar essa taxa metabólica – varia grosseiramente em proporção à área de superfície relativa, e não ao peso corporal. A área de superfície é proporcional ao peso corporal elevado a aproximadamente 0,7, e a quantidade de alimento que um mamífero (ou ave) consome também é aproximadamente proporcional ao seu peso corporal elevado a 0,7. Por exemplo, um camundongo que pese 3 g vai consumir 5 vezes mais alimento *por grama de peso corporal* do que um cachorro de 10 kg, e cerca de 30 vezes mais alimento do que um elefante de 5.000 kg. Desse modo, pequenos mamíferos (musaranhos, morcegos e camundongos) precisam gastar muito mais tempo procurando e consumindo alimento em comparação aos grandes. Os menores musaranhos, que pesam apenas 2 g, podem comer mais do que seu peso a cada dia, e morrem de fome em poucas horas se privados de alimento (Figura 28.13). Por outro lado, os grandes carnívoros podem permanecer robustos e saudáveis com apenas uma refeição no intervalo de alguns dias. Os pumas matam, em média, um veado por semana.



Figura 28.11 Tâmia do leste da América do Norte, *Tamias striatus*, com as bolsas das bochechas repletas de sementes a serem levadas para um esconderijo. O animal tentará armazenar vários litros de alimento para o inverno. As tâmias hibernam, mas acordam periodicamente para consumir um pouco do alimento escondido. Ordem Rodentia, família Sciuridae.

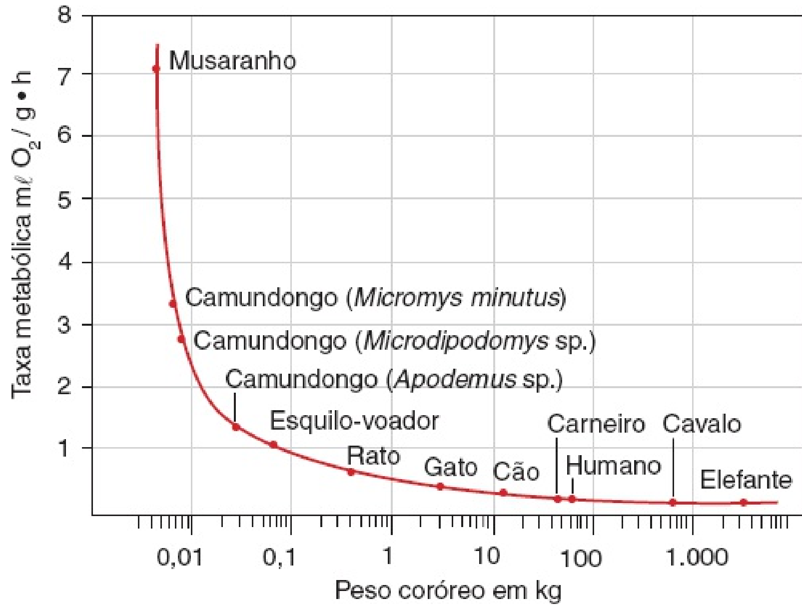


Figura 28.12 Relação entre peso corporal e taxa metabólica em mamíferos. Essa relação, frequentemente denominada de curva "camundongo-elefante", mostra que a taxa metabólica é alta para pequenos mamíferos como musaranhos e camundongos e declina à medida que aumenta o peso corporal da espécie.

Fonte: Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations, *4/e, por D. Randall, W. Burggren, K. French. © 1978, 1983, 1988, 1997 e 2000 por W. H. Freeman and Company. Usada com permissão.*

Migração

A migração é uma tarefa mais difícil para os mamíferos do que para as aves e os peixes, porque a locomoção terrestre é energeticamente mais cara do que nadar ou voar. Não é de surpreender que poucos mamíferos terrestres façam migrações sazonais regulares, preferindo em vez disso centralizar suas atividades em uma área de vida definida e limitada. Entretanto, há casos notáveis de migração de mamíferos terrestres, especialmente no norte da América do Norte.



Figura 28.13 Musaranho-de-cauda-curta, *Blarina brevicauda*, comendo um gafanhoto. Esse mamífero diminuto, mas feroz, com um apetite voraz para insetos, camundongos, caracóis e minhocas, passa a maior parte de seu tempo embaixo do solo e raramente é visto. Os musaranhos parecem-se com os ancestrais insetívoros dos mamíferos placentários. Ordem Soricomorpha, família Soricidae.





Figura 28.14 O caribu, *Rangifer tarandus*, do Canadá e Alasca. **A.** Caribu adulto macho com pelagem de outono e chifres com veludo. **B.** Áreas de permanência de verão e de inverno de algumas das principais manadas de caribus no Canadá e no Alasca (outras manadas não representadas ocorrem na ilha Baffin e no Alasca Ocidental e Central). As principais rotas de migração da primavera são indicadas por setas; as rotas variam consideravelmente de ano para ano. A mesma espécie é conhecida como rena na Europa. Ordem Artiodactyla, família Cervidae.

Os caribus do Canadá e Alasca realizam migrações em massa com um objetivo definido, percorrendo um trajeto de 160 a 1.100 km duas vezes por ano (Figura 28.14). Das áreas de inverno nas florestas boreais (taiga), eles migram rapidamente no fim do inverno e início da primavera, para as áreas de reprodução das terras nuas (tundra). Os filhotes nascem em meados de junho. À medida que o verão avança, os caribus são progressivamente incomodados por moscas-varejeiras, cujas larvas penetram em seus tecidos, pelos mosquitos que sugam seu sangue (estimado em 1 litro por caribu por semana durante o pico da estação de mosquitos), e pelos lobos que predam seus filhotes. Eles deslocam-se para o sul em julho e agosto, alimentando-se pouco ao longo do trajeto. Em setembro, atingem a taiga e se alimentam lá quase continuamente de vegetação rasteira. O acasalamento (o cio) ocorre em outubro.

O bisão das pradarias, antes de sua quase extinção intencional pelo homem, empreendia enormes migrações circulares separando as áreas de verão e inverno.

Os caribus vêm sofrendo um declínio drástico em números desde outrora quando sua população chegava a vários milhões. No ano de 1958, restavam menos de

200.000 no Canadá. O declínio é atribuído a diversos fatores, incluindo a alteração do *habitat* pela exploração e ocupação das regiões do norte, mas especialmente à caça excessiva. Por exemplo, a manada ártica ocidental chegava a 242.000 caribus em 1970. Após 5 anos de caça intensa e sem regulamentação, um censo em 1976 revelou que restavam apenas cerca de 75.000 animais. Após as restrições à caça, a manada aumentou para cerca de 490.000 em 2003, então declinou para cerca de 348.000 em 2011. Entretanto, essa recuperação está ameaçada por uma proposta de expansão da extração de petróleo em vários refúgios de vida selvagem do Alasca. Além disso, as populações de caribus são ameaçadas pela extração generalizada de óleo das areias asfálticas, que produzem grandes buracos e bacias de rejeitos; o Sierra Club do Canadá relata uma queda recente de caribus de bosques em Alberta devido a essa atividade.

As focas e baleias oceânicas realizam as maiores migrações entre os mamíferos. As baleias-cinzentas, por exemplo, migram do Alasca, no verão, até a Baja Califórnia, no México, no inverno, um trajeto anual de mais de 18.000 km. Uma das mais notáveis migrações é a dos ursos-do-mar, que se reproduz nas ilhas Pribilof, a aproximadamente 300 km da costa do Alasca e norte das ilhas Aleutas. Das áreas de inverno, ao largo do sul da Califórnia, as fêmeas migram até 2.800 km através do oceano aberto, para chegar, na primavera, nas Pribilof, onde se reúnem em grupos imensos (Figura 28.15). Os filhotes nascem dentro de poucas horas ou dias após a chegada das fêmeas. Os machos, que já haviam chegado e estabelecido territórios, conquistam um harém de fêmeas, que cuidam e vigiam atentamente durante o período de acasalamento. Após um período de amamentação de cerca de 3 meses, as fêmeas e os jovens partem para sua longa migração em direção ao sul. Os machos não os acompanham, permanecendo no Golfo do Alasca durante o inverno.

Embora se pudesse esperar que os morcegos, os únicos mamíferos alados, usassem sua capacidade de voo para migrar, poucos deles o fazem. A maioria passa o inverno hibernando. Quatro espécies de morcegos norte-americanos migratórios passam o verão nos estados do Norte ou do Oeste e os invernos no sul dos EUA ou no México.

Voo e ecolocalização

Muitos mamíferos movimentam-se pelas árvores com agilidade impressionante; alguns podem planar de uma árvore à outra (Figura 28.16); e um grupo, o dos morcegos, tem capacidade plena de voo. A capacidade de planar ou voar evoluiu independentemente nos vários grupos de mamíferos, incluindo os marsupiais, roedores, lêmures-voadores e morcegos. Os esquilos-voadores (Figura 28.16) na realidade planam mais do que voam, usando sua "pele de planeio" (patagium) para planar.

Os morcegos são, em sua maioria, noturnos ou crepusculares (ativos durante as transições entre o dia e a noite), ocupando assim um nicho diferente da maioria das aves. Isso é possível devido a duas características: a capacidade de voar e a de navegar por ecolocalização. Juntas, essas adaptações permitem que os morcegos voem e evitem obstáculos na escuridão absoluta, localizem e capturem insetos com precisão, e se orientem dentro de cavernas (um *habitat* em geral não explorado por outros mamíferos e aves), onde dormem durante o período diurno.

A pesquisa tem se concentrado nos membros da família Verpertilionidae, que inclui os morcegos norte-americanos mais comuns. Durante o voo, os morcegos emitem pela boca ou nariz, pulsos curtos de 5 a 10 ms de duração em um feixe estreito e direcionado (Figura 28.17). Cada pulso tem frequência modulada, sendo mais alto no início, até 100.000 Hz (hertz, ciclos por segundo), e diminuindo para cerca de 30.000 Hz no final. Os sons dessa frequência são ultrassônicos para o ouvido humano, que tem um limite superior de cerca de 20.000 Hz. Quando estão em busca de presas, produzem cerca de 10 pulsos por segundo. Se a presa é detectada, a taxa aumenta rapidamente para 200 pulsos por segundo na fase final de aproximação e captura. Os pulsos são espaçados, de modo que o eco de um é recebido antes que o seguinte seja emitido, uma adaptação que impede que haja falha no recebimento dos ecos. Como o intervalo entre transmissão e recepção diminui à medida que um morcego se aproxima de um objeto, a frequência do pulso pode ser aumentada de modo a obter mais informações sobre o objeto. Um morcego diminui o comprimento do pulso à medida que se aproxima de um objeto. Algumas presas dos morcegos, como algumas mariposas noturnas, têm detectores ultrassônicos utilizados para pressentir e evitar a aproximação de morcegos (Capítulo 33).

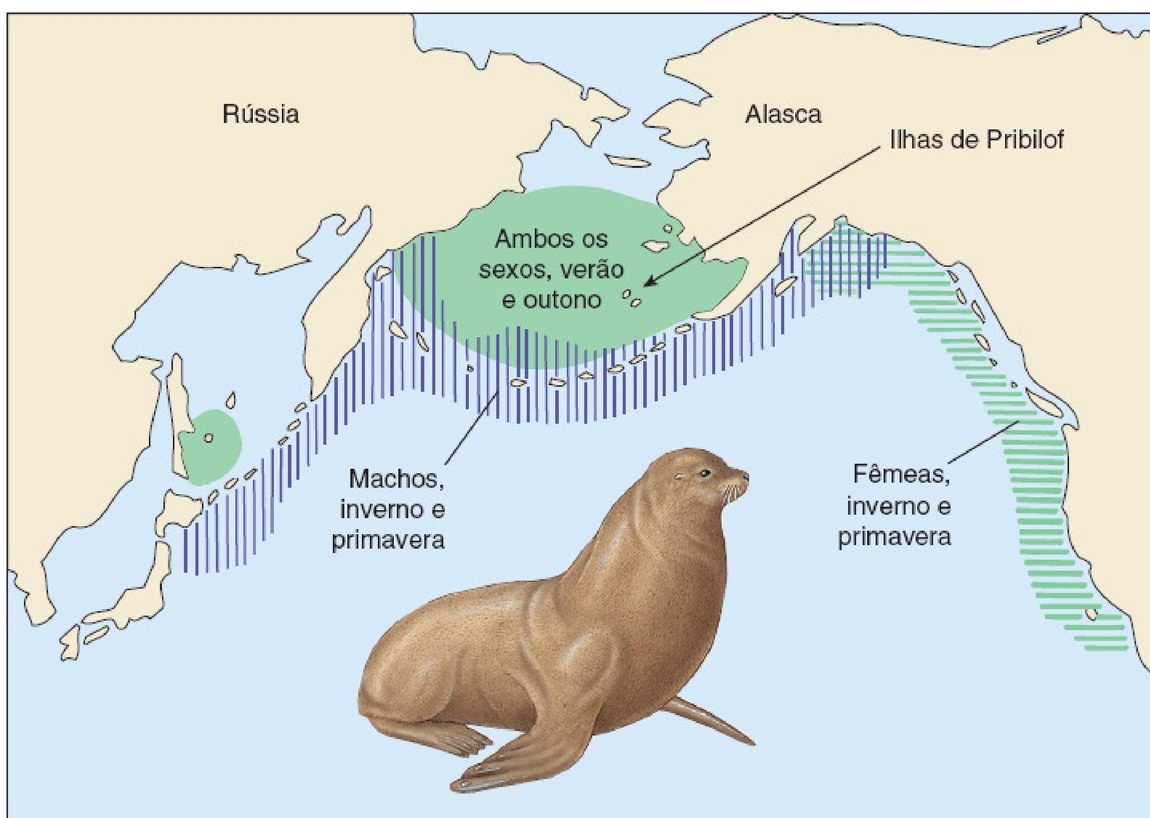


Figura 28.15 Migração anual do pinípede *Callorhinus ursinus*, mostrando as áreas de permanência de inverno distintas de machos e fêmeas. Tanto os machos quanto as fêmeas da maior população de Pribilof migram no início do verão para as ilhas Pribilof, onde as fêmeas dão à luz seus filhotes e, depois, acasalam. Ordem Carnivora, família Otariidae.



Figura 28.16 *Glaucomys sabrinus*, uma das duas espécies de esquilos-voadores da América do Norte, planando pouco antes do pouso. A superfície inferior do corpo é quase o triplo quando a membrana usada para planar está estendida. Deslocamentos de até 40 ou 50 m são possíveis. Pelo ajuste da posição da membrana, através de músculos especiais, é conseguido bom controle dos movimentos e manobras. Os esquilos-voadores são noturnos e têm excelente visão noturna. Ordem Rodentia, família Sciuridae.

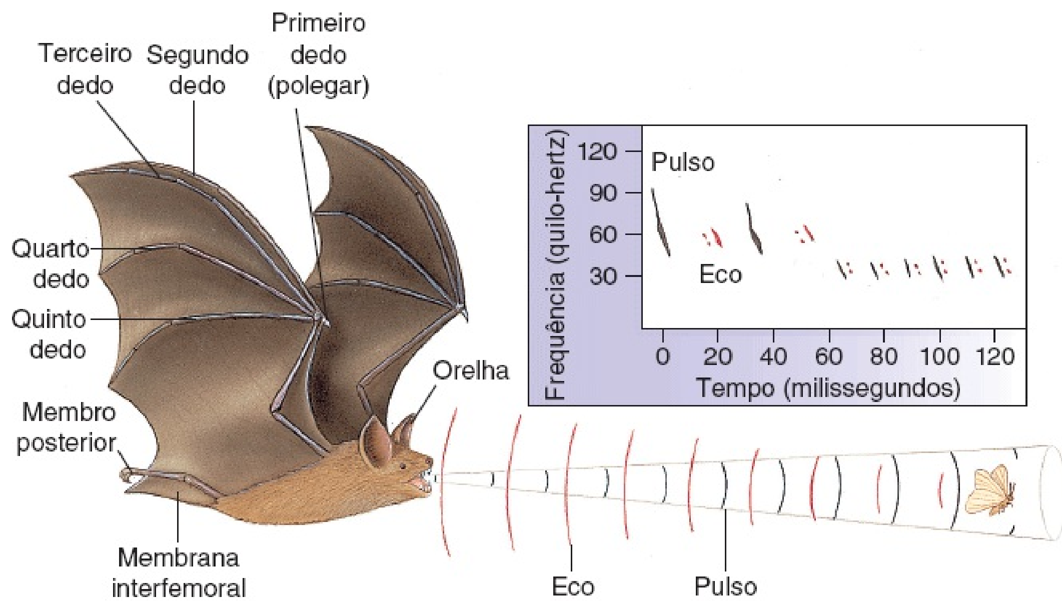
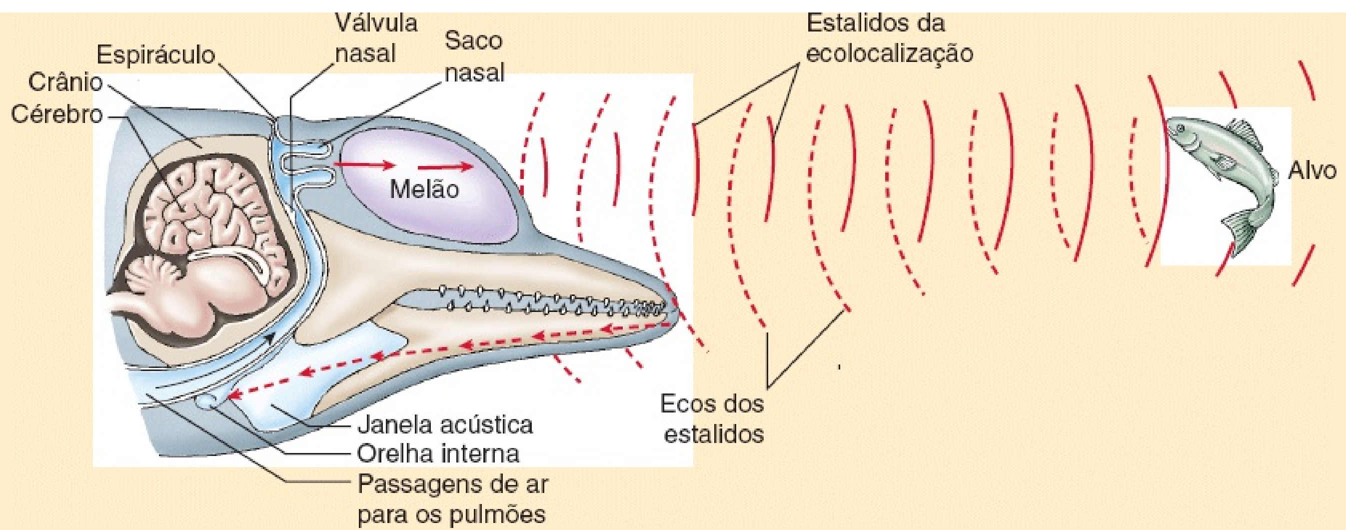


Figura 28.17 Ecolocalização de um inseto por *Myotis lucifugus*. Pulsos de frequência modulada são direcionados em um feixe estreito pela boca do morcego. Ao se aproximar de sua presa, o morcego emite sinais cada vez mais curtos e mais baixos, a uma taxa mais rápida. Ordem Chiroptera, família Vespertilionidae.

As orelhas dos morcegos são grandes como trombetas e apresentam formas variadas em diferentes espécies. A partir de uma varredura dos ecos sonoros, morcegos constroem uma imagem mental de seu entorno de resolução visual semelhante à produzida pelos olhos de animais diurnos.

Alguns morcegos, incluindo as 185 espécies de morcegos frugívoros do Velho Mundo da subordem Megachiroptera, não têm capacidade de ecolocalização. São essencialmente noturnos, embora várias espécies sejam diurnas. Alimentam-se de frutos, flores e néctar, usando seus grandes olhos e olfato para encontrar alimento. As flores das plantas que são polinizadas por morcegos abrem-se à noite, são brancas ou claras, e emitem um odor almiscarado que atrai os morcegos que se alimentam de néctar.

Muitos insetívoros (p. ex., musaranhos e tenrecos) utilizam ecolocalização, embora esta seja menos desenvolvida em comparação aos morcegos. Os odontocetos, no entanto, têm capacidade de localizar objetos por ecolocalização bem desenvolvida. Cachalotes totalmente cegos, mas saudáveis, foram capturados com alimento no estômago. Embora o mecanismo de produção e recepção de som ainda não seja totalmente compreendido, acredita-se que estalidos sejam produzidos nas cavidades nasais à medida que o ar é deslocado através de válvulas e sacos nasais enquanto o espiráculo está fechado. Os estalidos são direcionados e focados pelo melão, uma estrutura gordurosa em forma de lente localizada na testa. Em função de certas propriedades físicas da água, os odontocetos precisam emitir pulsos de frequência muito alta, chegando a 220.000 Hz. Os ecos ao retornarem são recebidos principalmente através do maxilar, canalizados pelos seios cheios de óleo no osso dentário até a orelha interna. A orelha interna é envolta por uma cápsula óssea que envolve uma mistura gordurosa que bloqueia os sons, exceto aqueles transmitidos através do maxilar. Os odontocetos aparentemente conseguem determinar o tamanho, a forma, a velocidade, a direção e a densidade de objetos na água e saber a posição de cada animal em seu grupo.



Nos golfinhos, os estalidos são produzidos pelo movimento do ar através da cavidade nasal e são direcionados e focados pelo melão. Os sons que retornam são recebidos principalmente através da janela acústica, uma parte posterior da mandíbula onde o osso é muito fino, e canalizados até a orelha média e interna através de óleo na mandíbula.

Os famosos morcegos-vampiros da América Central e da América do Sul têm incisivos afiados usados para cortar a epiderme de um mamífero e de uma grande ave, expondo os capilares abaixo dela. Após aplicar um anticoagulante para facilitar o fluxo sanguíneo, os morcegos recolhem o sangue com a língua e armazenam sua refeição no estômago especialmente modificado. O morcego-vampiro não fere gravemente a vítima ao atacá-la, a menos que transmita raiva, o que ocorre em menos de 1% dos morcegos.

Reprodução

Ciclos reprodutivos

Muitos mamíferos obedecem a estações de acasalamento bem definidas, geralmente no inverno ou na primavera, de modo que o nascimento e criação dos filhotes ocorram no período do ano mais favorável. Muitos machos de mamíferos são férteis em qualquer época, enquanto a fertilidade das fêmeas restringe-se a uma época específica durante um ciclo periódico, chamado **ciclo estral**. As fêmeas copulam com os machos somente durante um período relativamente breve desse ciclo, conhecido como cio ou **estro** (Figura 28.18).

A frequência com a qual as fêmeas entram em estro varia muito entre os mamíferos. Animais que têm um único estro durante sua estação reprodutiva são chamados **monoestrais**; aqueles que têm recorrência de estro durante sua estação reprodutiva são chamados **poliestrais**. Cães, raposas e morcegos pertencem ao primeiro grupo; camundongos e esquilos são todos poliestrais, assim como muitos mamíferos que vivem nas regiões mais tropicais da Terra. Os macacos e os grandes primatas[*] têm um ciclo um pouco diferente, no qual o período pós-ovulatório é encerrado pela **menstruação**, durante a qual o endométrio (revestimento uterino) descama. Na maioria dos primatas, ele é reabsorvido, mas, nos seres humanos e chimpanzés, a maior parte dele é eliminada junto com sangue através da vagina. Esse **ciclo menstrual** está descrito no Capítulo 7.

A implantação retardada estende o período de gestação de muitos mamíferos. O blastocisto permanece dormente enquanto sua implantação na parede uterina é adiada por períodos que vão de poucas semanas até alguns meses. Para muitos mamíferos (p. ex., ursos, focas, doninhas, texugos, morcegos e muitos cervos), o retardamento da implantação do embrião é um recurso para estender a gestação de modo que os filhotes nasçam no período do ano mais favorável para sua sobrevivência.

Padrões reprodutivos

Existem três padrões de reprodução distintos nos mamíferos. Os monotremados são mamíferos que põem ovos (ovíparos). O ornitorrinco tem uma estação reprodutiva a cada ano. Depois da ovulação, os óvulos (geralmente dois) são fecundados no oviduto. Os embriões se desenvolvem no útero durante 10 a 12 dias, onde são nutridos por vitelo depositado antes da ovulação e por secreções produzidas pela mãe. Uma casca fina e coriácea é secretada em volta dos embriões, antes que os

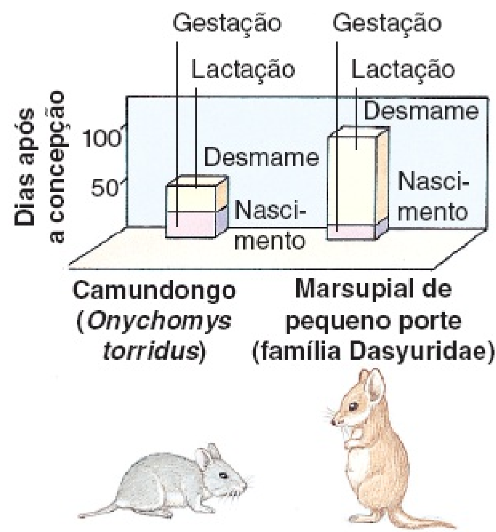
ovos sejam postos. O ornitorrinco põe seus ovos em uma toca, e os filhotes nascem em um estado relativamente pouco desenvolvido após 12 dias. As equidnas incubam seus ovos em uma bolsa abdominal. Depois da eclosão, os filhotes alimentam-se do leite produzido pelas glândulas mamárias da mãe. Como os monotremados não têm mamilos, os filhotes sugam o leite secretado sobre o ventre coberto de pelos da mãe.



Figura 28.18 Leões africanos, *Panthera leo*, acasalando. Os leões reproduzem-se em qualquer estação, embora predominantemente na primavera e no verão. No curto período em que a fêmea está receptiva, pode acasalar-se repetidamente. Três ou quatro filhotes nascem após uma gestação de 100 dias. Uma vez que a mãe os introduz ao bando, os filhotes são tratados com afeto por machos e fêmeas adultos. Os filhotes passam por um período de 18 a 24 meses aprendendo como caçar e, então, são afastados do bando para sobreviver por conta própria. Ordem Carnivora, família Felidae.

Os **marsupiais** são mamíferos vivíparos, com bolsas ou marsúpios, que exibem um segundo padrão de reprodução. Embora apenas os eutérios sejam denominados "mamíferos placentários", os marsupiais também têm um tipo transitório de placenta, a **placenta coriovitelina**. Um embrião (blastocisto) de um marsupial é inicialmente encapsulado por membranas da casca do ovo, flutuando livre por vários dias no fluido uterino. Após "eclodir" dessas membranas, os embriões da maioria dos marsupiais não se implantam (Capítulo 8) nem se "enraízam" no útero, como ocorre com os eutérios, mas escavam depressões rasas na parede uterina, nas quais se mantêm absorvendo secreções nutritivas da mucosa através do saco vitelino vascularizado. A gestação (o período intrauterino de desenvolvimento) é breve nos marsupiais, e assim todos eles dão à luz filhotes diminutos que são efetivamente ainda embriões, tanto em termos anatômicos quanto fisiológicos. Contudo, o nascimento é seguido de um intervalo prolongado de lactação e cuidados parentais (Figura 28.19).

Ainda que seja tentador considerar a efêmera placenta coriovitelina dos marsupiais como uma transição entre a ausência de placenta nos monotremados e a **placenta alantocórica** dos mamíferos placentários, análises cladísticas não apoiam essa hipótese. Todos os mamíferos marsupiais e placentários têm uma placenta coriovitelina, e uma placenta alantocórica ocorre como condição ancestral em alguns marsupiais. Presumivelmente, a placenta alantocórica esteve presente no ancestral comum de marsupiais e mamíferos placentários, mas foi posteriormente perdida no ancestral da maioria dos marsupiais.



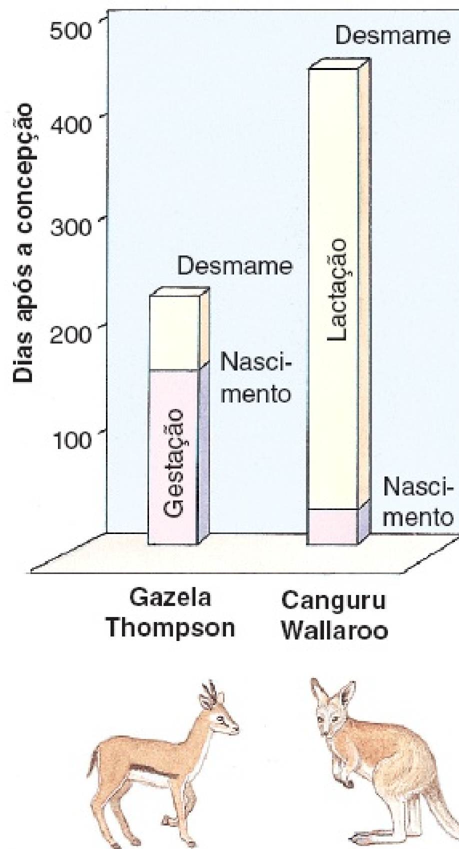


Figura 28.19 Comparação dos períodos de gestação e lactação entre pares de espécies de mamíferos marsupiais e placentários ecologicamente semelhantes. Os gráficos mostram que marsupiais têm intervalos de gestação mais curtos e intervalos de lactação muito mais longos do que espécies ecologicamente semelhantes de placentários.

Nos cangurus vermelhos (Figura 28.20), a primeira gravidez da estação começa com uma gestação de 33 dias, após a qual o filhote nasce, rasteja até o marsúpio sem auxílio da mãe e se prende a um mamilo. A mãe engravida novamente em seguida, mas a presença de um lactente no marsúpio suspende o desenvolvimento do novo embrião no estágio de aproximadamente 100 células. Esse período de suspensão do desenvolvimento, denominado **diapausa embrionária**, dura 235 dias, em média, período em que o primeiro filhote está crescendo no marsúpio. Quando esse filhote deixa o marsúpio, o embrião retoma seu desenvolvimento, nascendo cerca de 1 mês depois. A mãe engravida novamente, mas, como o segundo filhote está sendo amamentado, mais uma vez o desenvolvimento do novo embrião é suspenso. Nesse meio-tempo, o primeiro filhote ocasionalmente retorna ao marsúpio para mamar. Nesse ponto, a mãe tem três filhotes de diferentes idades que dependem dela para sua nutrição: um filhote em pé fora do marsúpio, um filhote no marsúpio e um embrião em diapausa no útero. Existem variações nessa sequência notável – nem todos os marsupiais têm suspensão do desenvolvimento como os

cangurus, e alguns nem sequer têm marsúpios – mas, de modo geral, os filhotes nascem em um estágio bastante inicial de desenvolvimento e passam por período prolongado durante o qual são dependentes de amamentação.

O terceiro padrão de reprodução é o dos **mamíferos placentários** vivíparos, os eutérios. Nos placentários, o investimento reprodutivo está associado principalmente à gestação prolongada, ao contrário dos marsupiais, nos quais o investimento reprodutivo está associado principalmente à lactação prolongada (Figura 28.19). Os embriões permanecem no útero, nutridos inicialmente por alimento suprido por uma placenta coriovitelina e, mais tarde, por uma placenta alantocórica (descrita no Capítulo 8). A duração da gestação é maior nos placentários do que nos marsupiais e, nos grandes mamíferos, é muito mais longa (Figura 28.19). Por exemplo, os camundongos têm um período de gestação de 21 dias; os coelhos e as lebres, de 30 a 36 dias; gatos e cães, de 60 dias; vacas, de 280 dias; e elefantes, de 22 meses (a mais longa). Há, no entanto, importantes exceções como as baleias, os maiores mamíferos, cujo período de gestação é de apenas 12 meses, e os morcegos, pequenos como camundongos, cujo período de gestação se estende de 4 a 5 meses. A condição dos filhotes ao nascer também varia. Um antílope dá à luz filhotes precociais recobertos de pelos, olhos abertos e capazes de correr. Os camundongos recém-nascidos, entretanto, são altriciais: cegos, sem pelos e indefesos. Todos sabemos quanto tempo um bebê humano leva para aprender a andar. O crescimento humano é de fato mais lento do que o de qualquer outro mamífero, e esse é um dos atributos que nos diferenciam dos demais mamíferos.

Será que o modo placentário de reprodução é superior ao dos marsupiais? O ponto de vista tradicional sustenta essa tese, com base na baixa diversidade de espécies e a pequena área geográfica ocupada pelos marsupiais, assim como o sucesso, à custa de alguns marsupiais, dos mamíferos placentários introduzidos na Austrália. Parece claro que os placentários têm a vantagem de uma taxa reprodutiva mais elevada, e manter filhotes em marsúpios não é possível em formas completamente aquáticas. No entanto, o padrão reprodutivo dos marsupiais também pode apresentar algumas vantagens. Como os marsupiais investem menos energia nos recém-nascidos, haveria mais energia disponível para investir na substituição de filhotes perdidos. Esse modo de reprodução pode ser vantajoso em climas altamente imprevisíveis, como os da Austrália. Contudo, os primeiros placentários e marsupiais eram muito diferentes dos animais atuais, e os argumentos baseados em características adaptativas de espécies atuais provavelmente não se aplicam à evolução inicial desses grupos. Os padrões reprodutivos dos placentários e marsupiais são dois métodos bem-sucedidos que evoluíram independentemente. Os marsupiais têm tido sucesso ao lado dos placentários na América do Sul e América Central, onde passaram por uma diversificação modesta que resultou em cerca de 80 espécies atuais. Além disso, quem poderia pôr em dúvida a tenacidade do gambá norte-americano?

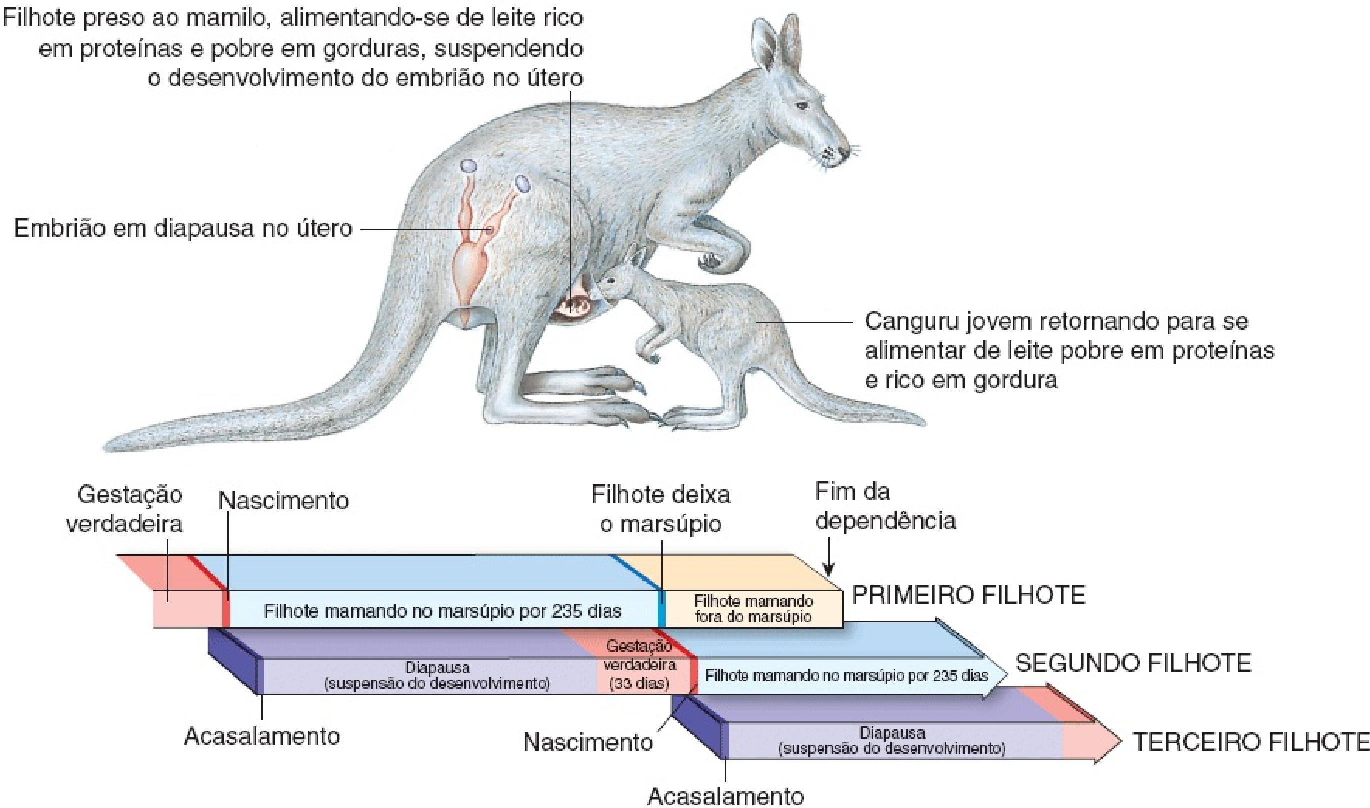


Figura 28.20 Os cangurus têm um padrão reprodutivo complicado, em que a mãe pode ter três filhotes em diferentes estágios de desenvolvimento dependendo dela ao mesmo tempo. Ordem Diprotodontia, família Macropodidae.

O número de filhotes que os mamíferos produzem em uma estação depende da taxa de mortalidade, que, para alguns mamíferos, como os camundongos, pode ser elevada em todas as faixas etárias. Em geral, quanto maior o animal, menor o número de filhotes em uma ninhada. Pequenos roedores, que servem de presa para muitos carnívoros, em geral produzem mais de uma ninhada com vários filhotes a cada estação. O rato-do-campo *Microtus pennsylvanicus* produz até 17 ninhadas por ano de quatro a nove filhotes. A maioria dos carnívoros tem uma ninhada de três a cinco filhotes por ano. Os grandes mamíferos, como os elefantes e os cavalos, dão à luz um único filhote a cada gestação. Uma fêmea de elefante produz, em média, quatro filhotes durante sua vida reprodutiva de aproximadamente 50 anos.

Território e área de ação

Muitos mamíferos têm territórios – áreas das quais indivíduos da mesma espécie são excluídos. Muitos mamíferos silvestres, como alguns humanos, são basicamente hostis à sua própria espécie e particularmente a indivíduos do mesmo sexo durante a estação reprodutiva. Se um mamífero habita uma toca ou recanto, essa área constitui o centro de seu território. O tamanho dos territórios varia muito, dependendo do tamanho do animal e de seus hábitos alimentares. Os ursos-cinzentos têm territórios de muitos quilômetros quadrados, que protegem com zelo contra todos os demais ursos da mesma espécie.

Os mamíferos demarcam os limites de seus territórios com secreções de suas glândulas odoríferas, urina ou fezes. Quando um intruso invade intencionalmente o território demarcado de outro indivíduo, é imediatamente colocado em desvantagem psicológica. Se houver uma disputa, o intruso quase invariavelmente interrompe o conflito adotando uma postura de submissão característica para a espécie. A territorialidade e demonstrações de agressividade e de submissão são descritas com maiores detalhes no Capítulo 36.

Uma colônia de castores é uma unidade familiar, e os castores estão entre as diversas espécies de mamíferos cujos machos e fêmeas formam laços monogâmicos fortes que duram a vida inteira. Como os castores investem tempo e energia consideráveis construindo um abrigo e uma represa, e armazenando alimento para o inverno (Figura 28.21), a família, e especialmente o macho adulto, defende vigorosamente sua propriedade contra castores invasores. A maior parte do trabalho de construção das represas e abrigos é realizada pelos castores-machos, mas as fêmeas auxiliam quando não estão ocupadas com os filhotes.

Uma exceção interessante à natureza fortemente territorial de muitos mamíferos é o cão-da-pradaria, que vive em grandes comunidades pacíficas denominadas “cidades dos cães-de-pradaria” (Figura 28.22). Quando uma nova ninhada já não precisa mais de cuidados, os adultos deixam a antiga moradia para os filhotes e mudam-se para os limites da comunidade para estabelecer um novo lar. Essa é uma prática oposta à da maioria dos mamíferos, que expulsam seus filhotes quando se tornam autossuficientes.

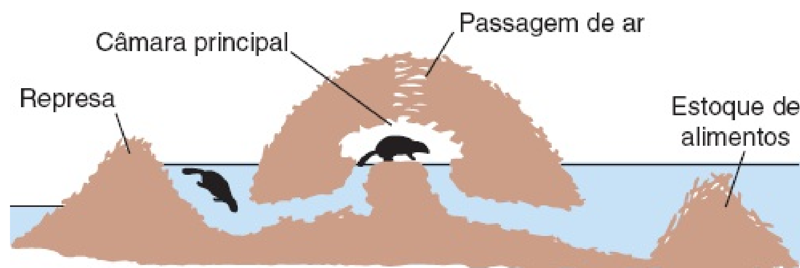


Figura 28.21 Cada colônia de castores constrói seu próprio abrigo em um pequeno lago criado pelo represamento de um curso de água. Todo ano a mãe dá à luz quatro ou cinco filhotes; quando nasce a terceira ninhada, os filhotes com 2 anos de idade são afastados da colônia para estabelecer novas colônias em outros lugares. Ordem Rodentia, família Castoridae.



Figura 28.22 Jovens cães-da-pradaria da espécie *Cynomys ludovicianus* saudando um adulto. Esses habitantes da pradaria altamente sociais são herbívoros que servem como presa importante para muitos animais. Vivem em sistemas de túneis elaborados tão entrelaçados que formam "cidades" de até 1.000 indivíduos. As cidades são subdivididas em unidades familiares, cada uma com um ou dois machos, várias fêmeas e seus filhotes. Embora os cães-da-pradaria anunciem a posse de suas tocas por meio de chamados territoriais, são amistosos com os habitantes de tocas adjacentes. O nome "cão-da-pradaria" vem do latido agudo, semelhante ao de um cachorro, que emitem quando se sentem ameaçados. Ordem Rodentia, família Sciuridae.

A **área de vida** de um mamífero é uma área de forrageamento muito maior em torno do território defendido. As áreas de vida não são defendidas da mesma maneira como os territórios; áreas de vida podem, de fato, se sobreporem, produzindo uma zona neutra a qual os donos de vários territórios usam em busca de alimento.

Populações de mamíferos

Uma população animal inclui todos os membros de uma espécie que compartilham determinado espaço e potencialmente reproduzem-se entre si (Capítulo 38). Todos os mamíferos (como outros organismos) vivem em comunidades ecológicas, cada uma composta por várias populações de diferentes espécies de animais e plantas. Cada espécie é afetada pelas atividades de outras espécies e pelo ambiente físico, especialmente o clima. As populações de mamíferos são menores antes da estação reprodutiva e maiores logo após o acréscimo de novos membros. Além dessas mudanças esperadas no tamanho da população, elas podem flutuar por outras razões.

As flutuações irregulares são comumente produzidas por variações no clima, como o frio, o calor ou uma seca incomuns, ou por catástrofes naturais, como incêndios, tempestades de granizo e furacões. Esses são fatores **independentes da densidade** porque afetam uma população seja ela densa ou dispersa. No entanto, as flutuações mais espetaculares são as **dependentes da densidade;** elas se correlacionam com o adensamento das populações. Esses limites extrínsecos ao crescimento são discutidos no Capítulo 38.

Em seu livro *O Ártico* (1974, Montreal, Infacor, Ltda.) o naturalista canadense Fred Bruemmer descreve o crescimento de populações de lemingues na região ártica do Canadá:

"Após o colapso de uma população, veem-se poucos sinais de lemingues; pode haver apenas 1 em cada 4 hectares. No ano seguinte, eles são evidentemente numerosos; suas trilhas serpenteiam pela vegetação da tundra, e pilhas frequentes de fezes do tamanho de grãos de arroz indicam que os lemingues passam bem. No terceiro ano, veem-se lemingues por toda parte. No quarto ano, em geral o ano de pico de seu ciclo, as populações explodem. Agora mais de 60 lemingues podem habitar cada hectare de terra, e eles a perfuram com até 4.000 túneis. Os machos encontram-se com frequência e brigam imediatamente. Perseguem as

fêmeas e acasalam após uma corte breve, mas ardente. Por toda parte, ouvem-se os guinchos e o bater de dentes dos animais excitados, irritáveis e amontoados. Nesses períodos, podem espalhar-se pela terra em migrações enlouquecidas."

Os ciclos de abundância são comuns entre muitas espécies de roedores. Dentre os exemplos mais conhecidos estão as migrações em massa dos lemingues escandinavos e do ártico norte-americano após picos populacionais. Os lemingues (Figura 28.23) reproduzem-se durante todo o ano, embora mais no verão do que no inverno. O período de gestação é de apenas 21 dias; os filhotes nascidos no início do verão são desmamados aos 14 dias, sendo capazes de reproduzir-se ao final do verão. No pico de sua densidade populacional, tendo devastado a vegetação através da escavação de túneis e forrageamento, os lemingues dão início a longas migrações em massa para encontrar novos *habitats* que não tenham sido danificados e onde haja alimento e espaço. Nadam através de riachos e pequenos lagos à medida que prosseguem, mas não conseguem distingui-los dos grandes lagos, dos rios e do mar, nos quais se afogam. Dado que os lemingues são o principal item da dieta de muitos mamíferos e aves carnívoros, qualquer mudança na densidade populacional desses animais afeta também seus predadores.

As lebres-da-neve da América do Norte (Figura 28.6) apresentam ciclos de abundância de 10 anos de duração. A bem conhecida fecundidade das lebres as torna capazes de produzir ninhadas de três ou quatro filhotes até 5 vezes por ano. Sua densidade pode aumentar para 1.540 animais que competem por alimento a cada quilômetro quadrado de florestas do norte. A densidade de predadores (corujas, visons, raposas e, especialmente, linces) também aumenta (Figura 28.24). Então, a população colapsa abruptamente por motivos que há muito tempo têm sido um enigma para os cientistas. A melhor evidência disponível sugere que a escassez de feno no inverno poderia explicar esses declínios. As populações de lebres seguem o padrão de atividade das manchas solares, que pode afetar a produção de vegetais (Capítulo 38). Quaisquer que sejam as causas, o colapso populacional que ocorre após a superabundância, embora grave, permite que a vegetação se recupere, possibilitando aos sobreviventes melhores chances de reproduzir-se com sucesso.



Figura 28.23 O lemingue-de-colar, *Dicrostonyx*, um pequeno roedor do extremo norte. As populações de lemingues sofrem grandes flutuações. Ordem Rodentia, família Cricetidae.

HUMANOS E MAMÍFEROS

Pelo menos há 15.000 anos, os cães foram domesticados, a primeira de muitas espécies a serem domesticadas pelos seres humanos. Como os gatos, os cães provavelmente submeteram-se voluntariamente a uma relação mutuamente benéfica com os seres humanos. O cão é uma espécie extremamente adaptável e geneticamente plástica derivada dos lobos. Os gatos domésticos foram domesticados a partir de uma população africana de gatos silvestres, *Felis sylvestris,* que ainda ocorre na África e na Ásia. A domesticação das ovelhas e dos porcos, cabras, gado, burros, cavalos, camelos e lhamas ocorreu entre 10.000 e 2.500 anos atrás, quando a agricultura estava sendo desenvolvida no mundo. Certas espécies domésticas não existem mais como animais silvestres, como, por exemplo, o dromedário do Norte da África, a lhama e a alpaca da América do Sul. Todos os animais verdadeiramente domésticos reproduzem-se em cativeiro; muitos deles foram moldados por reprodução seletiva, para produzir características desejáveis para os propósitos humanos.

Os elefantes asiáticos são considerados semidomesticados, pois raramente se reproduzem em cativeiro. Na Ásia, elefantes adultos são capturados e se submetem a uma vida de trabalho pesado com impressionante docilidade. As renas do Norte da Escandinávia são domésticas apenas pelo fato de que povos nômades, que as seguem em suas migrações sazonais, as consideram suas "propriedades" (Figura 28.25).

Os mamíferos podem nos causar danos, devorando nosso alimento e sendo portadores de doenças. Roedores, coelhos e outros mamíferos podem infligir danos surpreendentes a plantações e alimentos armazenados. As ratazanas, *Rattus norvegicus*, vivem tranquilamente ao lado de habitações humanas. Elas não apenas causam grandes danos a estoques de alimentos, como também propagam doenças, incluindo a peste bubônica (uma doença transmitida por pulgas infectadas, que muito influenciou a história humana na Europa medieval), o tifo, a icterícia infecciosa, a contaminação de alimento por *Salmonella* e a raiva. Vários outros roedores, como os cães-da-pradaria, também são portadores de tifo e peste bubônica. Os carrapatos-da-madeira (*Dermacentor*) transmitem a tularemia (febre dos coelhos) para as pessoas a partir dos coelhos, marmotas, ratos almiscarados e outros roedores. Os carrapatos também transmitem às pessoas a febre maculosa de marmotas e cães, e a doença de Lyme do veado-da-cauda-branca. Vermes nematódeos do gênero *Trichinella* e solitárias (Cestoda) podem infectar pessoas que comem carne infectada de boi, porco ou outros mamíferos.

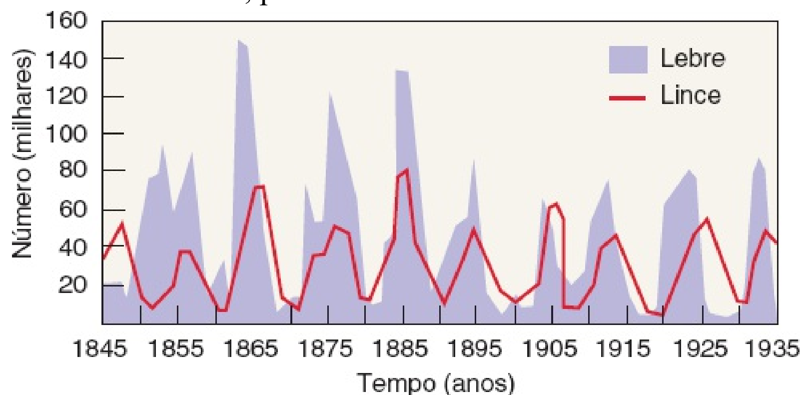


Figura 28.24 Mudanças no tamanho populacional da lebre-da-neve e do lince no Canadá, indicadas pelas peles recebidas pela Companhia Hudson's Bay ao longo de um período de 90 anos. A abundância do lince (predador) segue a da lebre (presa).



Figura 28.25 Rebanho de renas, *Rangifer tarandus*, durante rodeio e recolhimento anual realizado por lapões no Norte da Suécia. A mesma espécie recebe o nome de caribu na América do Norte. Ordem Artiodactyla, família Cervidae.

EVOLUÇÃO HUMANA

Darwin dedicou um livro inteiro, *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo* (1871), em grande parte à evolução humana. A ideia de que os humanos compartilham uma descendência comum com os grandes primatas e outros animais era repugnante para o mundo vitoriano, que reagiu com a indignação previsível (ver Figura 6.15). Quando as visões de Darwin foram debatidas pela primeira vez, poucos fósseis humanos haviam sido desenterrados, mas a atual acumulação de fósseis e a evidência de DNA justificaram fortemente a hipótese de Darwin que os seres humanos descendem de outros grandes primatas.

A busca por fósseis, especialmente por um "elo perdido" que proporcionasse uma conexão entre grandes primatas e humanos, teve início quando dois esqueletos de neandertais foram encontrados na década de 1880. Então, em 1891, Eugene Dubois descobriu o famoso homem de Java (*Homo erectus*). Algumas das descobertas mais espetaculares, entretanto, foram feitas na África, especialmente entre 1967 e 1977 e novamente entre 1995 e 2011. Durante os últimos 30 anos, estudos

bioquímicos comparativos demonstraram que os humanos e os chimpanzés são tão semelhantes geneticamente quanto muitas espécies-irmãs. A citologia comparada forneceu evidências de que os cromossomos dos grandes primatas e dos humanos são homólogos (Capítulo 6). A hipótese de Darwin de que os humanos descendem de grandes primatas foi confirmada.

Diversificação evolutiva dos primatas

Os humanos são primatas, um fato que até o pré-evolucionista Linnaeus reconhecia. Todos os primatas compartilham certas características significativas: dedos preênseis em todos os quatro membros, unhas planas em vez de garras e olhos voltados para frente, com visão binocular e excelente percepção de profundidade.

Os primeiros primatas eram provavelmente animais pequenos e noturnos, de aparência semelhante aos musaranhos arborícolas. Essa linhagem ancestral de primatas deu origem a duas linhagens, uma das quais deu origem aos lêmures e lóris (Strepsirhini); e a outra aos társios (Figura 28.26), macacos (Figura 28.27) e grandes primatas (Figura 28.28). Tradicionalmente, os lêmures, lóris e társios têm sido denominados **prossímios**, um grupo parafilético, e os grandes primatas e os macacos têm sido denominados **símios** ou **antropoides**. Os prossímios e muitos dos símios são arborícolas, provavelmente o estilo de vida ancestral para ambos os grupos. Os membros flexíveis são essenciais para animais ativos que se movem por entre as árvores. Mãos e pés preênseis, em contraste com os pés com garras dos esquilos e outros roedores, permitem aos primatas agarrar-se aos ramos, pendurar-se dos galhos, pegar e manipular alimentos e, o mais importante, utilizar ferramentas. Os primatas têm sentidos altamente desenvolvidos, particularmente visão binocular aguçada e coordenação adequada dos músculos dos membros e dos dedos para auxiliar em sua vida ativa e arborícola. De certo, os órgãos dos sentidos não são melhores do que a capacidade do cérebro de processar as informações sensoriais. Um córtex cerebral grande sustenta a sincronia precisa de movimentos, a avaliação de distância e a percepção do ambiente.

Os primeiros fósseis de símios apareceram na África em depósitos que datam do final do Eoceno, há cerca de 55 milhões de anos. Muitos desses primatas tornaram-se diurnos, fazendo da visão o sentido dominante, agora acentuado pela percepção de cores. Nós reconhecemos três clados principais de símios. São eles: (1) os macacos do Novo Mundo, das Américas do Sul e Central, incluindo os bugios, os macacos-aranha (Figura 28.27A) e os micos e saguis; (2) os macacos do Velho Mundo (cercopitecídeos), incluindo os babuínos (Figura 28.27B), o mandril e os macacos do gênero *Colobus*; e (3) os grandes primatas (Figura 28.28). Os macacos do Velho Mundo e os grandes primatas (incluindo os humanos) são táxons-irmãos, e juntos formam o grupo-irmão dos macacos do Novo Mundo. Além da separação geográfica, os macacos do Velho Mundo diferem daqueles do Novo Mundo pela ausência de cauda preênsil, narinas mais próximas, polegares opositores mais eficientes e apenas dois pré-molares em cada metade das mandíbulas. Os grandes primatas diferem dos macacos do Velho Mundo por terem um cérebro maior, escápula posicionada mais dorsalmente (ver Figura 29.9) e perda da cauda. Os humanos, orangotangos, gorilas e chimpanzés fazem parte da mesma família, Hominidae, e são aqui denominados **hominídeos**. Os chimpanzés e os bonobos constituem o grupo atual irmão dos humanos (ver Figura 10.9). Todas as espécies fósseis de hominídeos que são filogeneticamente mais próximas dos humanos atuais do que dos chimpanzés são aqui denominadas **humanos** ou **hominínios**.



Figura 28.26 Um prossímio, o társio de Mindanao, *Tarsius syrichta carbonarius*, da ilha de Mindanao nas Filipinas. Ordem Primates, família Tarsiidae.





Figura 28.27 Macacos. **A.** Macaco-aranha, *Ateles geoffroyi*, ordem Primates, família Atelidae, é um macaco do Novo Mundo. **B.** Babuínos, *Papio homadryas*, ordem Primates, família Cercopithecidae, são macacos do Velho Mundo.



Figura 28.28 Gorilas, *Gorilla gorilla*, ordem Primates, família Hominidae, são grandes primatas.

Os fósseis mais antigos conhecidos de grandes primatas provêm de rochas de 23 milhões de anos no leste da África. Esses primeiros hominídeos habitantes de florestas mais tarde diversificaram-se em várias formas, que se espalharam através da África e da Eurásia.

Os primeiros humanos e a origem do bipedalismo

As tendências na evolução de diferenças no esqueleto entre humanos e outros hominídeos estão frequentemente associadas a mudanças na dieta e na postura. As mandíbulas humanas são menos robustas e têm caninos menores do que as de outros hominídeos, refletindo uma dieta mais onívora. A posição do forame magno (um orifício no crânio através do qual passa a medula espinal) mudou para estar diretamente abaixo da caixa craniana nos humanos, sinal indicativo de bipedalismo e de postura ereta. Outras mudanças no esqueleto na linhagem humana associadas ao bipedalismo incluem ossos pélvicos mais curtos, coluna vertebral em forma de S, ossos dos membros posteriores mais longos e um alinhamento paralelo de todos os cinco dígitos do pé (ver Figura 29.9). O bipedalismo proporcionou uma visão melhor do entorno e liberou as mãos para usar ferramentas, defender-se dos predadores, carregar os filhotes e coletar alimento.

A maioria das evidências genéticas sugere que os humanos divergiram dos chimpanzés cerca de 6 milhões de anos atrás, mas alguns estudos datam a divergência como tendo ocorrido mais recentemente, há 4 milhões de anos, ou mais remotamente, há 10 milhões de anos. Indícios de fósseis humanos desse período são poucos e controversos. Em 2001, nas areias do deserto de Chad, foi encontrado um crânio notavelmente completo de um hominídeo, *Sahelanthropus tchadensis*, datado de cerca de 6,5 milhões de anos atrás (Figura 28.29). Apesar de seu cérebro não ser maior do que aquele de um chimpanzé (320 a 380 cm^3), o tamanho relativamente pequeno de seus dentes caninos e a posição ventral do forame magno sugerem que o crânio poderia ser humano.

O primeiro humano bem conhecido foi *Ardipithecus ramidus* da Etiópia, datado de cerca de 4,4 milhões de anos atrás. Até recentemente, essa espécie era conhecida apenas por dentes; em 2009, vários outros fósseis foram descritos, incluindo um esqueleto 45% completo, denominado “Ardi”. O *Ardipithecus* tinha cerca de 120 cm de altura e era bípede, embora mantivesse muitas adaptações ancestrais para a vida arborícola, incluindo braços e dedos longos. Tanto *Sahelanthropus* quanto *Ardipithecus* eram provavelmente habitantes de florestas, como indicam os fósseis de vertebrados e invertebrados provenientes dos mesmos depósitos. Hipóteses anteriores sugeriam que o bipedalismo teria surgido como uma adaptação aos ambientes secos africanos, à medida que as florestas foram substituídas por savanas abertas. Entretanto, uma vez que a formação das savanas na África só ocorreu há cerca de 3 milhões de anos, hoje está claro que o bipedalismo surgiu primeiro

nos hominínios moradores de florestas.

Outro fóssil humano famoso é um esqueleto 40% completo de uma fêmea de *Australopithecus afarensis* (Figura 28.30). Desenterrado em 1974 e denominado “Lucy” por seu descobridor Donald Johanson, *A. afarensis* era um humano bípede, de baixa estatura, com a face e o cérebro (380 a 450 cm^3) pouco maiores do que aqueles de um chimpanzé. Essa espécie apresentava dimorfismo sexual quanto ao tamanho; as fêmeas têm cerca de 1 m (Figura 28.31), e os machos, cerca de 1,5 m de altura. Seus dentes sugerem que se alimentavam principalmente de frutos, mas é provável que incorporassem carne em sua dieta. Os vários fósseis de *A. afarensis* datam de 3,7 a 3 milhões de anos atrás.

Uma explosão de descobertas de fósseis de australopitecinos ao longo das últimas 3 décadas documenta pelo menos oito espécies. Muitas das formas mais antigas são consideradas australopitecinos delgados, dada a constituição física mais leve, especialmente quanto ao crânio e dentes (embora todos fossem mais robustos do que os humanos modernos). O mais antigo destes é *Australopithecus anamensis* do Quênia e da Etiópia, que viveu entre 4,2 e 3,9 milhões de anos atrás. Essa espécie é morfologicamente intermediária entre *Ardipithecus* e *A. afarensis*; alguns pesquisadores o consideram o ancestral ou grupo-irmão dos humanos modernos e todos os outros australopitecinos. Um dos mais recentes foi *Australopithecus africanus*, entre 3 e 2,3 milhões de anos atrás. Em 2010, dois esqueletos de hominídeos foram encontrados na África do Sul de rochas de 2 milhões de anos atrás. Eles foram descritos como *Australopithecus sediba* e sugeriu-se que eram filogeneticamente próximos a *Homo*.

Pelo menos três australopitecinos robustos coexistiram com as primeiras espécies de *Homo* e as espécies mais recentes de *Australopithecus* delgados. Uma dessas era *Paranthropus robustus* (Figura 28.29), cujo tamanho provavelmente se aproximava ao de um gorila. Os australopitecinos “robustos”, que viveram de 2,5 a 1,2 milhões de anos atrás, eram especializados, com cristas cranianas, mandíbulas robustas e molares posteriores grandes. Sua dieta incluía sementes grossas, raízes e nozes, além de frutas, plantas macias e invertebrados típicos de outros primatas hominínios. Representam um ramo extinto na evolução dos hominídeos e não fazem parte de nossa ancestralidade. Uma outra espécie, *Kenyanthropus platyops,* de 3,5 milhões de anos atrás, é morfologicamente distinta. Pode estar proximamente aparentada com os humanos modernos (*Homo*) ou representar mais uma linhagem independente dos primeiros humanos.

Homo primitivo | Fabricação de ferramentas e migração para fora da África

Embora os pesquisadores estejam divididos quanto à questão de quem foram os primeiros membros de *Homo*, e na realidade como definir o gênero *Homo*, a maioria reconhece *Homo habilis* (“homem hábil”) como sendo a espécie conhecida mais antiga do gênero. Essa espécie era semelhante na forma a *Australopithecus*, com cerca de 111 a 135 cm de altura, braços longos e pernas curtas. Como seus ancestrais, *H. habilis* estava adaptado tanto para a vida arborícola quanto bipedal. Entretanto, tinham cérebro maior (500 a 600 cm^3) do que *Australopithecus*, que poderia ter sido usado em um novo traço cultural do *H. habilis* – a fabricação de ferramentas de pedra. Essa capacidade de fazer ferramentas de pedra pode ser o atributo que define o gênero *Homo*. Os chimpanzés e os bonobos não fazem ferramentas de pedra, e não podem ser ensinados a fazer ferramentas simples de pedras, apesar dos esforços de pesquisadores em ensiná-los. *Homo habilis* compartilhou a árida paisagem africana do início do Pleistoceno com muitos outros hominídeos, incluindo espécies de *Paranthropus*, *Kenyanthropus rudolfensis* e, posteriormente, *Homo erectus*. *Kenyanthropus rudolfensis* (também incluído no gênero *Homo* ou *Australopithecus*), uma espécie ligeiramente mais robusta, mas com cérebro maior, do que *H. habilis*, é conhecida por vestígios anteriormente atribuídos a *H. habilis*. Embora a expansão das savanas não esteja mais ligada à origem do bipedalismo, talvez tenha contribuído para a propagação de *Homo*.

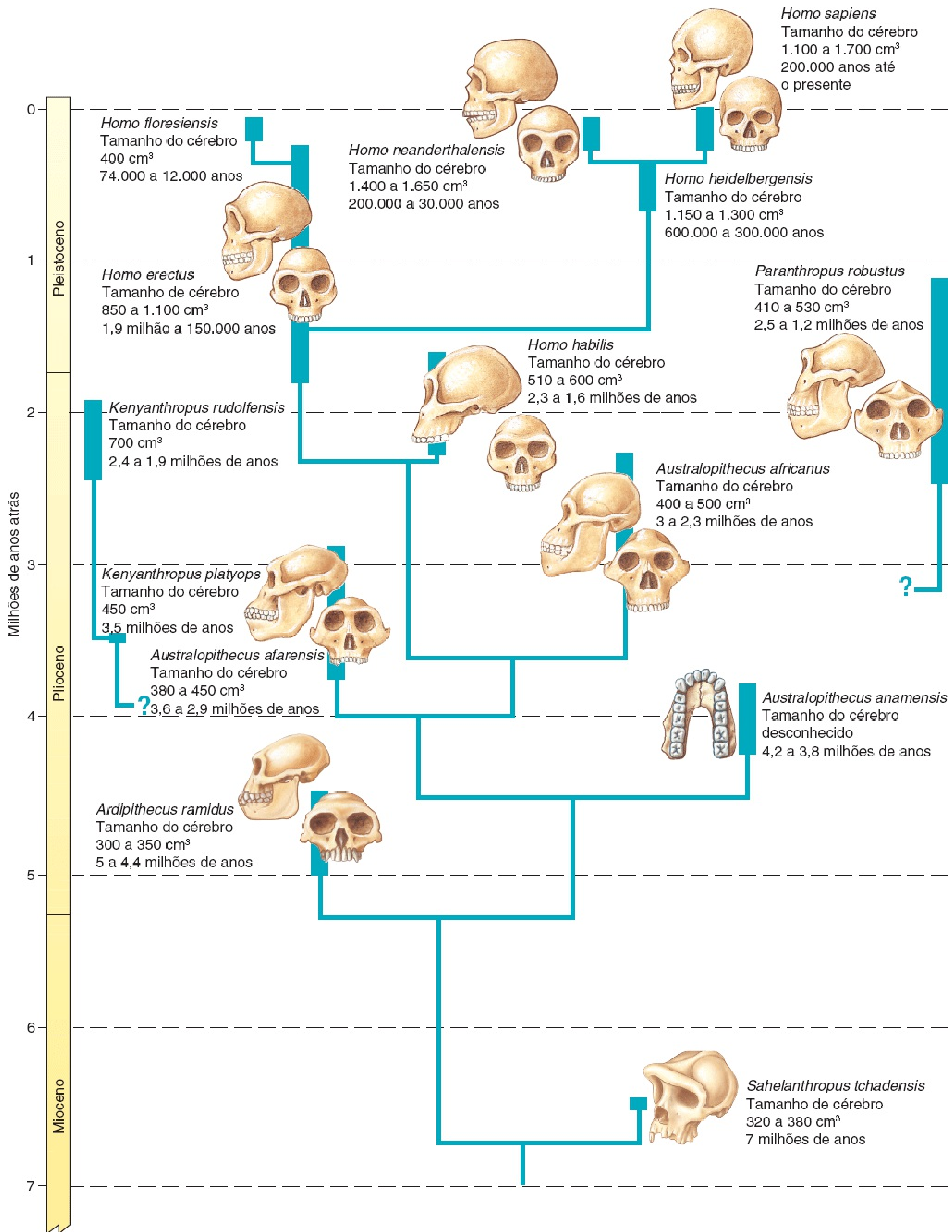

Milhões de anos atrás
0
1
2
3
4
5
6
7
Pleistoceno
Plioceno
Mioceno
Homo sapiens
Tamanho do cérebro
1.100 a 1.700 cm³
200.000 anos até
o presente
Homo floresiensis
Tamanho do cérebro
400 cm³
74.000 a 12.000 anos
Homo neanderthalensis
Tamanho do cérebro
1.400 a 1.650 cm³
200.000 a 30.000 anos
Homo heidelbergensis
Tamanho do cérebro
1.150 a 1.300 cm³
600.000 a 300.000 anos
Homo erectus
Tamanho de cérebro
850 a 1.100 cm³
1,9 milhão a 150.000 anos
Paranthropus robustus
Tamanho do cérebro
410 a 530 cm³
2,5 a 1,2 milhões de anos
Homo habilis
Tamanho do cérebro
510 a 600 cm³
2,3 a 1,6 milhões de anos
Kenyanthropus rudolfensis
Tamanho do cérebro
700 cm³
2,4 a 1,9 milhões de anos
Australopithecus africanus
Tamanho do cérebro
400 a 500 cm³
3 a 2,3 milhões de anos
Kenyanthropus platyops
Tamanho do cérebro
450 cm³
3,5 milhões de anos
?
Australopithecus afarensis
Tamanho do cérebro
380 a 450 cm³
3,6 a 2,9 milhões de anos
?
Australopithecus anamensis
Tamanho do cérebro
desconhecido
4,2 a 3,8 milhões de anos
Ardipithecus ramidus
Tamanho do cérebro
300 a 350 cm³
5 a 4,4 milhões de anos
Sahelanthropus tchadensis
Tamanho de cérebro
320 a 380 cm³
7 milhões de anos

Figura 28.29 Evolução dos hominínios. Uma das possíveis reconstruções filogenéticas é mostrada. Muitas relações são controversas. Note que, nessa reconstrução, *Australopithecus* é parafilético.



Figura 28.30 Lucy (*Australopithecus afarensis*), um dos esqueletos mais completos já encontrado entre aqueles dos primeiros humanos. Lucy data de 3,2 milhões de anos atrás. Numerosos fósseis adicionais dessa espécie foram encontrados, incluindo crânios completos em 1992 e 2000.



Figura 28.31 Uma reconstrução da aparência de Lucy (*à direita*) em comparação a um humano moderno (*à esquerda*).

Há cerca de 1,9 milhão de anos, surgiu *Homo erectus*, um hominídeo alto que media de 150 a 190 cm de altura, com uma testa baixa, mas distinta, e cristas supraorbitais proeminentes. Essa espécie é conhecida na África e Eurásia; os da África são considerados uma espécie diferente, *H. ergaster*, por alguns pesquisadores. Fósseis primitivos tinham uma capacidade cranial de 850 cm^3, um pouco maiores do que os *H. habilis*, mas posteriormente os *H. ergaster* passaram a apresentar uma capacidade cranial de 1.100 cm^3, apenas um pouco menor do que os humanos modernos (Figura 28.29). A tecnologia de *H. erectus* caracteriza-se por ferramentas mais avançadas e controle e uso do fogo, como indicam os depósitos de carvão. *Homo erectus* emigrou da África cerca de 1,8 milhão de anos atrás e dispersou-se pelo sul da Europa e pela Ásia até o leste da China e Java, onde sobreviveu até cerca de 150.000 anos atrás. Outra descoberta surpreendente no que diz respeito aos hominídeos foi anunciada em 2004: *Homo floresiensis*, uma espécie de apenas 1 m de altura, da ilha de Flores, Indonésia. Essa espécie provavelmente divergiu de *H. erectus*, e foi extinta há apenas 13.000 anos.

Humanos modernos

Os humanos modernos divergiram de *H. erectus* da África há pelo menos 800.000 anos. Esses primeiros humanos, anteriormente considerados *Homo sapiens* "arcaicos", são agora normalmente designados como *H. antecessor* e *H. heidelbergensis*. O mais bem conhecido entre eles, *H. heidelbergensis*, dispersou-se através da África, Europa e Oriente Médio. O cérebro de *H. heidelbergensis* (cerca de 1.250 cm^3) era maior do que o de seus ancestrais, e as cristas supraorbitais e os dentes eram reduzidos (embora não tão reduzidos como em *Homo sapiens*). À época de *H. heidelbergensis*, o clima da Terra esfriou e predominaram longos períodos glaciais. Há aproximadamente 300.000 a 200.000 anos, *Homo heidelbergensis* foi substituído por dois hominínios, *H. neanderthalensis*, na Europa, e *H. sapiens*, na África. Tem sido aventada a hipótese de que as populações de *H. heidelbergensis* do norte (da Europa) tornaram-se mais robustas, adaptando-se a condições de frio e a uma dieta basicamente de origem animal, dando origem a *H. neanderthalensis*, enquanto as populações do sul (da África) mantiveram sua aparência mais delgada e, presumivelmente, sua dieta generalizada, dando origem a *H. sapiens*. Os **neandertais** (*H. neanderthalensis*) ocuparam a maior parte da Europa e do Oriente Médio. Tinham um cérebro de tamanho semelhante ao dos humanos modernos e desenvolveram ferramentas de pedra mais sofisticadas do que aquelas de *H. erectus*. Corpos robustos, bastante musculosos, permitiam-lhes sobreviver nos climas frios da Idade do Gelo e caçar os grandes mamíferos do Pleistoceno, incluindo rinocerontes-lanudos, bisões e mamutes. A julgar por seus inúmeros ferimentos na região superior do corpo, os neandertais atacavam animais grandes enfrentando-os de perto, provavelmente apunhalando-os em vez de atirar lanças contra eles. O enterro de mortos entre os neandertais é o primeiro que se conhece, e eles possivelmente desenvolveram rituais complexos ou religião. Entretanto, não desenvolveram arte, tecnologia e cultura complexas de seus sucessores.

As evidências fósseis indicam que as características de *H. sapiens*, como são definidas hoje, surgiram na África há cerca de 200.000 anos (Figura 28.29). Ao redor de 30.000 anos atrás, os neandertais desapareceram, aproximadamente 10.000 anos após o primeiro aparecimento de *H. sapiens* na Europa e na Ásia. Os primeiros humanos modernos eram altos e tinham uma cultura muito diferente daquela dos neandertais. A confecção artesanal de utensílios desenvolveu-se rapidamente, e a cultura humana tornou-se rica com a estética, criação artística e linguagem sofisticada.

Quando se desenvolveu a fala? Muitos animais, incluindo o chimpanzé, podem produzir sons, mas isto não tem comparação com a complexidade da linguagem humana. Ambos *Homo sapiens* e neandertais exibem modificações no crânio (p. ex., aberturas nervosas hipoglossais aumentadas, associadas a movimentos da língua) que ajudam na fala, e versões modernas do gene *FOXP2* (necessário para a fala). Isso sugere que a capacidade para fala evoluiu antes de sua divergência, pelo menos há 200.000 anos.

O que aconteceu com os neandertais? Não existe evidência direta, mas a maioria dos antropólogos arrisca dizer que *H. sapiens*, dada as vantagens tecnológicas e culturais, venceram outros seres humanos. Evidências recentes demonstram alguma reprodução cruzada com os *H. sapiens* há cerca de 60.000 anos. Isso ocorreu, aparentemente, logo após os *H. sapiens* emigrarem da África, visto que alguns genes dos neandertais são comuns em asiáticos e europeus de hoje, mas não em africanos.

Ao encerrarmos nossa discussão sobre a evolução humana, é importante notar que ela se caracteriza pelos mesmos processos evolutivos evidentes em outros grupos animais, incluindo a especiação e a extinção. Um modelo relacionado com a evolução humana, a "hipótese multirregional", considerou que todas as populações *Homo* do último 1,7 milhão de anos formaria uma linhagem única. Esse modelo afirma que, seguindo a dispersão inicial dos humanos da África para a Ásia e Europa, a troca de gene ocorreu primeiramente entre populações vizinhas, permitindo a divergência de caracteres morfológicos, mas sem total isolamento genético. O modelo alternativo, a "hipótese da origem africana recente", vê as espécies de *Homo* reconhecidas como espécies geneticamente isoladas que foram substituídas por outras espécies de *Homo*. Defensores dessa hipótese sugerem que os seres humanos que emigraram da África substituíram os *H. neanderthalensis* da Europa e os *H. erectus* da Ásia, com mínimo ou nenhum fluxo de gene. Análises recentes dos dados do DNA nuclear e mitocondrial resultaram na maioria dos antropólogos assumindo uma visão convergente. Defensores de ambos os modelos concordam que seres os humanos modernos anatomicamente apareceram na África há cerca de 200.000 anos e cruzaram com outros seres humanos na Europa e na Ásia. A quantidade de fluxo de gênico durante o estabelecimento dos seres humanos modernos nestas áreas permanece controversa.

Ressaltamos que, tal qual a evolução de outros hominínios, a evolução de *Homo* é altamente controversa, e que pesquisas nessa área continuam testando essas hipóteses alternativas. Atualmente, há apenas uma espécie humana viva, uma situação incomum quando se considera que de três a cinco espécies de humanos estiveram presentes durante quase todo o período dos últimos 4 milhões de anos. Cerca de 40.000 anos atrás, pelo menos três hominínios foram reconhecidos: *H. floresiensis*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens*!

A posição única do ser humano

Biologicamente, *Homo sapiens* é um produto dos mesmos processos responsáveis pela evolução de todos os organismos desde a origem da vida. Mutação, isolamento, deriva genética e seleção natural têm operado para nós como para outros animais. Nós somos, entretanto, singulares, com uma evolução cultural não genética que proporciona uma retroalimentação constante entre a experiência passada e a futura. Nossas linguagens simbólicas, capacidade de pensamento conceitual, conhecimento de nossa história e poder de manipular nosso ambiente emergem desse dote cultural não genético. Por fim, devemos muito de nossas realizações culturais e intelectuais à nossa ancestralidade arborícola, que nos deu visão binocular, uma magnífica discriminação visual e tátil e o uso manipulativo de nossas mãos. Se os cavalos (que têm um só dedo) tivessem a capacidade mental humana, poderiam ter realizado o que humanos conseguiram?

Classificação das ordens de mamíferos atuais

A classificação segue Wilson e Reeder (2005). As 29 ordens reconhecidas de mamíferos atuais incluem uma ordem de monotremados, sete ordens de marsupiais e 21 ordens de placentários. Uma análise filogenética recente de sequências de DNA levou a muitas mudanças na classificação dos mamíferos. Por exemplo, ficou demonstrado que a antiga ordem Insectivora é polifilética e seus membros estão agora inseridos em três ordens, Afrosoricida, Soricomorpha e Erinaceomorpha.

Classe Mammalia

Subclasse Protheria (Gr. *prōtos*, primeiro, + *thēr*, animal selvagem).

Infraclasse Ornithodelphia (Gr. *ornis*, ave, + *delphys*, útero). Mamíferos monotremados.

Ordem Monotremata (Gr. *monos*, único, + *trēma*, orifício): **mamíferos que põem ovos (ovíparos): ornitorrinco, equidnas**. Três espécies dessa ordem são da Austrália, Tasmânia e Nova Guiné. O membro mais notável dessa ordem é o ornitorrinco, *Ornithorhynchus anatinus*. Nas equidnas-de-bico-curto, *Tachyglossus*, o focinho estreito e longo está adaptado para alimentação à base de formigas.

Subclasse Theria (Gr. *thēr*, animal selvagem).

Infraclasse Metatheria (Gr. *meta*, depois, + *thēr*, animal selvagem). Mamíferos marsupiais.

Ordem Didelphimorphia (Gr. *di*, dois, + *delphi*, útero, + *morph*, forma): **gambás e cuícas das Américas**. Esses mamíferos, como outros marsupiais, caracterizam-se por uma bolsa abdominal, ou marsúpio, onde criam seus filhotes. A maioria das espécies ocorre nas Américas Central e do Sul, mas uma espécie de gambá, *Didelphis virginiana*, é bem distribuída na América do Norte; 87 espécies.

Ordem Paucituberculata (L. *pauci*, poucos, + *tuberculum*, protuberância): **musaranhos marsupiais**. Marsupiais diminutos, do tamanho de

musaranhos, que ocorrem no Oeste da América do Sul; seis espécies.

Ordem Microbiotheria (Gr. *micro*, pequeno, + *bio*, vida, + *thēr*, animal selvagem): **colocolo ou "Monito del Monte"** (em espanhol). Um marsupial sul-americano do tamanho de um camundongo que pode estar mais proximamente relacionado com os marsupiais australianos; uma espécie.

Ordem Dasyuromorphia (Gr. *dasy*, peludo, + *uro*, cauda, + *morph*, forma): **mamíferos carnívoros australianos**. Além de vários grandes carnívoros, essa ordem inclui vários "camundongos" marsupiais, todos eles carnívoros. Restritos à Austrália, Tasmânia e Nova Guiné; 71 espécies.

Ordem Peramelemorphia (Gr. *per*, bolsa, + *mel*, texugo, + *morph*, forma): ***bandicoots***. Assim como os placentários, os membros desse grupo têm uma placenta alantocórica e uma taxa reprodutiva alta. Restritos à Austrália, Tasmânia e Nova Guiné; 22 espécies.

Ordem Notoryctemorphia (Gr. *not*, atrás, + *oryct*, escavador, + *morph*, forma): **toupeiras marsupiais**. Bizarros marsupiais semifossoriais na Austrália; duas espécies.

Ordem Diprotodontia (Gr. *di*, dois, + *pro*, frente, + *odont*, dentes): **coalas, vombates, gambás, cangurus**, entre outros. Grupo diverso que inclui alguns dos maiores e mais conhecidos marsupiais. Presente na Austrália, Tasmânia, Nova Guiné e em muitas ilhas do Sudeste Asiático e Oceania; 143 espécies.

Infraclasse Eutheria (Gr. *eu*, verdadeiro, + *thēr*, animal selvagem). Mamíferos placentários.

Ordem Afrosoricida (*afro*, da África, + L. *soric,* musaranho): **tenrecos** e **toupeiras douradas.** Pequenos mamíferos insetívoros da África e de Madagascar; 51 espécies.

Ordem Macroscelidea (Gr. *makros*, grande, + *skelos*, perna): **musaranhos-elefante**. São mamíferos furtivos, com pernas longas, focinho em forma de tromba adaptado para procurar insetos, e olhos grandes. Bem distribuídos na África; 15 espécies.

Ordem Tubulidentata (L. *tubulus*, tubo, + *dens*, dentes): **oricteropo** (*aardvark*). *Aardvark* em holandês significa porco-da-terra, um animal peculiar, com um corpo semelhante ao do porco encontrado na África; uma espécie.

Ordem Proboscidea (Gr. *proboskis*, tromba de elefante, de *pro*, antes, + *boskein*, alimentar-se): **mamíferos proboscídeos**: **elefantes**. Os maiores entre os animais terrestres, com dois incisivos superiores alongados formando presas e dentes molares bem desenvolvidos. Os elefantes asiáticos ou indianos, *Elephas maximus*, foram há tempos parcialmente domesticados e treinados para realizar trabalho pesado. A domesticação de elefantes africanos, *Loxodonta africana*, é mais difícil, mas foi conseguida pelos antigos cartagineses e romanos, que os utilizavam em seus exércitos; três espécies.

Ordem Hyracoidea (Gr. *hyrax*, musaranho): **hírax**. Os híraxes são herbívoros restritos à África e à Síria. Parecem-se um pouco com coelhos de orelhas curtas, mas têm dentes como os dos rinocerontes, cascos nos artelhos e almofadas plantares bem desenvolvidas nas mãos e nos pés. Eles têm quatro dedos nas mãos e três artelhos nos pés; quatro espécies.

Ordem Sirenia (Gr. *seiren*, ninfa do mar): **peixes-boi, dugongos**. Mamíferos aquáticos de grande porte, de cabeça grande, sem membros posteriores e com membros anteriores modificados em nadadeiras. Os dugongos das costas tropicais do leste da África, Ásia e Austrália, assim como três espécies de peixes-boi da região do Caribe e Flórida, Rio Amazonas e Oeste da África, são as únicas espécies atuais. Uma quinta espécie, o grande dugongo-de-steller, foi caçada pelo homem até a extinção na metade do século 18; quatro espécies.

Ordem Cingulata (L. *cingul*, cinto): **tatus** (Figura 28.32). Mamíferos insetívoros com dentes pequenos em forma de pino e couraça composta por faixas semelhantes a cintos. Habitam as Américas do Sul e Central; o tatu-galinha está expandindo sua distribuição geográfica para o norte, nos EUA; 21 espécies.

Ordem Pilosa (L. *pilos*, peludo): **bichos-preguiça**, **tamanduás**. Tamanduás são mamíferos desprovidos de dentes que usam suas línguas longas para alimentar-se de formigas e cupins; bichos-preguiça são arborícolas e alimentam-se de folhas. Ambos estão restritos às Américas Central e do Sul; 10 espécies.

Ordem Dermoptera (Gr. *derma*, pele, + *pteron*, asa): **colugos** ou **lêmures-voadores**. São relacionados com os verdadeiros morcegos e constituem um único gênero *Galeopithecus*. Não são lêmures (que são primatas) e não voam, mas planam como os esquilos-voadores. Ocorrem na península da Malásia no Sudeste Asiático; duas espécies.

Ordem Scandentia (L. *scandentis*, que escala): **tupaias** ou **musaranhos-arborícolas**. Pequenos mamíferos que se assemelham a esquilos e que são encontrados nas florestas tropicais do Sul e do Sudeste Asiático. Apesar de seu nome, muitos não estão particularmente bem adaptados para a vida nas árvores e alguns são quase completamente terrestres; 20 espécies.



Figura 28.32 Tatu-galinha, *Dasypus novemcinctus*. Durante o dia, essa espécie noturna ocupa túneis longos, os quais escava com seus membros anteriores potentes dotados de garras. Ordem Cingulata, família Dasypodidae.

Ordem Primates (L. *prima*, primeiro): **prossímios, macacos, grandes macacos.** Animais com o maior desenvolvimento do encéfalo, em particular do córtex cerebral. A maioria das espécies é arborícola, com grandes olhos, visão binocular, mãos que agarram e cinco dedos (normalmente com unhas achatadas) nos membros posteriores e anteriores. Tem sido levantada a hipótese de que seus hábitos arborícolas e a agilidade em capturar alimentos ou escapar de predadores foram, em grande parte, responsáveis pelos avanços na estrutura de seu encéfalo. Há duas subordens; 376 espécies.

Subordem Strepsirhini (Gr. *strepsō*, virar, torcer, + *rhinos*, nariz): **lêmures**, **aiê-aiê, lóris, potos, gálagos**. Sete famílias de primatas arborícolas, anteriormente denominados prossímios, concentrados em Madagascar, mas com espécies na África, Sudeste Asiático e península da Malásia. Todos têm uma região úmida e sem pelos (o rinário) ao redor das narinas em forma de vírgula, uma longa cauda não preênsil e o segundo dedo do pé provido de garra. Sua alimentação inclui tanto vegetais quanto animais; 88 espécies.

Subordem Haplorhini (Gr. *haploos,* único, simples, + *rhinos*, nariz): **társios, micos, saguis**, **macacos do Novo e do Velho Mundo, gibões, gorilas, chimpanzés, orangotangos, humanos**. Seis famílias, e todas, com exceção daquela dos társios, estão no clado Anthropoidea. Esses primatas têm a região do nariz com pelos e narinas arredondadas, bem como diferenças na morfologia do crânio que os distinguem dos primatas Strepsirhini. A família **Tarsiidae** contém os társios, que são crepusculares ou noturnos (Figura 28.26), com olhos grandes voltados para frente e focinho reduzido (cinco espécies). Os macacos do Novo Mundo, algumas vezes denominados macacos platirrinos porque suas narinas são bastante afastadas, estão contidos em duas famílias: **Callitrichidae** (saguis e micos; 35 espécies) e **Cebidae** (macacos semelhantes aos macacos-prego; 65 espécies). Os calitriquídeos, que incluem os coloridos micos-leões, têm mãos preênseis e locomoção quadrúpede. Os macacos cebídeos são muito maiores do que qualquer calitriquídeo. Incluem os macacos-prego, *Cebus*, os macacos-aranha, *Ateles*, e os bugios, *Alouatta*. Alguns cebídeos (incluindo os macacos-aranha e os bugios) têm caudas preênseis (Figura 28.27A), utilizadas como uma mão adicional para agarrar e balançar-se.

Os macacos do Velho Mundo, denominados macacos catarrinos porque suas narinas estão próximas e se abrem para frente, fazem parte da família **Cercopithecidae,** com 96 espécies. Incluem o mandril, *Mandrillus*, babuínos, *Papio,* macacos do gênero *Macaca*, e lângures, *Presbytis*. O polegar da mão e o do pé são opositores. Alguns têm bolsas internas nas bochechas e nenhum tem cauda preênsil. A família **Hylobatidae** contém os gibões (11 espécies do gênero *Hylobates*), com braços muito mais longos do que as pernas, mãos preênseis, com polegares inteiramente opositores e locomoção por braquiação verdadeira. A família **Hominidae** contém quatro gêneros e cinco espécies atuais: *Gorilla* (uma espécie), *Pan* (duas espécies, chimpanzé e bonobo), *Pongo* (uma espécie, orangotango) e *Homo* (uma espécie, humanos).

Ordem Lagomorpha (Gr. *lagos*, lebre, + *morphē*, forma): **coelhos, lebres, lebres-assobiadoras** (Figura 28.33). Eles têm incisivos longos de crescimento contínuo como os roedores, mas, diferentemente deles, com quatro incisivos superiores, em vez de dois. Todos os lagomorfos são herbívoros e o grupo tem distribuição cosmopolita; 92 espécies.

Ordem Rodentia (L. *rodere*, roer): **mamíferos que roem**: **esquilos**, **ratos**, **marmotas**. Os mais numerosos de todos os mamíferos, tanto em abundância quanto em espécies. Caracterizados por dois pares de incisivos afiados como cinzéis que crescem ao longo de toda a vida e estão adaptados para roer. Com sua impressionante taxa reprodutiva, adaptabilidade e capacidade de invadir quase todos os *habitats* terrestres, são de grande importância ecológica. Famílias importantes dessa ordem são **Sciuridae** (esquilos e marmotas), **Muridae** (ratos e camundongos), **Castoridae** (castores), **Erethizontidae** (porcos-espinhos do Novo Mundo), **Geomyidae** (*gophers*) e **Cricetidae** (*hamsters*, lemingues, ratos e camundongos do Novo Mundo); 2.277 espécies.

Ordem Soricomorpha (L. *soric*, musaranho, + *morph*, forma): **musaranhos**, **toupeiras**. Pequenos animais com focinho pontudo, que se alimentam principalmente de pequenos invertebrados e passam a maior parte de suas vidas embaixo do solo ou encobertos. Os musaranhos estão entre os menores mamíferos. São encontrados em todo o mundo, exceto na Nova Zelândia e Austrália; 428 espécies.



Figura 28.33 Uma lebre-assobiadora, *Ochotona princeps*, sobre uma rocha no Alasca. Esse pequeno mamífero, do tamanho de um rato, não hiberna, mas prepara-se para o inverno armazenando gramíneas secas embaixo de pedras grandes. Ordem Lagomorpha, família Ochotonidae.

Ordem Erinaceomorpha (Gr. *erin*, ouriço, + *morph*, forma): **ouriços** e **gimnuros**. Os ouriços, da Eurásia e África, são noturnos e onívoros, habitam tocas subterrâneas e são recobertos por numerosos pelos modificados em espinhos. Os gimnuros são semelhantes a musaranhos na aparência, mas são maiores; vivem no Sudeste Asiático; 24 espécies.

Ordem Chiroptera (Gr. *cheir*, mão, + *pteron*, asa): **morcegos**. As asas dos morcegos, os únicos mamíferos verdadeiramente voadores, são membros anteriores modificados. Os dígitos, do segundo ao quinto, são alongados para sustentar uma fina membrana tegumentar que permite o voo. O primeiro dígito (polegar) é curto, com uma garra. A maioria dos morcegos, incluindo todas as espécies norte-americanas, são comedores de insetos noturnos. Nos trópicos do Velho Mundo, os morcegos conhecidos como "raposas voadoras", *Pteropus*, são os maiores entre todos os morcegos, com envergadura das asas de até 1,7 m; alimentam-se principalmente de frutos; 1.116 espécies.

Ordem Pholidota (Gr. *pholis*, escama córnea): **pangolins**. Um grupo curioso de mamíferos, que tem o corpo recoberto por escamas queratinizadas sobrepostas formadas pela fusão de tufos de pelos. Vivem na Ásia tropical e na África; oito espécies.

Ordem Carnivora (L. *caro*, carne, + *vorare*, devorar): **mamíferos comedores de carne: cães, lobos, gatos, ursos** (Figura 28.34)**, doninhas, pinípedes – focas, leões-marinhos** (Figura 28.35) e **morsas**. Todos os carnívoros, com exceção do panda-gigante, são predadores e seus dentes são especialmente adaptados para dilacerar carne; a maioria tem caninos para matar suas presas. Distribuem-se pelo mundo todo, exceto nas regiões australiana e antártica, onde não há formas nativas (além dos pinípedes). Dentre as famílias mais conhecidas estão: **Canidae** (cães), que inclui lobos, raposas e coiotes; **Felidae** (gatos), cujos membros incluem tigres, leões, pumas e linces; **Ursidae** (ursos); **Procyonidae** (guaxinins); **Mustelidae (**doninhas), que inclui martas, cangambás, doninhas, lontras, texugos e glutões; e **Otariidae** (pinípedes com orelhas), incluindo os leões-marinhos; 280 espécies.



Figura 28.34 Urso-cinzento, *Ursus arctos horribilis*, do Alasca. Esses ursos, outrora comuns nos outros 48 estados dos EUA, estão agora confinados em grande parte a regiões selvagens. Ordem Carnivora, família Ursidae.



Figura 28.35 Um leão-marinho de Galápagos, *Zalophus californianus*, vocaliza para indicar a posse de seu território. Ordem Carnivora, família Otariidae.

Ordem Perissodactyla (Gr. *perissos*, ímpar, + *daktylos*, dedo): **mamíferos ungulados com número ímpar de dedos: cavalos, asnos, zebras, antas, rinocerontes.** Esses mamíferos têm um número ímpar de dedos (um ou três), cada um com um casco queratinizado (Figura 28.36). Tanto os Perissodactyla quanto os Artiodactyla são frequentemente denominados **ungulados** (L. *ungula*, casco) ou mamíferos com cascos, cujos dentes são adaptados para triturar plantas. O cavalo, os asnos e as zebras (família Equidae) têm apenas um dedo funcional. As antas têm uma curta probóscide formada pelo lábio superior e pelo nariz. Os rinocerontes, *Rhinoceros*, incluem diversas espécies encontradas na África e Sudeste Asiático. Todos são herbívoros; 17 espécies.

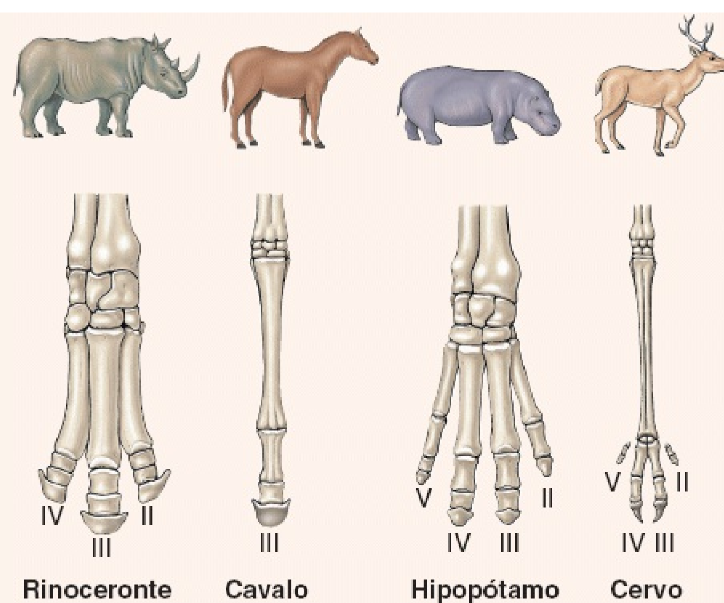


Figura 28.36 Ungulados com número par e ímpar de dedos. Os rinocerontes e os cavalos (ordem Perissodactyla) têm um número ímpar de dedos. Hipopótamos e cervos (ordem Artiodactyla) têm um número par de dedos. Animais mais leves e mais rápidos correm sobre apenas um ou dois dedos.

Ordem Artiodactyla (Gr. *artios*, par, + *daktylos*, dedo): **mamíferos ungulados com número par de dedos**: **suínos, camelos, cervos e afins, girafas, hipopótamos, antílopes, bois, carneiros, cabras**. A maioria tem dois dedos, embora o hipopótamo e alguns outros tenham quatro (Figura 28.37). Cada dedo é envolto por um casco queratinizado. Muitos, como bois, cervos e carneiros, têm cornos ou chifres. Muitos são ruminantes. A maioria é estritamente herbívora, mas algumas espécies, como os porcos, são onívoras. O grupo inclui alguns dos animais domésticos mais valiosos. A ordem Artiodactyla é comumente subdividida em três subordens: **Suina** (porcos, catetos e hipopótamos), **Tylopoda** (camelos) e **Ruminantia** (veados, girafas, carneiros, bois e antílopes); 240 espécies.



Figura 28.37 Baleia-jubarte, *Megaptera novaeangliae*, saltando. A baleia-jubarte está entre as baleias mais acrobáticas, e parece saltar para fora da água para atordoar cardumes de peixes ou para comunicação com outros membros do grupo. Ordem Cetacea, família Balaenopteridae.

Ordem Cetacea (L. *cetus*, baleia): **baleias** (Figura 28.37), **golfinhos**, **toninhas**. Os membros anteriores dos cetáceos são modificados em amplas nadadeiras; os membros posteriores estão ausentes. Alguns têm uma nadadeira dorsal carnosa e a cauda é subdividida em lobos transversais carnosos. As narinas são representadas por um espiráculo simples ou duplo em cima da cabeça. Os pelos estão limitados a poucos no focinho, não têm glândulas na pele, exceto as mamárias e aquelas dos olhos. A ordem é dividida nos **odontocetos** ou **baleias com dentes** (subordem Odontoceti), representados por golfinhos, toninhas e cachalotes; e nos **misticetos** ou **baleias com barbatanas** (subordem Mysticeti), representados pelas rorquais, baleias-francas e baleias-cinzentas. Os misticetos são geralmente maiores do que os odontocetos. A baleia-azul, uma rorqual, está entre os animais mais pesados já existentes. Em vez de dentes, os misticetos têm um dispositivo filtrador (as barbatanas) fixado ao palato, usado para filtrar o plâncton; 84 espécies.

Resumo

Os mamíferos são vertebrados endotérmicos e homeotérmicos cujos corpos têm pelos e que alimentam seus filhotes com leite. As cerca de 5.700 espécies de mamíferos descendem da linhagem sinápsida de amniotas que surgiu durante o Período Carbonífero da Era Paleozoica. Pode-se seguir sua evolução desde os pelicossauros do período Permiano aos terápsidos do Permiano Superior e do Triássico da Era Mesozoica. Um grupo de terápsidos, os cinodontes, deu origem aos mamíferos durante o período Triássico. A evolução dos mamíferos foi acompanhada pelo aparecimento de muitos caracteres derivados importantes, dentre os quais um cérebro aumentado com maior integração sensorial, alta taxa metabólica, endotermia, dentição heterodonte e muitas modificações no esqueleto que possibilitaram uma vida mais ativa. Os mamíferos diversificaram-se rapidamente durante o período Terciário da Era Cenozoica.

Os mamíferos são assim denominados em função dos órgãos glandulares secretores de leite nas fêmeas (rudimentares nos machos), uma adaptação única que, combinada com o cuidado parental prolongado, diminui para os jovens a necessidade de obter alimentos sozinhos e facilita a transição para a idade adulta. Os pelos, que são anexos do tegumento, recobrem a maioria dos mamíferos e são importantes para a proteção mecânica, isolamento térmico, coloração protetora e impermeabilização. A pele dos mamíferos é rica em glândulas: glândulas sudoríparas cuja função é resfriar o corpo através da evaporação, glândulas odoríferas utilizadas em interações sociais e glândulas sebáceas que secretam óleo lubrificante para a pele.

Todos os mamíferos placentários têm dentição decídua que é substituída por dentes permanentes (dentição difiodonte). Quatro tipos de dentes – incisivos, caninos, pré-molares e molares – são altamente modificados nos diferentes mamíferos de acordo com a especialização alimentar, ou podem estar ausentes. Os hábitos alimentares dos mamíferos influenciam fortemente a forma do corpo e a fisiologia. Os insetívoros têm dentes pontiagudos para perfurar o exosqueleto de insetos e o tegumento de outros pequenos invertebrados. Os mamíferos herbívoros têm dentes especializados para triturar celulose e plantas ricas em sílica, assim como regiões especializadas do trato digestivo para abrigar microrganismos que digerem a celulose. Os mamíferos carnívoros apresentam adaptações, que incluem especializações dos músculos das mandíbulas e dos dentes, para matar e processar suas presas, principalmente animais herbívoros. Os onívoros alimentam-se tanto de plantas quanto de animais e apresentam uma variedade de tipos de dentes.

Alguns mamíferos marinhos, terrestres e aéreos realizam migrações, e algumas delas, como as das focas-de-pelo (*fur seal)* e caribus, são bastante longas. As migrações geralmente ocorrem em direção a condições climáticas favoráveis, seja para obtenção de alimento, acasalamento ou criação de filhotes.

Os mamíferos aptos ao voo verdadeiro, os morcegos, são essencialmente noturnos e, assim, evitam a competição direta com as aves. A maioria usa ecolocalização ultrassônica para navegar e alimentar-se no escuro.

Os monotremados da região australiana são os únicos mamíferos que retiveram a característica ancestral de postura de ovos. Depois de eclodir, os filhotes são alimentados com o leite da mãe. Todos os outros mamíferos são vivíparos. Os embriões dos marsupiais passam por períodos breves de gestação, nascem pouco desenvolvidos e completam seu crescimento inicial no marsúpio da mãe, alimentados com leite. Os demais mamíferos são eutérios, mamíferos que desenvolvem uma sofisticada ligação entre a mãe e os embriões através da placenta, pela qual os embriões são nutridos por um período prolongado.

As populações de mamíferos flutuam por causas dependentes ou independentes de densidade, e alguns mamíferos, particularmente os roedores, podem passar por ciclos extremos de abundância na densidade populacional. O sucesso inquestionável dos mamíferos como um grupo reflete sua impressionante adaptabilidade global.

Os humanos são primatas, um grupo de mamíferos que descende de um ancestral semelhante a um musaranho. O ancestral comum a todos os primatas atuais era arborícola e tinha dedos preênseis e olhos voltados para frente capazes de visão binocular. Os primatas diversificaram-se e hoje incluem (1) lêmures e lóris, e (2) társios, macacos e grandes primatas (incluindo os humanos). Chimpanzés e bonobos juntos formam o grupo-irmão dos humanos. Os primeiros humanos apareceram na África há cerca de 6,5 milhões de anos e deram origem a diversos gêneros de australopitecinos, que perduraram por aproximadamente 3 milhões de anos. Os australopitecinos tinham estatura mais baixa e encéfalo menor do que o dos humanos modernos, mas eram bípedes. Eles deram origem ao *Homo habilis* e coexistiram com este, que foi o primeiro a fabricar ferramentas de pedra. *Homo erectus* surgiu há aproximadamente 1,9 milhão de anos e dispersou-se pela África, Europa e

Ásia. Foram por fim substituídos pelos humanos modernos, *Homo sapiens*.

Questões de revisão

1. Descreva a evolução dos mamíferos, por toda a linhagem sinápsida, desde os primeiros ancestrais amniotas até os mamíferos verdadeiros. Como você distinguiria pelicossauros, primeiros terápsidos, cinodontes e mamíferos?
2. Descreva as adaptações estruturais e funcionais que surgiram nos primeiros amniotas e prenunciaram o plano corporal dos mamíferos. Quais atributos dos mamíferos você considera especialmente importantes para a sua diversificação bem-sucedida?
3. Foi levantada a hipótese de que os pelos tenham evoluído nos terápsidos como uma adaptação para o isolamento térmico, mas, nos mamíferos atuais, os pelos têm outras funções. Descreva-as.
4. O que é distintivo em cada uma das seguintes estruturas: cornos dos bovídeos, chifres dos cervídeos e cornos dos rinocerontes? Descreva o ciclo de crescimento dos chifres.
5. Descreva a localização e a principal função ou funções de cada uma das seguintes glândulas da pele: glândulas sudoríparas, glândulas odoríferas, glândulas sebáceas e glândulas mamárias.
6. Defina "difiodonte" e "heterodonte" e explique por que ambos os termos aplicam-se à dentição dos mamíferos.
7. Descreva os hábitos alimentares dos mamíferos insetívoros, herbívoros, carnívoros e onívoros. Cite nomes populares de alguns mamíferos que pertencem a cada grupo.
8. A maioria dos mamíferos herbívoros depende da celulose como fonte principal de energia; entretanto, nenhum mamífero sintetiza enzimas que quebrem a celulose. Como os tratos digestivos dos mamíferos se especializaram para a digestão simbiótica da celulose?
9. Como a fermentação difere entre cavalos e bois?
10. Qual é a relação da massa corporal com a taxa metabólica nos mamíferos?
11. Descreva as migrações anuais dos caribus e das focas-de-pelo (*fur seal)*.
12. Explique o que é característico dos hábitos de vida e modo de navegação dos morcegos.
13. Descreva e diferencie os padrões reprodutivos nos mamíferos monotremados, marsupiais e placentários. Quais aspectos da reprodução dos mamíferos caracterizam *todos* os mamíferos, mas nenhum outro vertebrado?
14. Diferencie território e área de vida nos mamíferos.
15. Qual é a diferença entre as causas dependentes e independentes da densidade sobre o tamanho das populações de mamíferos?
16. Descreva o ciclo populacional lebre-lince, considerado um exemplo clássico de relação presa-predador (Figura 28.24). Da análise do seu ciclo, formule uma hipótese para explicar as oscilações.
17. O que significam os termos Theria, Metatheria, Eutheria, Monotremata e Marsupialia? Cite mamíferos que estão incluídos em cada táxon.
18. Quais características anatômicas separam os primatas de outros mamíferos?
19. Que papel desempenham os fósseis apelidados de "Ardi" e "Lucy" na reconstrução da história da evolução humana?
20. Em que diferem os gêneros *Australopithecus* e *Homo*?
21. Quando surgiram as diferentes espécies de *Homo* e como sua cultura difere?

    Para aprofundar seu raciocínio. Muitos zoólogos consideram os dentes, em vez da endotermia, os pelos ou a lactação, como a característica mais importante para o sucesso dos mamíferos. Explique por que esse ponto de vista poderia ser verdadeiro.

Referências selecionadas

Cameron, D. W., and C. P. Groves. 2004. Bones, stones, and molecules. Burlington, Massachusetts, Elsevier Academic Press. *Resumo abrangente da evolução dos seres humanos que destaca a especiação e extinção de sua linhagem.*

DeSalle, R., and I. Tattersall. 2008. Human origins. College Station, Texas A & M University Press. *A contribuição do genoma humano para nossa compreensão da evolução humana.*

Feldhamer, G. A., L. C. Drickamer, S. H. Vessey, and J. F. Merritt. 2007. Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology, ed.

3. Baltimore, Johns Hopkins University Press. *Livro didático moderno e bem-ilustrado.*

Gibbons, A. 2009. A new kind of ancestor: Ardipithecus unveiled. Science **326:**36-40. *Esse e outros onze artigos sobre esse tema descrevem a anatomia e a vida dos "Ardi".*

Green, R. E., and 55 others. 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. Science **328:**701-722. *Os genes neandertais estão nos europeus e asiáticos atuais, evidência da reprodução cruzada limitada entre neandertais e seres humanos modernos.*

Grzimek's encyclopedia of mammals. 1990. vol. 1-5. New York, McGraw-Hill Publishing Company. *Fonte de informações valiosas sobre todas as ordens de mamíferos.*

Johanson, D. C., and M. A. Edey. 1981. Lucy, the beginnings of humankind. New York, Simon & Schuster. *Relato divertido da descoberta de Johanson do famoso e quase completo esqueleto dos* Australopithecus afarensis.

Macdonald, D. (ed.). 2009. The encyclopedia of mammals, ed. 2. London, UK, Oxford University Press. *Cobertura de todas as ordens e famílias de mamíferos, enriquecida com ótimas fotografias e obras de arte coloridas.*

Nowak, R. M. 1999. Walker's mammals of the world, ed. 6. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *Sólido trabalho de referência ilustrado sobre os mamíferos, com descrições e todas as espécies existentes e recentemente extintas.*

Rismiller, P. D., and R. S. Seymour. 1991. The echidna. Sci. Am. **294:**96-103 (Feb.). *Estudos sobre esse fascinante monotremado revelaram muitos segredos de sua história natural e reprodução.*

Suga, N. 1990. Biosonar and neural computation in bats. Sci. Am. **262:**60-68 (June). *Como o sistema nervoso do morcego processa os sinais de ecolocação*.

Wilson, D. E., and D. Reeder (eds.). 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, ed. 3. Baltimore, Johns Hopkins University Press. *Uma compilação confiável das espécies de mamíferos do mundo.*

Wong, K. 2002. The mammals that conquered the seas. Sci. Am. **286:**70-79 (May). *Os fósseis e a evidência de DNA ajudam a desvendar a história evolutiva das baleias.*

* N.R.T.: Os macacos (*monkeys*), infraordem Simiiformes, incluem principalmente as espécies com caudas e geralmente de menor porte. Os grandes primatas (*ape*), superfamília Hominoidea, incluem os primatas antropoides sem cauda, geralmente de grande porte, embora inclua os gibões.

CAPÍTULO 29

PARTE 4

Suporte, Proteção e Movimento



Uma formiga carrega com facilidade uma folha que é mais pesada que seu próprio peso corporal.

De gafanhotos e super-homem

Galileu, no século 17, comentou: “Um cão provavelmente poderia carregar dois ou três cães semelhantes sobre o dorso; mas acredito que um cavalo não poderia carregar no dorso outro de tamanho igual ao seu.” Galileu estava se referindo ao princípio da escala, um procedimento que nos permite entender as consequências físicas de mudar o tamanho do corpo. Um gafanhoto pode saltar a uma altura de 50 vezes o comprimento de seu corpo; já o homem em um salto em pé não pode transpor um obstáculo maior que sua própria altura. Sem um entendimento do princípio da escala, tal comparação poderia facilmente nos conduzir a conclusões errôneas de que há algo muito especial sobre a musculatura dos insetos. Para os autores dos textos de entomologia do século 19, pareceu que “Essa maravilhosa força dos insetos é, sem dúvida, o resultado de algo peculiar na estrutura e arranjo de sua musculatura e, principalmente, do seu extraordinário poder de contração”. Mas os músculos dos gafanhotos não são mais poderosos que os músculos do ser humano, porque *músculos de pequenos e grandes animais exercem a mesma força por área de seção transversal*. Os gafanhotos saltam alto em proporção ao seu tamanho porque eles são pequenos, e não porque sejam dotados de músculos extraordinários.

Os autores desses textos do século 19 sugeriram que, se os vertebrados tivessem os poderes dos insetos, eles teriam com certeza “causado a primeira devastação do mundo”. Para os mortais terrestres, seria necessário muito mais que músculos de super-homem para que saltassem em proporções iguais aos gafanhotos. Eles necessitariam de tendões, ligamentos e ossos de super-homem para resistirem às pressões de poderosas contrações, sem mencionar as forças de esmagamento na aterrissagem terrestre com velocidade máxima. As façanhas do super-homem seriam quase impossíveis se ele fosse construído a partir de materiais terrestres em vez dos materiais magníficos disponíveis aos habitantes do mitológico planeta Krypton.

TEGUMENTO

O tegumento é a cobertura externa do corpo, um revestimento de proteção que inclui a pele e todas as suas estruturas derivadas ou associadas, como pelos, cerdas, escamas, penas e cornos. Na maioria dos animais, o tegumento é resistente e flexível, proporcionando proteção mecânica contra desgaste e perfurações, e forma ainda uma barreira efetiva contra a invasão de bactérias. Ele proporciona ainda uma barreira impermeável contra perda e ganho de fluidos. A pele ajuda a proteger as células da camada superficial contra a ação prejudicial dos raios solares ultravioleta. Além de ser um revestimento de proteção, a pele realiza diversas e importantes funções reguladoras. Assim, por exemplo, nos animais endotérmicos, a pele é de vital importância na regulação da temperatura, pois é através dela que a maior parte do calor corporal é eliminada; a pele contém mecanismos que resfriam o corpo quando ele está muito quente e diminuem a perda de calor quando ele está muito frio. Ela contém receptores sensoriais que fornecem informações indispensáveis sobre o ambiente externo. Ela tem também funções excretoras e, em alguns animais, também funções respiratórias. Em certos animais, a pele também pode absorver nutrientes, como ocorre, por exemplo, com muitos endoparasitas. Através da pigmentação da pele, alguns organismos podem se tornar mais ou menos conspícuos. As secreções da pele podem tornar o animal sexualmente atrativo ou repugnante, ou fornecer indícios olfatórios e/ou feromonais que influenciam as interações comportamentais entre os indivíduos.

Tegumento dos invertebrados

Muitos eucariotas unicelulares têm somente uma delicada membrana plasmática para revestimento externo; outros, assim como *Paramecium*, desenvolveram uma película de proteção (ver Capítulo 11). Todavia, a maioria dos invertebrados tem um tecido de revestimento mais complexo. O principal revestimento é a **epiderme**, uma camada única de células. Alguns invertebrados acrescentaram uma **cutícula** acelular sobre a epiderme como proteção adicional.

Os membros de um grande clado de animais parasitos do filo Platyhelminthes (vermes chatos) têm um **tegumento sincicial** resistente às respostas imunológicas e à digestão pelas enzimas do hospedeiro. Foi levantada a hipótese de que a ausência de delimitação entre as células proporcionou tal proteção ao parasito (ver Capítulo 14).

A epiderme dos moluscos é delicada e macia e contém glândulas mucosas, algumas das quais secretam o carbonato de cálcio da concha (ver Capítulo 16). Alguns moluscos cefalópodes (lulas e polvos) desenvolveram um tegumento mais complexo, constituído de cutícula, epiderme simples, camada de tecido conjuntivo, camada de células refletoras (iridócitos) e uma camada mais densa de tecido conjuntivo.

O tegumento invertebrado mais complexo é o dos artrópodes, que proporciona não apenas proteção, mas também suporte esquelético. O desenvolvimento de um exoesqueleto firme e de apêndices articulados apropriados para inserção muscular tem sido uma característica-chave para a extraordinária diversidade desse filo, o maior dos grupos animais. O tegumento dos artrópodes consiste em uma **epiderme** simples (também denominada, mais precisamente, de **hipoderme**), que secreta uma cutícula complexa com duas camadas (Figura 29.1A). A camada interna mais densa, a **procutícula**, é composta de proteína e quitina (um polissacarídio) disposta em camadas (lamelas). A camada externa da cutícula, disposta na superfície externa da procutícula, é a delgada **epicutícula**. A epicutícula é um complexo não quitinoso de proteínas e lipídios que proporciona uma barreira protetora para o tegumento contra a perda de umidade.

A cutícula dos artrópodes pode ser uma camada resistente, mas também macia e flexível, como em muitos microcrustáceos e larvas de insetos (ver Capítulo 20 e Capítulo 21, respectivamente), ou ainda ela pode ser endurecida de uma ou duas maneiras. Nos crustáceos decápodes, caranguejos e lagostas, por exemplo, a cutícula é enrijecida pela **calcificação**, deposição de carbonato de cálcio nas camadas externas da procutícula (ver Capítulo 20). Nos insetos, o endurecimento ocorre quando as moléculas de proteínas unem-se em ligações cruzadas permanentes dentro e entre as lamelas adjacentes da procutícula. O resultado desse processo, chamado de **esclerotização**, é a formação de uma proteína altamente resistente e insolúvel, a **esclerotina**. A cutícula dos artrópodes é um dos materiais mais resistentes sintetizados pelos animais; ela é fortemente resistente à pressão e ao rompimento e pode resistir à ebulição em álcalis concentrados; mais ainda, é leve, e tem massa específica de apenas 1,3 (1,3 × o peso da água).

Por causa da cutícula resistente, os artrópodes precisam trocar o tegumento para crescer. Quando trocam o tegumento, as células epidérmicas dividem-se primeiro por mitose. As enzimas secretadas pela epiderme digerem a maior parte da procutícula. Os materiais digeridos são então absorvidos e, consequentemente, aproveitados. Posteriormente, no espaço

imediatamente abaixo da cutícula velha, formam-se novas epicutícula e procutícula. Após a perda da cutícula velha, a nova cutícula torna-se espessa e calcificada ou esclerotizada (ver Figura 20.11).

Tegumento e derivados dos vertebrados

O plano básico do tegumento dos vertebrados, como exemplificado em uma rã e na pele humana (Figura 29.1B e C), é formado por uma camada epitelial estratificada externa e fina, a **epiderme**, derivada do ectoderma, e por uma camada mais interna e espessa, a **derme** ou pele verdadeira, de origem mesodérmica (o ectoderma e o mesoderma são camadas germinativas, descritas na Figura 8.27).

Embora a epiderme seja delgada e pareça estruturalmente simples, ela origina a maioria dos anexos do tegumento, como pelos, penas, garras e cascos. A epiderme consiste em um epitélio escamoso estratificado (Capítulo 9 e Figura 9.9), sendo composta normalmente por várias camadas de células. As células da camada epidérmica basal frequentemente sofrem mitose para renovar as camadas superiores. Como as camadas externas de células são deslocadas para cima por novas gerações de células de camadas inferiores, uma proteína fibrosa extremamente dura, chamada **queratina,** acumula-se no interior das células – um processo denominado **queratinização**. Gradualmente, a queratina substitui todo o citoplasma metabolicamente ativo e as células morrem à medida que se tornam **cornificadas**. As células cornificadas, altamente resistentes a desgaste e à passagem da água, constituem o **estrato córneo** mais externo. Essa camada epidérmica torna-se particularmente mais espessa em áreas expostas a atritos ou a uso contínuos, como observado em calos, nas solas dos pés de mamíferos e nas escamas de répteis e aves. Finalmente, as células do estrato córneo morrem e são trocadas, inertes e em forma de escamas. Assim é a origem da caspa e também de grande parte da poeira caseira.

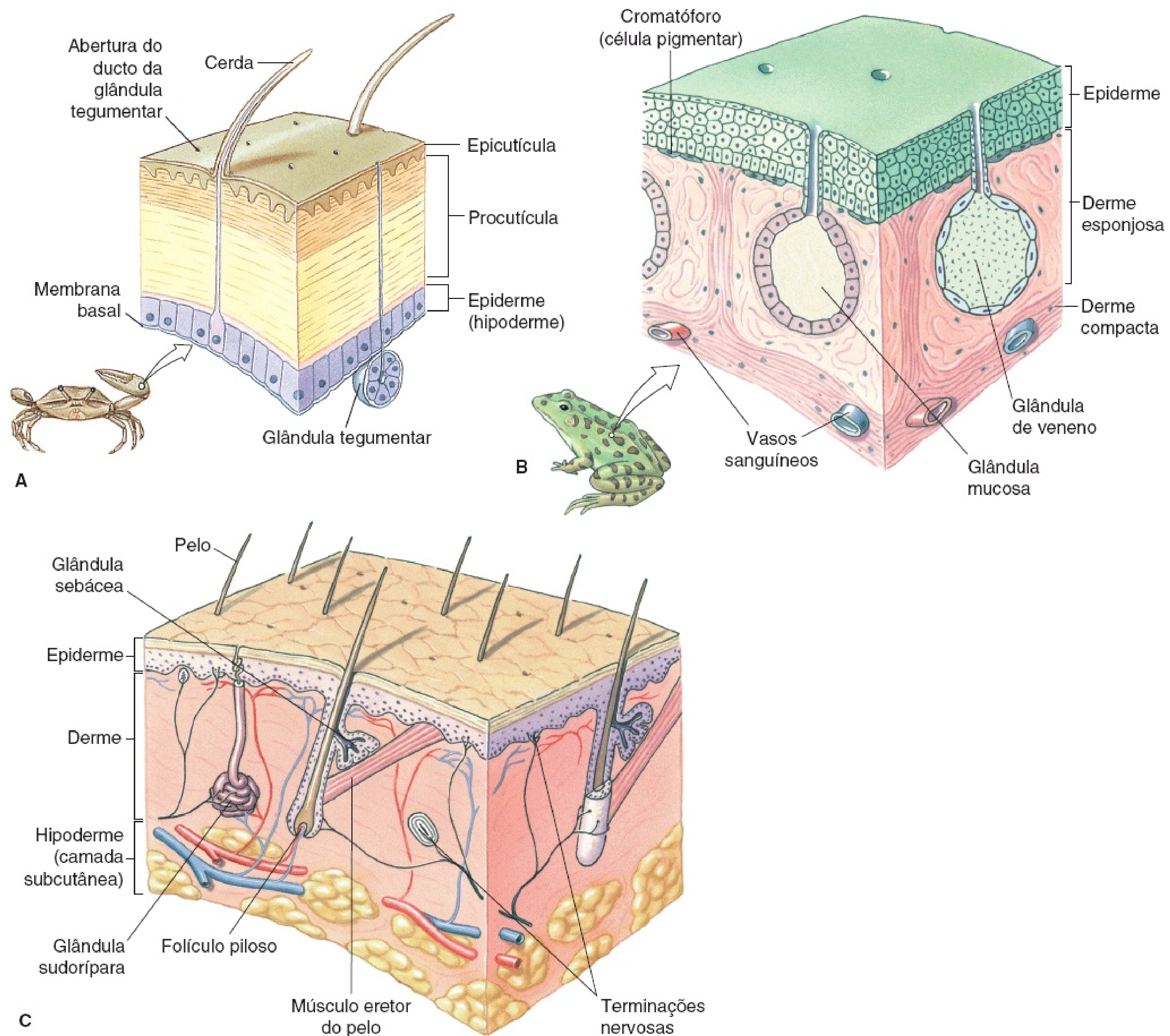


Figura 29.1 Sistemas tegumentares de animais, evidenciando as principais camadas. **A.** Estrutura da parede corporal de artrópode (crustáceo), destacando a cutícula e a epiderme. **B.** Estrutura tegumentar de um anfíbio (rã). **C.** Estrutura do tegumento humano.

A derme é uma camada de tecido conjuntivo denso (Capítulo 9) e contém vasos sanguíneos, fibras colágenas, nervos, células pigmentares, células adiposas e células do tecido conjuntivo denominadas fibroblastos. Esses elementos sustentam, amortecem e alimentam a epiderme, que é destituída de vasos sanguíneos. Adicionalmente, outras células presentes nessa camada de tecido conjuntivo (macrófagos, mastócitos e linfócitos, ver Capítulo 35), proporcionam a primeira linha de defesa caso a camada epidérmica externa seja rompida.

Os lagartos, as cobras, as tartarugas e os crocodilos foram os primeiros a explorar as possibilidades adaptativas da extraordinária resistência da proteína queratina. A escama epidérmica dos répteis que se desenvolve a partir da queratina é uma estrutura muito mais delgada e flexível que a escama óssea dérmica dos peixes, proporcionando ainda uma excelente proteção contra desgaste e dessecamento (Figura 29.2). As escamas podem ser estruturas sobrepostas, como encontrado nas cobras e em alguns lagartos, ou se desenvolver em placas, como em tartarugas e crocodilos. Nas aves, a queratina tem novas funções. Todas as penas, bicos e garras, como também as escamas, são estruturas epidérmicas compostas de queratina densa. Os mamíferos continuaram a explorar as vantagens da queratina

transformada em pelos, cascos, garras e unhas. Como resultado do conteúdo de queratina nos mamíferos, o pelo é de longe o material mais forte do corpo. Ele tem uma resistência à tensão comparável àquela de uma chapa de alumínio e é quase 2 vezes tão forte, peso por peso, quanto o osso mais forte.

A **derme** pode também conter estruturas ósseas verdadeiras de origem dérmica. As pesadas placas ósseas eram comuns nos ostracodermes e placodermes da Era Paleozoica (Figura 23.17) e ainda persistem em alguns peixes atuais, como nos esturjões (Figura 24.18B). As escamas dos peixes modernos são estruturas ósseas dérmicas que evoluíram da armadura óssea dos peixes paleozoicos, mas são muito menores e mais flexíveis. Elas são lâminas ósseas delgadas cobertas com uma secreção mucosa da epiderme (Figura 29.2). A maioria dos anfíbios não tem ossos dérmicos na pele, exceto vestígios de escamas dérmicas encontrados em algumas espécies de cecílias tropicais. Nos répteis, os ossos dérmicos fornecem a armadura dos crocodilos, dão aparência da pele enfeitada como pérolas de muitos lagartos, bem como contribuem para a formação da carapaça das tartarugas. Os ossos dérmicos também dão origem aos chifres, bem como ao osso central dos cornos.

Algumas estruturas como as garras, os bicos, as unhas e os cornos são formadas a partir de uma combinação de componentes epidérmicos (queratinizados) e dérmicos. A estrutura básica é a mesma, um osso central coberto por uma camada nutritiva vascularizada da derme e uma camada epitelial externa. Esta última apresenta um componente germinativo responsável pelo crescimento contínuo dos cornos, cascos, garras e bicos. A camada epitelial externa é queratinizada. O crescimento excessivo dessas estruturas é impedido pelo uso contínuo e por desgastes naturais (Figura 29.3).

Coloração animal

As cores dos animais podem ser vivas e brilhantes, quando funcionam como importantes marcas de reconhecimento ou como coloração de advertência, ou podem ser tênues ou crípticas, quando usadas para camuflagem. A coloração tegumentária é comumente produzida por pigmentos, mas, em muitos insetos e em alguns vertebrados, especialmente nas aves, certas cores são produzidas pela estrutura física do tecido superficial, que reflete certos comprimentos de ondas de luz e elimina outros. As cores assim produzidas são chamadas **cores estruturais** e são responsáveis pelos mais belos matizes iridescentes e metálicos encontrados no reino animal. Muitas borboletas e besouros e alguns peixes compartilham com as aves a distinção de serem os animais mais resplandecentes da Terra. Certas cores estruturais de penas são causadas por diminutos espaços ou poros preenchidos com ar que refletem a luz branca (penas brancas) ou algumas porções do espectro (p. ex., a coloração azul Tyndall produzida pela dispersão da luz [ver nota no Capítulo 27]). As cores iridescentes que mudam o matiz, com a mudança de ângulo dos animais em relação ao observador, são produzidas quando a luz é refletida de várias camadas de uma película delgada e transparente. Na interferência de fase, ondas de luz reforçam, enfraquecem ou eliminam umas às outras para produzir algumas das cores mais puras e brilhantes que conhecemos.

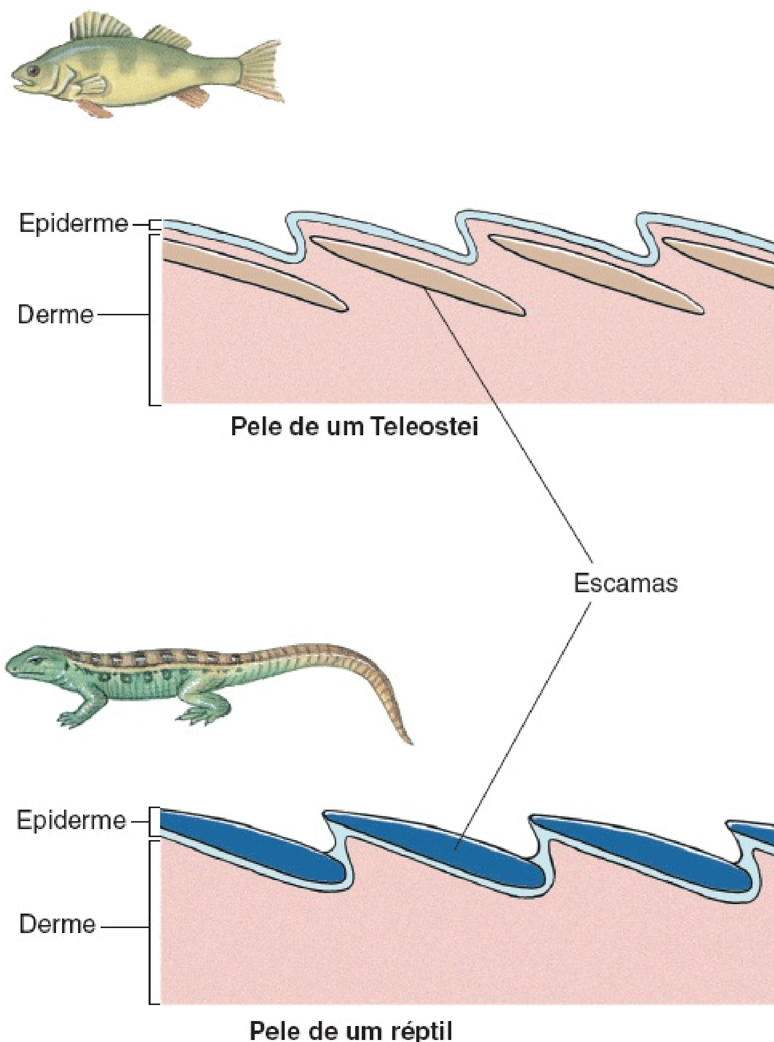


Figura 29.2 Tegumento de peixes ósseos e lagartos. Os peixes ósseos (Teleostei) têm escamas ósseas dérmicas, e os lagartos, escamas córneas epidérmicas. Assim, as escamas dos peixes e lagartos não são estruturas homólogas. As escamas dérmicas dos peixes são conservadas por toda a vida. Já que um novo anel de crescimento é adicionado a cada escama anualmente, os ictiólogos usam as escamas para determinar a idade dos peixes. As escamas epidérmicas dos répteis são trocadas periodicamente.

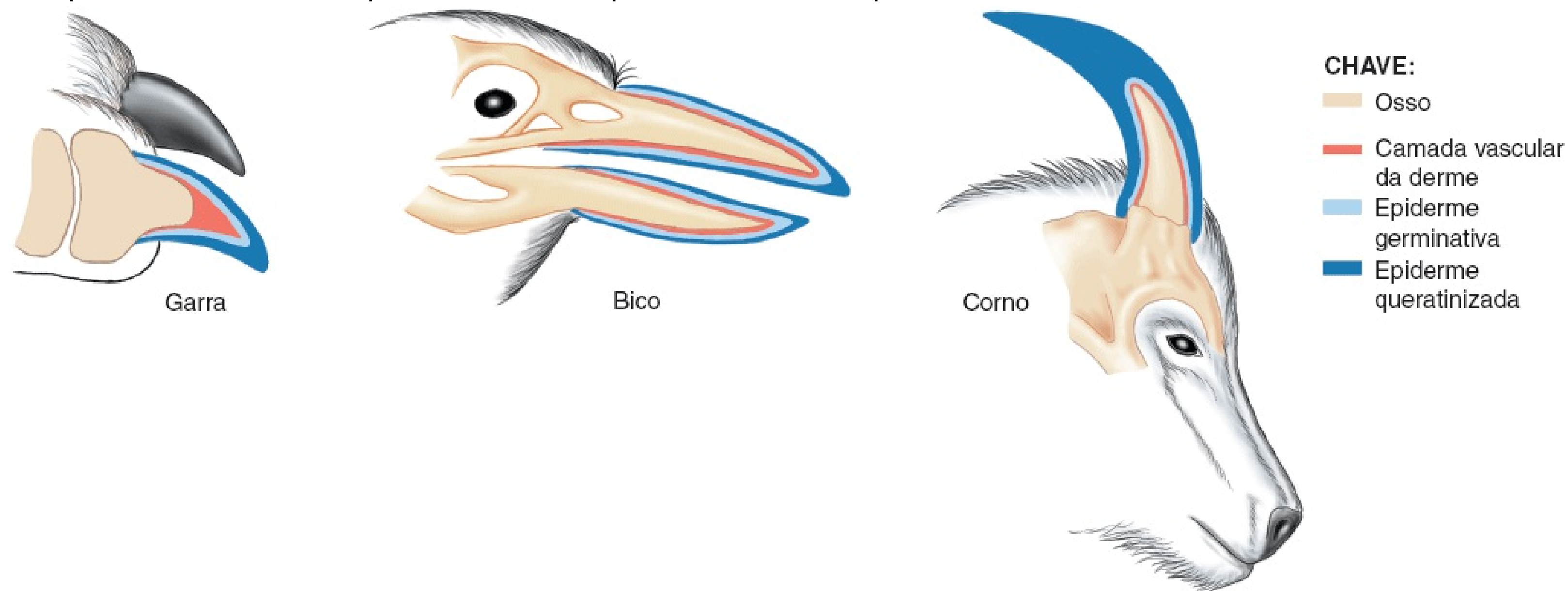


Figura 29.3 Similaridade de estruturas dos derivados do tegumento. Todos os bicos, garras e cornos são formados a partir de combinações semelhantes de componentes epidérmicos (queratinizados) e dérmicos. Um osso central é revestido por uma camada nutritiva vascularizada da derme. Uma camada epitelial externa tem um componente germinativo basal que se prolifera para permitir que essas estruturas cresçam continuamente. O

epitélio superficial enrijecido é queratinizado ou cornificado. Note que a espessura relativa de cada componente não está desenhada em escala.

Os **pigmentos** (biocromos), um grupo extremamente variado de grandes moléculas que refletem os raios de luz, são muito mais comuns nos animais que as cores estruturais. Nos crustáceos e vertebrados ectotérmicos, esses pigmentos estão contidos em células grandes, com processos ramificados, denominadas de **cromatóforos** (Figuras 29.1B e 29.4A). O pigmento pode se concentrar no centro da célula em um agregado muito pequeno para ser visível, ou pode se espalhar pela célula e por seus processos, proporcionando máxima exposição. Os cromatóforos dos moluscos cefalópodes são totalmente diferentes (Figura 29.4B). Cada cromatóforo é uma pequena célula saculiforme preenchida com pigmentos granulares e circundada por células musculares que, quando contraídas, expandem toda a célula em uma camada pigmentada. Quando os músculos relaxam, o cromatóforo elástico reduz-se rapidamente a uma pequena esfera. Com essas células pigmentares, lulas e polvos podem alterar suas cores muito mais rápido que qualquer outro animal.

Os pigmentos animais mais comuns são as **melaninas**, um grupo de polímeros de cor preta ou marrom que são responsáveis pelas diversas tonalidades terracota que a maioria dos animais possui; as melaninas estão contidas em células pigmentares denominadas **melanóforos** ou **melanócitos**. As cores amarela e vermelha são frequentemente produzidas pelos pigmentos **carotenoides**, que comumente estão contidos dentro de células pigmentares especiais chamadas **xantóforos**. A maioria dos vertebrados é incapaz de sintetizar seus próprios pigmentos carotenoides, mas necessitam obtê-los direta ou indiretamente das plantas. Duas classes totalmente diferentes de pigmentos chamados de homócronos e pteridinas comumente são responsáveis pelos pigmentos amarelos de moluscos e artrópodes. As cores verdes são raras; quando elas ocorrem, frequentemente são produzidas pelo pigmento amarelo, que se sobrepõe à cor estrutural azul. Os **iridóforos**, um terceiro tipo de cromatóforos, contêm cristais de guanina ou alguma outra purina, em vez de pigmento. Os iridóforos produzem um efeito prateado ou metálico pela reflexão da luz.

Pelos padrões dos vertebrados, os mamíferos são um grupo de coloração sombria (Capítulo 28). A maioria dos mamíferos enxerga pouco em cores, uma deficiência que está, sem dúvida, relacionada com a ausência de cores brilhantes no grupo. As exceções são as pequenas porções de pele brilhantemente coloridas dos babuínos e mandris. Significativamente, os primatas têm visão de cores e, assim, podem apreciar detalhes e ornamentos. As cores escuras dos mamíferos são devidas à melanina, que é depositada nos pelos em crescimento por meio de melanóforos dérmicos.

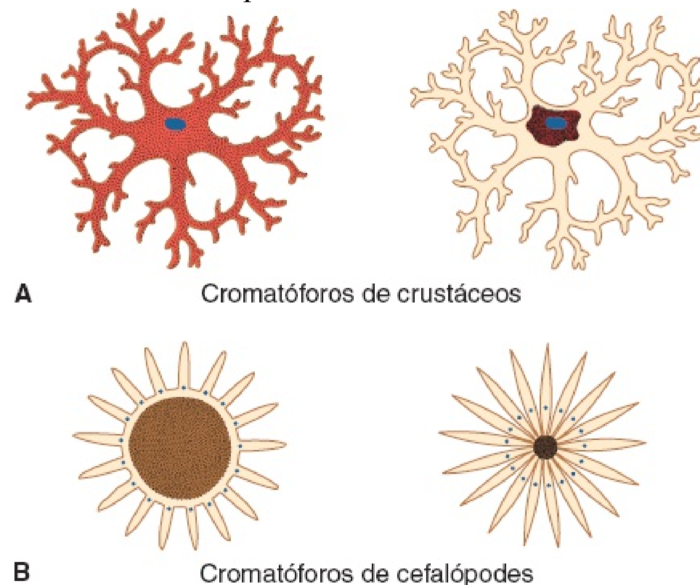


Figura 29.4 Cromatóforos. **A.** O cromatóforo de um crustáceo, evidenciando o pigmento disperso (*esquerda*) e concentrado (*direita*). Os cromatóforos dos vertebrados são semelhantes. **B.** O cromatóforo de um cefalópode é uma cápsula elástica circundada por fibras musculares que, quando contraídas (*esquerda*), expandem a cápsula para expor o pigmento.

Efeitos nocivos da luz do Sol

A conhecida vulnerabilidade da pele humana à queimadura do Sol lembra-nos dos efeitos potencialmente prejudiciais da radiação ultravioleta sobre o protoplasma. Muitos animais, como as planárias, se expostos ao Sol em águas rasas são feridos

ou mortos pela radiação ultravioleta. A maioria dos animais terrestres é protegida de tal perigo pela ação protetora de uma cobertura corporal especial, como, por exemplo, a cutícula dos artrópodes, as escamas dos répteis e as penas e pelos, respectivamente, de aves e mamíferos. Todavia, os seres humanos são "primatas nus", faltando-lhes a proteção da pele observada na maioria dos demais mamíferos. Nós dependemos da espessura da epiderme (estrato córneo) e da pigmentação epidérmica para proteção. A maior parte da radiação ultravioleta é absorvida na epiderme, mas aproximadamente 10% penetram na derme. As células danificadas, tanto na epiderme quanto na derme, liberam histamina e outras substâncias vasodilatadoras que causam um aumento dos vasos sanguíneos na derme e a característica coloração avermelhada do banho de sol. As peles claras bronzeiam-se por meio da formação dos pigmentos **melanina** na epiderme mais profunda e pelo "escurecimento do pigmento" que é o escurecimento foto-oxidativo do pigmento oxigenado presente na epiderme. Infelizmente, o bronzeamento não oferece uma proteção perfeita. A luz do Sol ainda envelhece prematuramente a pele, e o próprio bronzeamento torna a pele seca e coriácea. Além disso, a luz do Sol é responsável por aproximadamente um milhão de novos casos de câncer de pele anualmente só nos EUA, tornando o câncer de pele o mais comum em malignidade. Há fortes evidências de que as mutações genéticas causadas pelas altas doses de luz solar recebidas durante a fase pré-adulta sejam responsáveis pelos cânceres de pele que aparecem anos depois.

SISTEMAS ESQUELÉTICOS

Os esqueletos são sistemas de suporte que proporcionam rigidez ao corpo, superfície para inserção muscular e proteção para os órgãos do corpo. O conhecido osso do esqueleto dos vertebrados é somente um dos vários tipos de tecidos de suporte e de conexão que servem a várias funções de apoio e sustentação, que estão descritos nesta seção.

Esqueleto hidrostático

Nem todos os esqueletos são rígidos; muitos grupos de invertebrados usam seus fluidos corporais como um esqueleto hidrostático interno. Os músculos da parede corporal das minhocas, por exemplo, não apresentam um apoio firme para inserção, mas desenvolveram força muscular por contração contra os fluidos celomáticos incompressíveis, contidos dentro de um espaço limitado.

As contrações alternadas dos músculos circulares e longitudinais da parede corporal capacitam o verme a se contrair e distender-se, provocando movimentos ondulares posteriores que propulsionam o animal para frente (Figura 29.5). As minhocas e outros anelídeos são auxiliados por septos que dividem o corpo em compartimentos relativamente independentes (Figura 17.3) e por pequeninas cerdas que ancoram os segmentos enquanto a minhoca se locomove (Figura 17.16). Obviamente, uma das vantagens de ter um corpo compartimentado é que, se o verme for perfurado ou, ainda, cortado em pedaços, cada parte pode ainda desenvolver pressão e se mover. Os vermes que não apresentam compartimentos internos, como, por exemplo, o verme cavador *Arenicola* (Figura 17.6), tornam-se indefesos se o fluido celomático for perdido através de uma ferida.

Há muitos exemplos no reino animal de músculos que produzem não apenas movimentos, mas também proporcionam uma forma única de suporte esquelético. A tromba dos elefantes é um excelente exemplo de estrutura que não apresenta nenhuma evidência de suporte esquelético, sendo ainda capaz de dobrar, torcer, alongar e levantar objetos pesados (Figura 29.6). A tromba dos elefantes, a língua dos mamíferos e répteis e os tentáculos de moluscos cefalópodes são exemplos de **hidróstatos musculares (*muscular hydrostats*)**. Semelhantes ao esqueleto hidrostático dos vermes, os hidróstatos musculares funcionam porque são formados por tecidos incompressíveis que permanecem com volume constante. A sua extraordinária diversidade de movimentos depende do arranjo muscular em padrões complexos.

Esqueleto rígido

Os esqueletos rígidos diferem dos esqueletos hidrostáticos em um ponto fundamental: os esqueletos rígidos são formados por elementos rígidos, comumente articulados, nos quais os músculos podem se inserir. Como os músculos podem apenas se contrair e não se alongar ativamente, os esqueletos rígidos proporcionam os pontos de apoio necessários pelos conjuntos opostos de músculos, como os flexores e extensores, que permitem movimentos em mais de uma direção.

Há dois tipos principais de esqueletos rígidos: **exoesqueleto**, típico de moluscos, artrópodes e muitos outros invertebrados; e **endoesqueleto**, característico dos equinodermos, vertebrados e alguns cnidários. O exoesqueleto invertebrado serve principalmente como proteção, mas também pode ser de vital importância na locomoção. Um exoesqueleto

pode adquirir a forma de uma concha, de uma espícula ou de uma placa calcária, proteinácea ou quitinosa. Pode também ser rígido, como nos moluscos, ou articulado e móvel, como nos artrópodes. Diferentemente do endoesqueleto, que cresce com o animal, o exoesqueleto frequentemente é um revestimento limitado que deve ser trocado periodicamente para proporcionar uma substituição ampliada (a ecdise nos crustáceos está descrita no Capítulo 20). Alguns exoesqueletos de invertebrados, como as conchas de caracóis e bivalves, crescem com o animal.

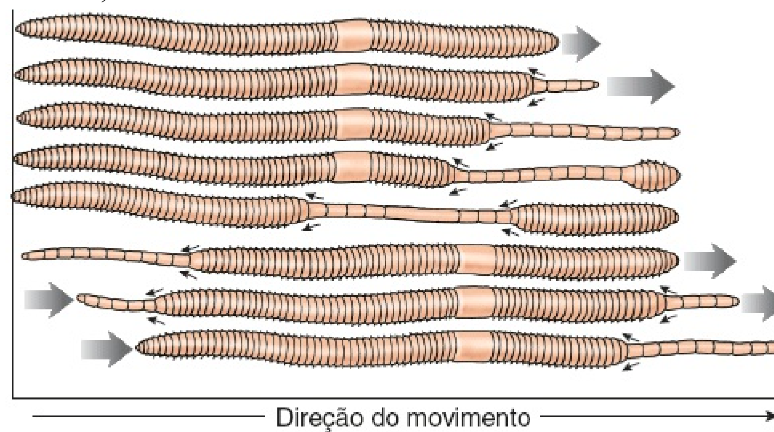


Figura 29.5 Movimento de uma minhoca. Quando os músculos circulares se contraem, os músculos longitudinais relaxam-se e aquela parte do corpo estende-se pela pressão interna do fluido, e o verme alonga-se. Por contração alternada dos músculos longitudinal e circular, uma onda de contração desloca-se da região anterior para a posterior. As cerdas semelhantes a pelos são estendidas para ancorar o animal e evitar o deslizamento.

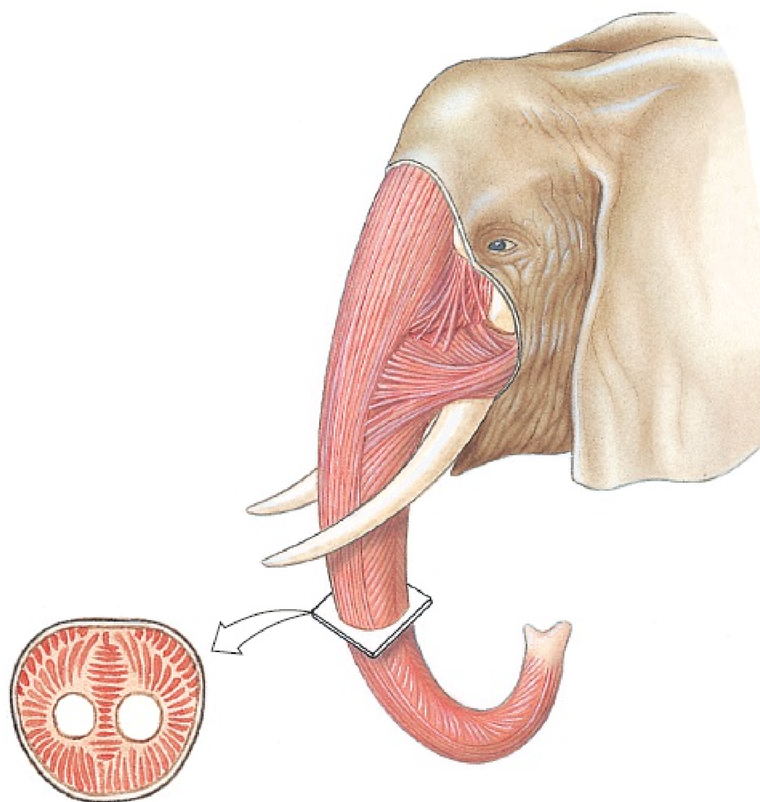


Figura 29.6 Tromba muscular de um elefante, um exemplo de hidróstato muscular.

O exoesqueleto dos artrópodes talvez seja melhor arranjo para os pequenos animais do que o endoesqueleto dos vertebrados, pois um tubo cilíndrico oco pode suportar muito mais peso sem desabar do que um cordão cilíndrico sólido de mesmo material e peso. Assim, os artrópodes podem desfrutar de proteção e suporte estrutural para seu exoesqueleto. Mas, para os grandes animais, o tubo cilíndrico oco seria completamente inútil. Se ele tivesse uma espessura suficiente para suportar o peso corporal, seria muito pesado para carregar; mas, se mantido fino e leve, seria extremamente sensível a torções ou à fragmentação em um impacto. Finalmente, você poderia imaginar a triste situação de um animal do tamanho de um elefante quando ele sofresse muda?

O endoesqueleto vertebrado é formado no interior do corpo e é composto por osso e cartilagem, que são formas especializadas de tecido conjuntivo (ver Capítulo 9 e Figura 9.11C, D). Além de conferir suporte e proteção, o osso também é

a maior reserva corporal de cálcio e fósforo. Nos vertebrados amniotas, as hemácias, plaquetas e leucócitos são formados na medula óssea situada no interior do osso.

Notocorda e cartilagem

A **notocorda** (ver Figura 23.1) é um bastão axial semirrígido de suporte dos protocordados e de todas as larvas e embriões de vertebrados. Ela é composta de células grandes e vacuoladas, sendo circundada por bainhas de colágeno elásticas e fibrosas. A notocorda é uma estrutura semirrígida que preserva a forma corporal durante a locomoção. Exceto nos vertebrados sem maxilas (lampreias e feiticeiras, ver Capítulo 24), a notocorda é circundada ou substituída pela coluna vertebral durante o desenvolvimento embrionário.

A cartilagem é o principal elemento esquelético de alguns vertebrados. Os peixes sem maxilas (p. ex., lampreias) e os elasmobrânquios (tubarões, cações e raias, ver Capítulo 24) têm esqueletos completamente cartilaginosos. Outros vertebrados adultos têm esqueleto ósseo com pequena quantidade de cartilagem. A cartilagem é um tecido mole, flexível que resiste à compressão. A forma básica, a **cartilagem hialina**, tem uma aparência clara e cristalina (ver Figura 9.11). É composta de células de cartilagem (**condrócitos**) circundadas por um firme complexo de gel proteico entrelaçado por uma rede de fibras colágenas. Os vasos sanguíneos estão virtualmente ausentes – razão pela qual os ferimentos, durante práticas esportivas, cicatrizam com dificuldade. Além da formação do esqueleto cartilaginoso de alguns vertebrados e daquele de todos os embriões vertebrados, a cartilagem hialina constitui as superfícies articulares de muitas articulações ósseas da maioria dos vertebrados adultos e dos anéis de suporte traqueais, laríngeos e bronquiais pertencentes ao sistema respiratório (ver Capítulo 31). Outros dois tipos de cartilagem, elástica e fibrosa, são similares à cartilagem hialina, exceto no caso em que, na cartilagem elástica, o tipo de fibra é predominantemente elástico, enquanto, no caso da cartilagem fibrosa, numerosos feixes de fibras colágenas estão presentes, muitas vezes organizadas em padrões de zigue-zague ou irregulares.

Um tipo de cartilagem semelhante à cartilagem hialina ocorre em alguns invertebrados, como, por exemplo, na rádula de moluscos gastrópodes (Capítulo 16) e no lofóforo de braquiópodes (Capítulo 15). A cartilagem dos moluscos cefalópodes é de um tipo especial, com longos processos ramificados que se parecem com as células ósseas dos vertebrados.

Osso

O osso é um tecido vivo que difere de outros tecidos conjuntivos e de suporte por conter depósitos expressivos de sais de cálcio inorgânico, organizados em uma matriz extracelular composta de fibras colágenas em um gel formado por carboidratos e proteínas. Diferentemente da cartilagem, ele é altamente vascularizado, sendo capaz de crescer e de se recuperar de forma rápida. Essa organização estrutural óssea é tal que o osso tem aproximadamente a mesma resistência do ferro fundido, ainda que tenha somente 33% de seu peso.

O osso nunca é formado em cavidades, mas é sempre depositado por substituição em áreas ocupadas por algum tipo de tecido conjuntivo. A maioria dos ossos desenvolve-se a partir da cartilagem e são chamados de **endocondrais** ("dentro da cartilagem") ou **ossos de substituição**. A cartilagem embrionária é corroída gradativamente, deixando-a inutilizada; então, as células formadoras de ossos invadem essas áreas e depositam sais de cálcio ao redor das camadas remanescentes de cartilagem. Um segundo tipo de osso é o **osso intramembranoso**, que se desenvolve diretamente das camadas de células embrionárias. O osso dérmico mencionado anteriormente é um tipo de osso intramembranoso. Nos vertebrados tetrápodes, o osso intramembranoso está restrito principalmente aos ossos da face, crânio e clavícula; o restante do esqueleto é osso endocondral. Uma vez totalmente formados e qualquer que seja a origem embrionária, os ossos endocondral e intramembranoso são similares.

Todavia, o osso completamente formado pode variar de densidade. O **osso esponjoso** consiste em uma rede aberta de tecido ósseo orientada para conferir resistência máxima sob pressões e tensões normais que o osso recebe. Todo osso desenvolve-se primeiramente como osso esponjoso, mas alguns ossos, devido a novas deposições de sais de cálcio, tornam-se **compactos**. O osso compacto é denso, parecendo sólido a olho nu. Os ossos esponjosos e compactos são encontrados nos ossos longos típicos de tetrápodes (Figura 29.7).

Estrutura microscópica do osso. O osso compacto é composto de matriz óssea calcificada disposta em anéis concêntricos. Os anéis contêm cavidades (**lacunas**) preenchidas com células ósseas (**osteócitos**), que são interligadas por inúmeras e diminutas passagens (**canalículos**). Essas passagens permitem comunicação entre os osteócitos, por meio de ligações lacunares (Capítulo 3), e servem para distribuir nutrientes e fatores de crescimento através do osso. Essa completa organização de

lacunas e canalículos é disposta em um cilindro alongado chamado de **ósteon** (também chamado de **sistema de Havers**) (Figura 29.7). O osso consiste em feixes de ósteons unidos entre si e interligados por vasos sanguíneos e nervos, embora predomine a matriz acelular. Como resultado da presença de vasos sanguíneos e nervos, os ossos quebrados podem cicatrizar de forma rápida e as doenças ósseas podem ser tão dolorosas quanto as de qualquer outro tecido lesado.

Semelhante ao músculo, o osso está sujeito ao "uso e desuso". Quando exercitamos nossos músculos, nossos ossos respondem com a produção de novo tecido ósseo a fim de conferir resistência adicional. Na verdade, as cristas e processos nos quais os músculos se inserem são produzidos pelo osso em resposta à ação da força muscular. Ao contrário, quando os ossos não estão sujeitos a tensões, como em um voo espacial, o corpo reabsorve o mineral e os ossos tornam-se fracos. Os astronautas que passam muitos meses no espaço necessitam exercitar-se muito mais que na Terra para prevenir tal reabsorção e fraqueza óssea.

O osso é um tecido dinâmico, sendo a remodelação e o crescimento ósseo processos de reestruturação complexos, envolvendo tanto sua destruição interna pelas células que reabsorvem ossos (**osteoclastos**) quanto sua deposição externa pelas células formadoras de ossos (**osteoblastos**). Os dois processos ocorrem simultaneamente; os novos ósteons formam-se enquanto os velhos são reabsorvidos. O interior da cavidade medular amplia-se por meio da reabsorção óssea, enquanto novo osso é formado externamente por meio da deposição óssea. O crescimento ósseo responde a vários hormônios, em particular ao **hormônio da paratireoide** da glândula paratireoide, que estimula a reabsorção óssea, e o hormônio **calcitonina** da glândula tireoide (ou da glândula ultimobranquial em vertebrados não mamíferos), o qual inibe a reabsorção óssea. Esses dois hormônios, junto com um derivado da vitamina D_3, **1,25-di-hidroxivitamina D_3**, são responsáveis pela manutenção do nível constante de cálcio no sangue. O efeito dos hormônios no crescimento e reabsorção óssea está descrito mais detalhadamente no Capítulo 34.

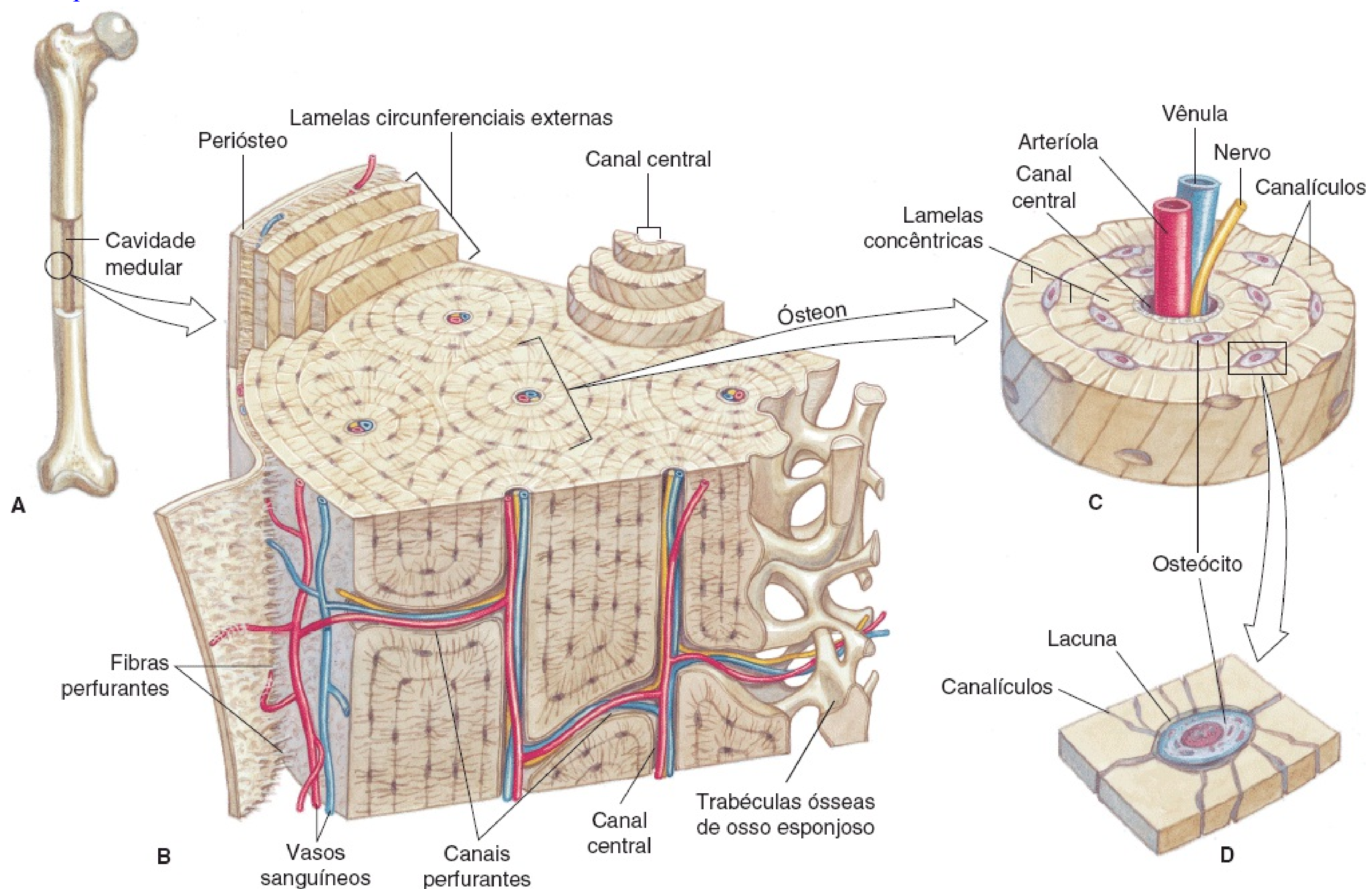


Figura 29.7 Estrutura do osso compacto. **A.** Osso longo adulto com um corte na cavidade medular. **B.** Seção ampliada evidenciando os ósteons, a unidade histológica básica do osso. **C.** Vista ampliada de um ósteon, mostrando as lamelas concêntricas e os osteócitos (células ósseas) dispostos no interior das lacunas. **D.** Um

osteócito dentro de uma lacuna. As células ósseas recebem nutrientes e fatores de crescimento do sistema circulatório através de minúsculos canalículos que entrelaçam a matriz calcificada. As células ósseas são conhecidas como osteoblastos quando elas são formadoras de ossos, mas, no osso adulto mostrado aqui, elas se tornam osteócitos inativos. O osso é revestido com um tecido conjuntivo compacto chamado periósteo.

Após a menopausa, uma mulher perde de 5 a 6% de sua massa óssea anualmente; a osteoporose frequentemente lidera as doenças, seguida pelo aumento do risco de fraturas ósseas. Uma dieta suplementar à base de cálcio e vitamina D_3 tem sido defendida como prevenção para essas perdas e, junto com exercícios, pode tornar mais lenta a desmineralização após a menopausa. A terapia com hormônio sexual feminino estrógeno (ver Capítulo 7) é muitas vezes utilizada em mulheres em pós-menopausa, pois a produção ovariana de estrógeno decresce significantemente após a menopausa. Mais frequentemente, contudo, baixas doses de estrógeno são acompanhadas por baixas doses do hormônio feminino progesterona, sabendo-se que tal combinação diminui o risco de cânceres de mama e uterino, diferentemente dos efeitos colaterais produzidos pela terapia somente com estrógeno. Os **bifosfonatos** são uma terapia alternativa para a terapia de reposição hormonal (HRT) em mulheres com histórico de câncer de mama ou uterino na família. Essa classe de medicamentos não é hormonal e trabalha pelo decréscimo da atividade de rompimento ósseo pelos osteoclastos. Finalmente, os **moduladores seletivos estrógeno-receptores (SERM)** constituem-se em outra forma de tratamento da osteoporose. Essas são substâncias de reposição hormonal sintética que imitam os efeitos do estrógeno sobre o osso, sem, contudo, aumentar o risco de câncer uterino ou de mama. Entre os animais, somente os seres humanos sofrem com a osteoporose, talvez uma consequência da longa vida pós-reprodutiva da espécie humana. A osteoporose é tradicionalmente considerada um problema feminino, mas estima-se que 1 em cada 5 homens tenha chances de ter osteoporose (www.iofbonehealth.org).

Plano do esqueleto dos vertebrados

O esqueleto dos vertebrados é composto de duas partes principais: **esqueleto axial**, incluindo o crânio, a coluna vertebral, o esterno e as costelas, e **esqueleto apendicular** que compreende os membros (ou nadadeiras, ou asas) e as cinturas peitoral e pélvica (Figuras 29.8 e 29.9). Não surpreendentemente, o esqueleto sofreu uma transformação considerável no curso da evolução dos vertebrados. A passagem da água para a terra exigiu mudanças consideráveis na forma corporal. Com o aumento da cefalização, de uma nova concentração encefálica, dos órgãos dos sentidos e dos sistemas de captação de alimento na cabeça, o crânio tornou-se a porção mais complexa do esqueleto. Alguns peixes primitivos tiveram aproximadamente 180 ossos cranianos (uma fonte de frustração para os paleontólogos), mas, por meio da perda de alguns ossos e fusão de outros, os ossos cranianos tornaram-se muito reduzidos em número durante a evolução dos tetrápodes. Os anfíbios e os lagartos têm de 50 a 95 ossos cranianos, e os mamíferos, 35 ossos ou menos. Os seres humanos têm 29 ossos cranianos.

A coluna vertebral é o principal eixo de rigidez do esqueleto pós-craniano. Nos peixes, a coluna vertebral exerce a mesma função da notocorda, isto é, a coluna vertebral proporciona pontos para a inserção muscular e previne a desarticulação corporal durante a contração muscular. Com a evolução dos anfíbios e tetrápodes terrestres, o corpo do vertebrado não foi mais sustentado pelo ambiente aquático. A coluna vertebral tornou-se estruturalmente adaptada para suportar as novas pressões locais transmitidas à coluna pelos dois pares de apêndices. Nos tetrápodes amniotas (répteis, aves e mamíferos), as vértebras são diferenciadas em **cervical** (pescoço), **torácica** (peito), **lombar** (costas), **sacral** (pélvica) e **caudal** (cauda). Tanto em anfíbios quanto nas aves e nos seres humanos, as vértebras caudais estão reduzidas em número e tamanho, e as vértebras sacrais estão fundidas. O número de vértebras varia entre os diferentes vertebrados. Os pítons parecem liderar a lista de animais com mais de 400 vértebras. Nos seres humanos (Figura 29.9), uma criança tem 33 vértebras, enquanto nos adultos cinco vértebras são fundidas para formar o **sacro** e quatro para formar o **cóccix**. Além do sacro e do cóccix, os seres humanos têm sete vértebras cervicais, 12 torácicas e cinco lombares. O número de vértebras cervicais (sete) é constante em quase todos os mamíferos, embora o pescoço seja curto nos golfinhos ou longo nas girafas.

As duas primeiras vértebras cervicais, **atlas** e **áxis**, estão presentes em todos os amniotas, mas são modificadas nos mamíferos para conferir suporte ao crânio e permitir movimentos pivotantes. O atlas confere suporte à esfera da cabeça como o mitológico Atlas suportou a Terra em seus ombros. O áxis, a segunda vértebra, permite que a cabeça gire de um lado para o outro.

As costelas são estruturas esqueléticas longas ou curtas que se articulam medialmente com as vértebras e se estendem na

parede corporal. Os peixes têm costelas únicas ou em par presas a cada vértebra (Figura 29.8); elas funcionam como elementos de suporte nos septos de tecido conjuntivo que separam os segmentos musculares e, assim, melhoram a eficácia das contrações musculares. Muitos peixes têm as duas costelas, dorsal e ventral, e alguns têm numerosos ossos intramusculares semelhantes às costelas. Outros vertebrados têm um número reduzido de costelas e alguns, como, por exemplo, a conhecida rã-leopardo, nenhuma costela. Nos mamíferos, o conjunto de costelas forma a caixa torácica, a qual sustenta a parede peitoral e impede o colapso dos pulmões. Os mamíferos, assim como as preguiças, têm 24 pares de costelas, enquanto os cavalos têm 18 pares. Os outros primatas não humanos têm 13 pares de costelas; os humanos têm 12 pares, embora aproximadamente 1 em cada 20 pessoas apresente o 13º par.

A maioria dos vertebrados, incluindo os peixes, tem apêndices pares. Todos os peixes, exceto os Agnatha, têm pequenas nadadeiras peitorais e pélvicas que são sustentadas, respectivamente, pelas cinturas peitorais e pélvicas (Figura 29.8). Algumas enguias não têm nadadeiras peitorais ou pélvicas e, nas moreias, estão ausentes. Os tetrápodes (exceto as cecílias, algumas salamandras, cobras e lagartos ápodes) têm dois pares de membros **pentadáctilos** (cinco dedos), também sustentados pelas cinturas. O membro pentadáctilo é semelhante em todos os tetrápodes, vivos e extintos; mesmo quando altamente modificados para os diferentes modos de vida, pode-se reconhecer facilmente a homologia nesses elementos (a evolução do membro pentadáctilo está ilustrada na Figura 25.3).

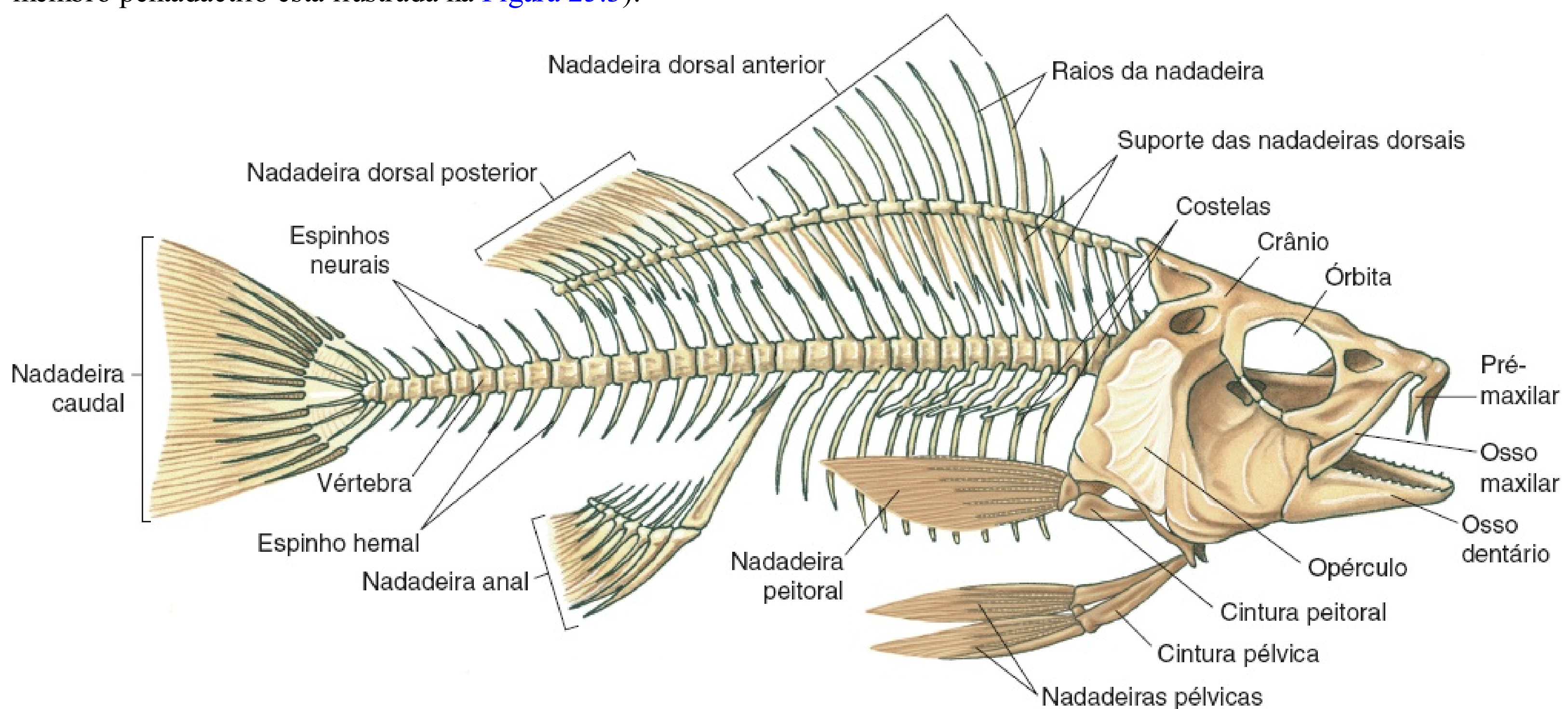


Figura 29.8 Esqueleto de uma perca.

As modificações do membro pentadáctilo básico para a vida em diferentes ambientes envolvem com mais frequência a perda ou fusão óssea do que a adição de um novo osso. As extremidades dos apêndices são mais prováveis de serem modificadas, como as estruturas ósseas dos pés e das mãos. Os cavalos e seus parentes evoluíram uma estrutura do pé para corrida pelo alongamento do terceiro dedo. Na realidade, um cavalo posiciona-se na sua terceira unha (casco), muito semelhante a uma bailarina que se posiciona na ponta dos dedos. A asa de uma ave é um bom exemplo de modificação distal. O embrião de uma ave tem 13 ossos distintos do pulso e da mão (carpais e metacarpais), mas a maioria deles, bem como os ossos dos dedos (falanges), regride durante o desenvolvimento, permanecendo quatro ossos em três dedos em uma ave adulta (ver Figura 27.7). Todavia, os ossos proximais (úmero, rádio e ulna) são apenas levemente modificados na asa de uma ave.

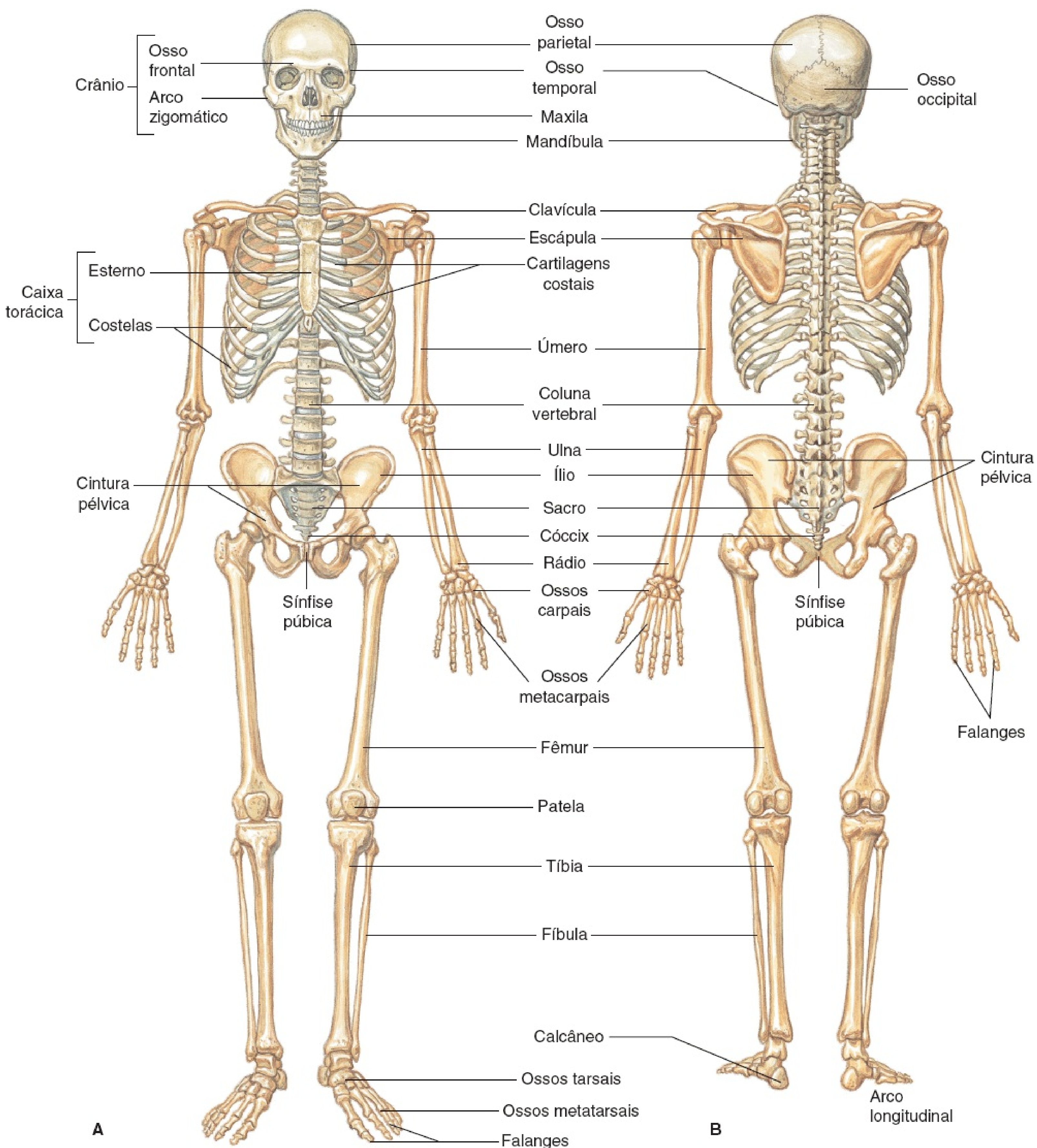


Figura 29.9 Esqueleto humano. **A.** Vista ventral. **B.** Vista dorsal. Em comparação com outros mamíferos, o esqueleto humano é um conjunto de partes primitivas e derivadas. A postura ereta, conferida pelas mudanças especializadas nas pernas e pélvis, capacitou o arranjo primitivo de braços e mãos (adaptação arborícola do ancestral humano) para serem usados na manipulação de ferramentas. O desenvolvimento do crânio e do cérebro surgiu como consequência da seleção natural que pôs na destreza e habilidade a capacidade para explorar o ambiente.

Em quase todos os tetrápodes, a cintura pélvica é fortemente presa ao esqueleto axial, já que as maiores forças

locomotoras transmitidas ao corpo originam-se nos membros posteriores. Entretanto, a cintura peitoral está mais frouxamente presa no esqueleto axial, conferindo aos membros anteriores grande liberdade para movimentos manipuladores.

Efeito do tamanho corporal sobre a pressão dos ossos

Como Galileu observou em 1638, a capacidade dos membros dos animais para sustentar uma carga diminui com o aumento do tamanho do animal (ensaio da abertura do capítulo). Imagine dois animais, um com o dobro do tamanho do outro, mas proporcionalmente idênticos. O animal maior tem o dobro do comprimento, da largura e da altura do animal menor. O volume (e o peso) do animal maior será 8 vezes o volume do animal menor (2 × 2 × 2 = 8). Todavia, a resistência das pernas do animal maior será de apenas 4 vezes a resistência do animal menor, porque a força do osso, do tendão e do músculo é proporcional à área em seção transversal. Então, como notou Galileu, o peso de 8 vezes teria que ser carregado por uma força de apenas 4 vezes. Em virtude de a força máxima do osso de um mamífero ser um tanto uniforme por unidade de área em seção transversal, como os animais podem se tornar maiores sem que pressões insuportáveis atuem nos ossos longos dos membros? Uma solução óbvia foi produzir ossos mais sólidos e mais fortes. Todavia, em todas as suas séries de tamanho, a forma óssea não muda muito nos mamíferos de diferentes tamanhos. Em vez disso, os mamíferos adotaram uma postura dos membros para que as pressões sejam transferidas para alinhar-se ao eixo horizontal dos ossos, em vez de transversalmente. Os pequenos mamíferos, do tamanho de um esquilo, correm em uma postura de membros agachados, ao passo que um mamífero grande como um cavalo adotou uma postura ereta (Figura 29.10). Os ossos e músculos são capazes de carregar muito mais peso quando alinhados mais intimamente com a força de reação do solo, como nas patas do cavalo. Dessa forma, o auge do estresse ósseo durante uma atividade desgastante não é maior no galope do cavalo que na corrida de um esquilo ou de um cachorro.

Para animais maiores que cavalos, a mudança de postura do membro não confere nova vantagem mecânica em virtude de os membros estarem totalmente eretos. Em vez disso, os ossos longos de um elefante que pesa 2,5 toneladas, e os do enorme dinossauro *Apatosaurus* que pesava aproximadamente 34 toneladas, são (eram) extremamente espessos e robustos (Figura 29.10), proporcionando o fator de segurança que esses enormes animais exigem (exigiam). Contudo, a velocidade máxima da corrida dos maiores animais terrestres diminui com o aumento do tamanho; uma análise de um dos dinossauros mais formidáveis, *Tyrannosaurus*, concluiu que ele não poderia correr (Hutchinson e Garcia, 2002).

MOVIMENTO ANIMAL

O movimento é uma característica importante dos animais. O movimento animal ocorre de diversas formas nos tecidos animais, alcançando desde identificáveis fluxos do citoplasma até os movimentos consideráveis dos poderosos músculos estriados. A maior parte do movimento depende de um único mecanismo fundamental: **proteínas contráteis**, que permitem contração e relaxamento. Essa máquina contrátil também é composta de fibrilas ultrafinas organizadas para contrair quando movidas por **ATP**. O sistema proteico contrátil mais importante é o **sistema actina-miosina**, composto de duas proteínas: **actina** e **miosina**. Esse é um sistema biomecânico quase universal, encontrado desde protozoários até vertebrados; esse sistema desempenha diversos e diferentes papéis funcionais. Entretanto, cílios e flagelos são compostos de diferentes proteínas e, assim, são exceções à regra. Nesta seção iremos examinar os três principais tipos de movimento animal: o ameboide, o ciliar e flagelar e o muscular.

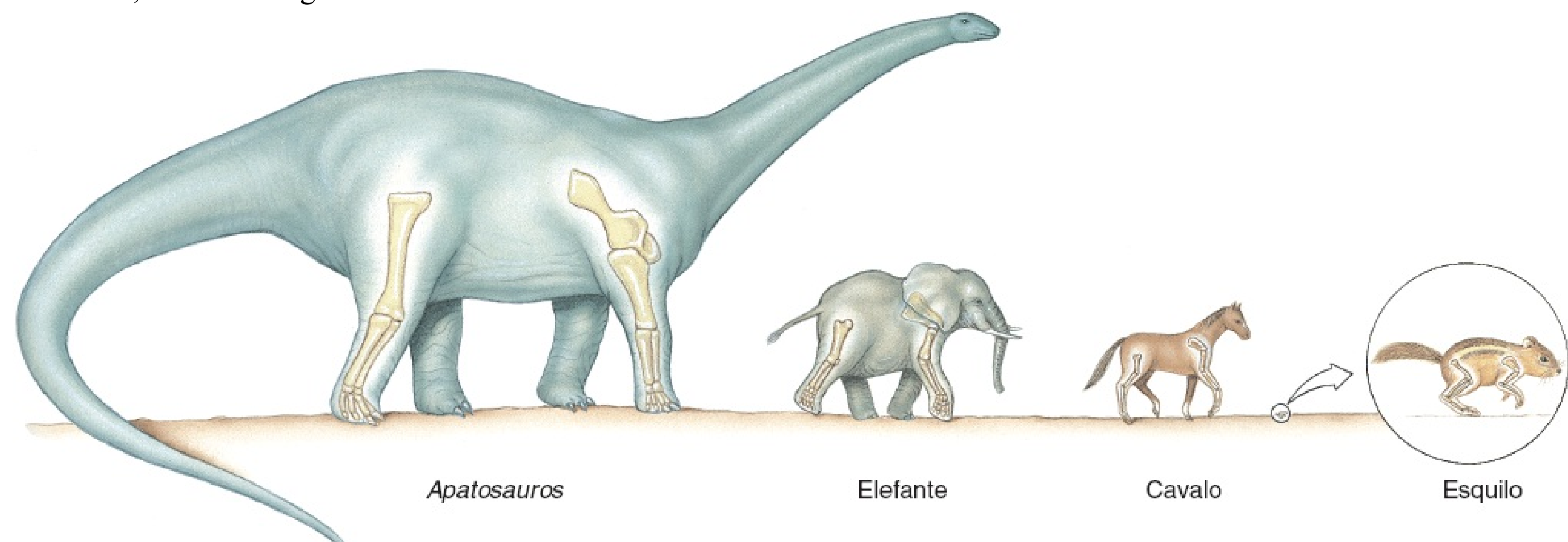


Figura 29.10 Comparação de posturas em pequenos e grandes mamíferos, mostrando o efeito de escala. Por causa de sua postura mais ereta, os estresses ósseos no cavalo são semelhantes àqueles no esquilo. Nos mamíferos maiores que os cavalos (acima de aproximadamente 300 kg), estresses muito maiores requerem que os ossos se tornem extremamente robustos e que o animal perca agilidade.

Movimento ameboide

O movimento ameboide é uma forma de movimento característico especialmente de amebas e outras formas unicelulares; ele também é encontrado em muitas células errantes de metazoários, como macrófagos, leucócitos, mesênquima embrionário e muitas outras células móveis que se deslocam através dos espaços teciduais.

Pesquisas com diversas células ameboides, incluindo os fagócitos que combatem patógenos presentes no sangue, têm produzido um modelo consensual para explicar a projeção e retração de **pseudópodes** (falsos pés) e o deslocamento ameboide. Os estudos ópticos de uma ameba em movimento sugerem que a camada externa do **ectoplasma** gelatinoso agranular circunda o **endoplasma** central mais líquido (ver Figura 11.9). Os movimentos dependem da actina, proteínas ligadas à actina (ABP), bem como de outras proteínas reguladoras. De acordo com tal hipótese (Stossel, 1994), quando os pseudópodes se estendem, as pressões hidrostáticas forçam as subunidades de actina do endoplasma fluido no pseudópode, onde elas se dissociam das ABP que inibem a polimerização da actina; assim, ficam aptas para se reunirem em uma rede de polímeros de filamentos de actina para formar um ectoplasma gelatinoso. Na extremidade do gel, onde a rede se dissocia, os filamentos de actina interagem, na presença de íons cálcio, com a miosina para criar uma força contrátil que puxa a célula para frente, por trás do pseudópode projetado. A locomoção é auxiliada por proteínas de adesão de membrana que se prendem temporariamente ao substrato para proporcionar tração, capacitando a célula a se arrastar firmemente para frente (ver Figura 11.11).

Movimento ciliar e flagelar

Os **cílios** são estruturas minúsculas, móveis e semelhantes a pelos que se estendem da superfície das células de muitos animais. Eles são uma característica particularmente distinta dos eucariotas unicelulares ciliados, mas são encontrados em todos os grandes grupos animais, exceto em nematódeos, nos quais os cílios móveis estão ausentes, e artrópodes, nos quais eles são raros. Os cílios realizam diversas funções no movimento de pequenos organismos, como ciliados unicelulares e ctenóforos (Figura 29.12B), através de seu ambiente aquático ou na propulsão de fluidos e materiais sobre as superfícies epiteliais de animais maiores.

Uma pesquisa recente sugere que a presença de cílios nas células do corpo humano é mais uma regra que uma exceção. Os cílios estão envolvidos na comunicação celular, particularmente durante o desenvolvimento, e, aparentemente, desempenham um papel no posicionamento dos órgãos no embrião em desenvolvimento.

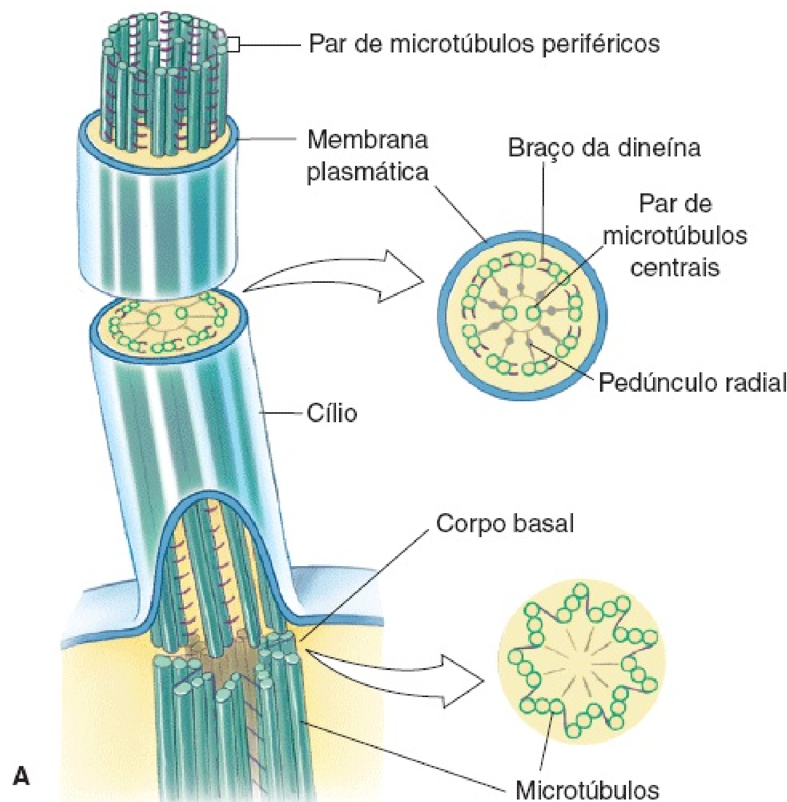




Figura 29.11 A. Corte longitudinal e transversal de um cílio evidenciando os microtúbulos e proteínas associadas aos microtúbulos (MAP) do arranjo 9 + 2 típicos de cílios e flagelos. O par central de microtúbulos estende-se até próximo do nível da superfície celular. Os microtúbulos periféricos continuam para dentro por uma curta distância para compor dois de cada três tríades no corpo basal (cinetossomo). **B.** Microscopia eletrônica do corte transversal de vários cílios (aumento de 133.000×).

Os cílios são de uma uniformidade extraordinária em seu diâmetro (0,2 a 0,5 μm), onde quer que sejam encontrados. A microscopia eletrônica tem revelado que cada cílio contém em sua base um **corpo basal** (cinetossomo), estruturalmente similar a um centríolo (ver Figura 3.14). Cada corpo basal origina um círculo periférico de nove microtúbulos duplos dispostos ao redor de dois microtúbulos centrais (Figura 29.11) formando o suporte estrutural e o maquinário para movimentação em cada cílio. Cada microtúbulo é composto de várias subunidades proteicas espirais denominadas **tubulina** (ver Figura 3.13B). Os microtúbulos duplos periféricos são conectados uns aos outros e ao par central de microtúbulos, por um complexo sistema de **proteínas associadas aos microtúbulos** (MAP). Estendendo-se também de cada microtúbulo duplo, há um par de braços compostos de MAP, a **dineína**. Os braços de dineína, que agem como pontes transversas entre os microtúbulos duplos, funcionam para produzir uma força de deslizamento entre os microtúbulos. Durante o movimento ciliar, os microtúbulos comportam-se como “filamentos deslizantes” que se movem de forma semelhante ao deslizamento de filamentos do músculo esquelético estriado dos vertebrados, descritos na discussão sobre a hipótese do deslizamento dos filamentos adiante. Durante a flexão ciliar, os braços da dineína unem-se aos microtúbulos adjacentes e, então, giram e dissociam-se em ciclos repetidos, provocando o deslizamento dos microtúbulos entre os lados côncavos e convexos. Esse processo aumenta a curvatura dos cílios. Durante o movimento de recuperação, os microtúbulos do lado oposto deslizam para fora até atingir a condição anterior, trazendo os cílios à sua posição inicial.

O **flagelo** é uma estrutura em forma de chicote mais longa que um cílio que em geral se apresenta separada ou em pequeno número na extremidade de uma célula. Os flagelos são encontrados nos eucariotas unicelulares, nos espermatozoides e nas esponjas. Os flagelos têm a mesma estrutura interna básica dos cílios, embora existam várias exceções à organização 9 + 2; por exemplo, as caudas de espermatozoides de planárias têm um único microtúbulo central, e as caudas de espermatozoides de efemérides não têm um microtúbulo central. A principal diferença entre um cílio e um flagelo está no padrão de batimento, e não em sua estrutura. Um flagelo bate simetricamente com ondulações em serpentina para que a água seja propulsionada paralelamente ao eixo longo do flagelo. Ao contrário, um cílio bate assimetricamente com um golpe rápido e forte em uma direção, seguida por uma lenta recuperação durante a qual o cílio se curva para retornar à sua posição de origem (Figura

29.12A). A água é propelida paralelamente à superfície ciliada (Figura 29.12A e B).

Movimento muscular

O tecido contrátil é altamente desenvolvido em células musculares denominadas **fibras**. Embora as próprias fibras musculares possam trabalhar somente por contração e não possam alongar-se ativamente, elas podem ser arranjadas em diferentes configurações e combinações que possibilitam qualquer movimento.

Tipos de músculos dos vertebrados

O músculo vertebrado geralmente é classificado com base na aparência das células musculares (fibras) quando observadas em microscópio óptico. Tanto o **músculo esquelético** quanto o **cardíaco** contêm faixas transversais (**estrias**), com bandas claras e escuras alternadas (Figura 29.13); embora diferente do músculo esquelético, o músculo cardíaco tem células uninucleadas e ramificadas. Um terceiro tipo de músculo vertebrado é o **músculo liso** (ou visceral), no qual faltam as características bandas alternadas do tipo estriado.

O músculo esquelético é tipicamente organizado em feixes sólidos e compactos ou em bandas (Figura 29.13A). Ele é chamado de músculo esquelético porque se prende aos elementos esqueléticos e é responsável pelos movimentos do tronco, apêndices, órgãos respiratórios, olhos, partes da boca e outras estruturas. As **fibras** musculares esqueléticas são células extremamente longas, cilíndricas e multinucleadas que podem alcançar de uma extremidade a outra do músculo. Elas são organizadas em feixes chamados **fascículos** (L. *fasciculus*, pequeno feixe), que são envoltos por um tecido conjuntivo resistente (Figura 29.14). Os fascículos são, por sua vez, agrupados em um **músculo** discreto circundado por uma espessa camada de tecido conjuntivo. A maioria dos músculos esqueléticos afila-se em suas extremidades, onde eles se conectam aos ossos por meio de tendões. Outros músculos, como os músculos abdominais ventrais, são lâminas achatadas.

Na maioria dos peixes, anfíbios e alguns lagartos e cobras, há uma organização segmentada dos músculos alternados com as vértebras. Os músculos esqueléticos de outros vertebrados, por divisão, fusão ou derivação, têm-se desenvolvido em músculos especializados mais adaptados para a manipulação dos apêndices articulados que evoluíram para a locomoção terrestre. O músculo esquelético apresenta uma poderosa e rápida contração, mas entra em fadiga muito mais facilmente que o músculo liso. Algumas vezes, o músculo esquelético também é chamado de **músculo voluntário** por ser estimulado por neurônios motores (ver Capítulo 33) sob controle consciente.

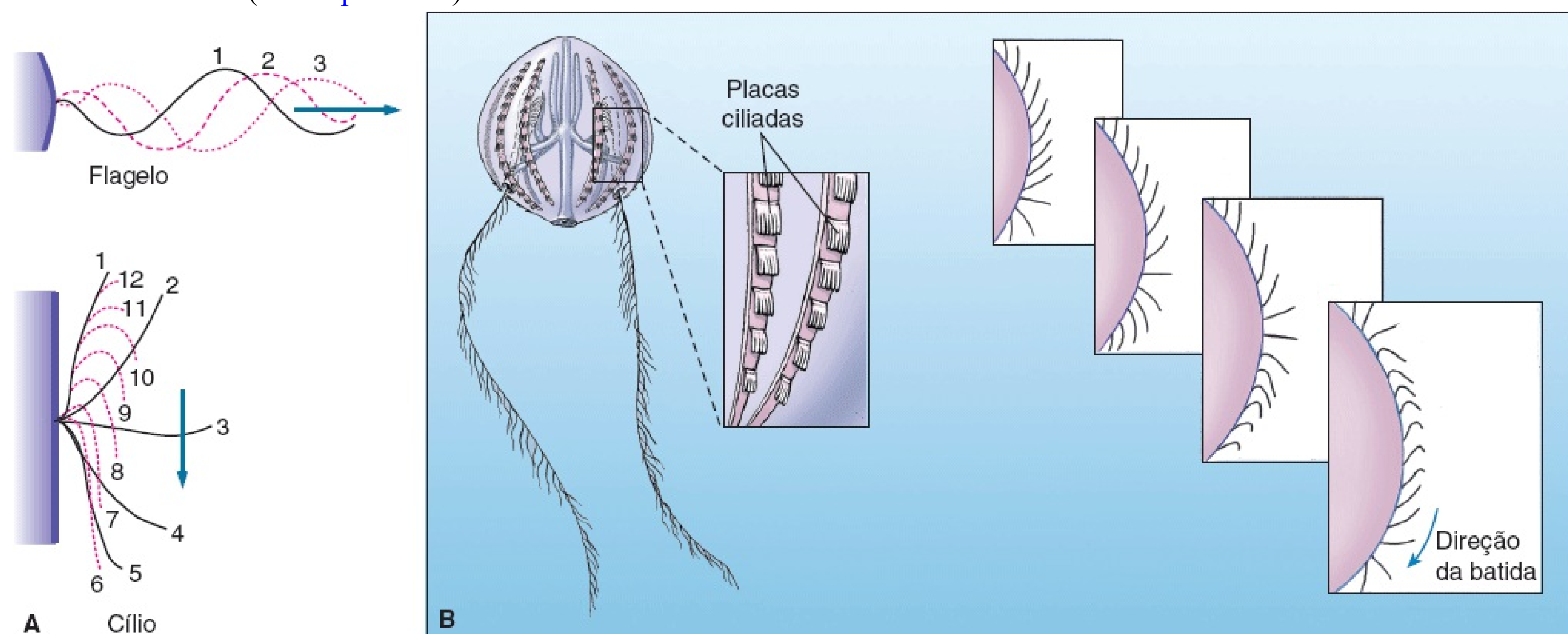


Figura 29.12 A. Batimento flagelar em ondulações, propelindo a água paralelamente ao próprio eixo principal. O cílio propele a água em direção paralela à superfície celular. **B.** Movimento de cílios nas placas ciliadas de um ctenóforo. Note como as ondas de batimento nas placas ciliadas passam sob uma fileira de cílios em direção oposta ao movimento rítmico dos cílios individuais. O movimento de uma placa ciliada levanta uma placa abaixo dela e, então, ativa a próxima placa ciliada inferior, e assim sucessivamente.

Os músculos podem apenas se contrair ou encurtar-se e requerem forças externas para restaurar seu comprimento original a cada contração. Eles fornecem

movimento somente em uma direção e são, por esse motivo, muitas vezes agrupados em conjuntos de músculos antagônicos. Esses músculos são funcionalmente opostos e contrapõem-se à ação de outro músculo. Por exemplo, a ação do bíceps braquial no lado superior do braço é oposta à ação do tríceps braquial situado no lado inferior do braço. Por meio de contrações contrárias, esses músculos equilibram movimentos lentos e rápidos em direções opostas.

O **músculo cardíaco**, um músculo aparentemente incansável do coração dos vertebrados, tem algumas características do músculo esquelético (Figura 29.13B). Ele tem ação rápida e é estriado da mesma forma que o músculo esquelético, e tem mecanismo de contração similar, mas a contração está sob o controle do sistema nervoso autônomo involuntário e hormonal (semelhante ao músculo liso). Os mecanismos externos de controle servem apenas para modular o ritmo de contração intrínseco; o batimento cardíaco inicia-se dentro do próprio músculo cardíaco, e o coração ainda continua a bater mesmo após todos os nervos autônomos serem seccionados (excitação cardíaca é descrita no Capítulo 31). O músculo cardíaco é composto por fibras uninucleadas que estão intimamente opostas, mas são distintas; as fibras celulares uninucleadas unem-se entre si em junções intercelulares complexas (ver Capítulo 3) com estriações transversais denominadas **discos intercalares**.

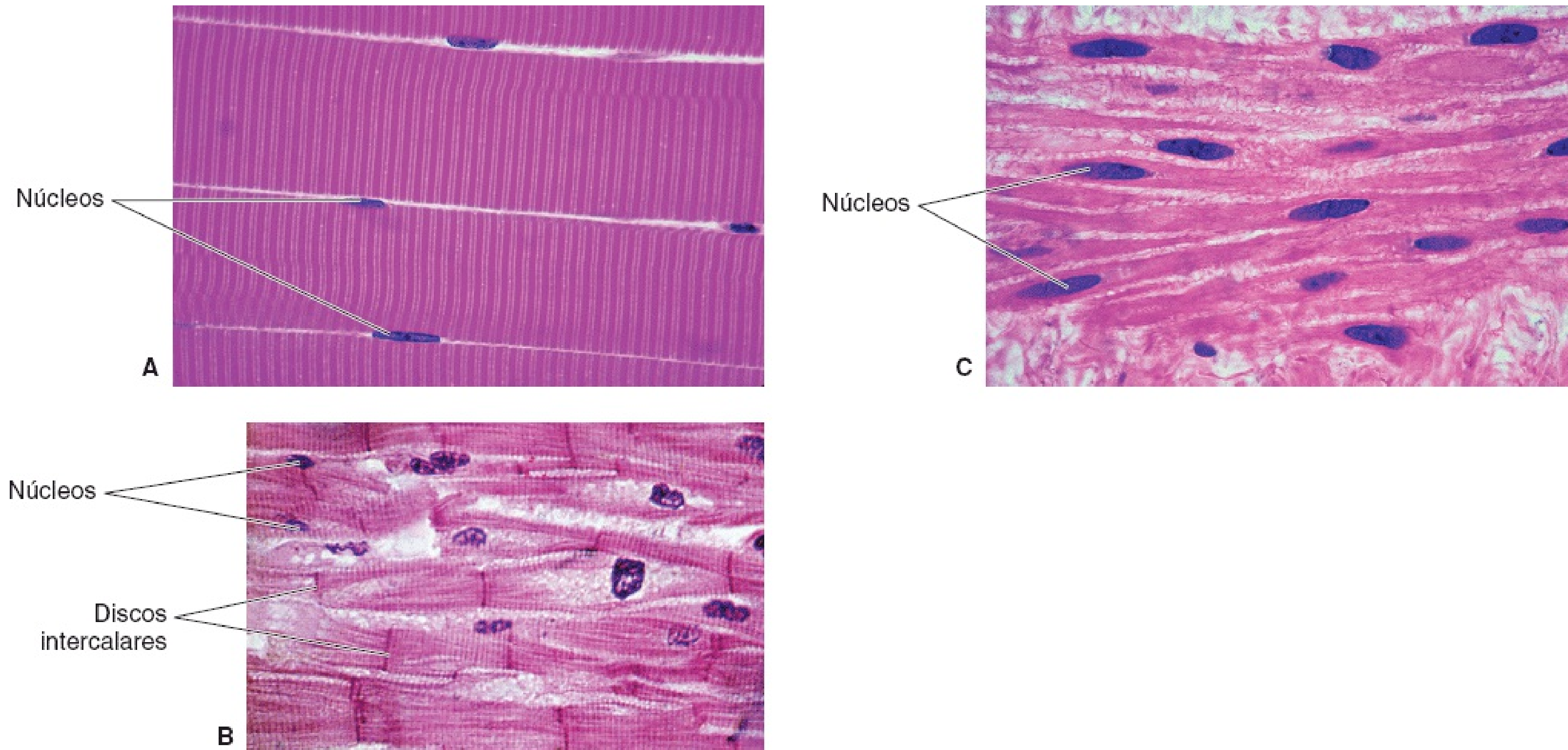


Figura 29.13 Micrografias de tipos de músculos vertebrados. **A.** Músculo esquelético (humano) evidenciando várias fibras estriadas (células) dispostas lado a lado. Note o núcleo periférico (aumento de 250×). **B.** O músculo cardíaco (macaco) é estriado, similar ao esquelético, embora as estrias sejam menos evidentes graças à menor quantidade de fibrilas contráteis por fibra. Note as barras verticais, chamadas de discos intercalares que unem as fibras separadas em suas terminações, e os núcleos centralizados no interior das fibras (aumento de 250×). **C.** Músculo liso (humano) evidenciando a ausência de estrias. Note os núcleos alongados nas fibras longas (aumento de 250×).

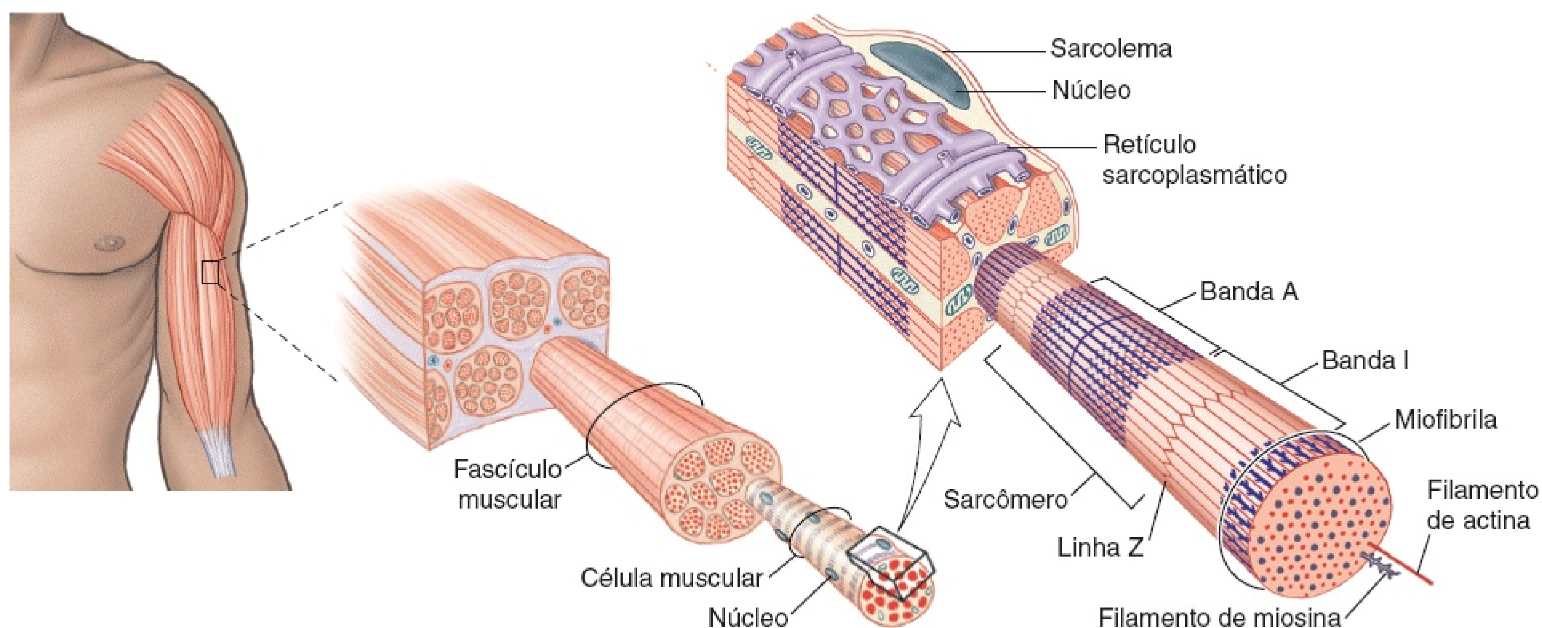


Figura 29.14 Organização do músculo esquelético desde o geral até o nível molecular. Um músculo esquelético (*topo*) é composto de milhares de fibras musculares multinucleadas (*centro*), e cada uma contém milhares de miofibrilas (*abaixo*). Cada miofibrila contém numerosos filamentos de miosina e actina que interagem de um lado a outro durante a contração, para encurtar o músculo. O retículo sarcoplasmático é uma rede de túbulos reticulares endoplasmáticos modificados que circundam as miofibrilas e serve como reservatório de cálcio que é liberado durante cada despolarização de membrana, iniciando o deslizamento dos filamentos de actina e miosina durante a contração muscular.

No **músculo liso** faltam as típicas estriações do músculo esquelético (Figura 29.13C). As células são muito menores, em forma de fitas afiladas, e constituídas por feixes longos e estreitos, cada uma contendo um único núcleo central. Essas células entrelaçam-se de tal forma que a porção afilada de uma situa-se próximo à região central nuclear da seguinte. As células do músculo liso são organizadas em lâminas de músculos que circundam as cavidades e as estruturas tubulares do corpo, como as paredes do canal alimentar, dos vasos sanguíneos, das passagens respiratórias e dos ductos urinário e genital. O músculo liso é tipicamente de ação lenta e pode manter contrações prolongadas com baixo gasto energético. Ele está sob o controle do sistema nervoso autônomo (Capítulo 33) e por hormônios, como o do músculo cardíaco, além de ser controlado por mecanismos regulatórios localizados; assim, diferentemente dos músculos esqueléticos, suas contrações são involuntárias e inconscientes. O músculo liso age por contração e relaxamento sustentados. Por exemplo, os músculos lisos empurram material em um tubo, como no intestino, por meio de contrações ativas, ou mudam o diâmetro de um tubo para regular um fluido ou um fluxo de ar, como em um vaso sanguíneo ou em passagens aéreas.

Tipos de músculos dos invertebrados

Músculos lisos e estriados também são característicos dos animais invertebrados, assim como outro tipo, denominado músculo estriado oblíquo. Existem muitas variações desses três tipos, e há ainda exemplos nos quais são combinadas as características estruturais e funcionais dos músculos vertebrados lisos e estriados. O músculo estriado surge em grupos tão diversos de invertebrados como cnidários e artrópodes. As fibras musculares mais espessas conhecidas, de aproximadamente 3 mm de diâmetro e 6 cm de comprimento, são aquelas das cracas gigantes e dos caranguejos-rei do Alasca que vivem ao longo da costa do Oceano Pacífico da América do Norte. Essas células musculares grandes representam bons exemplos para estudos fisiológicos e são compreensivelmente populares entre fisiologistas dos músculos.

Nós ilustramos o intervalo de tipos de músculos de invertebrados com dois extremos funcionais: os músculos adutores especializados dos moluscos e os músculos de voo rápido dos insetos.

Os músculos dos moluscos bivalves contêm dois tipos de fibras. Um tipo é o músculo estriado que pode contrair-se rapidamente, capacitando o molusco bivalve a fechar rapidamente suas valvas quando perturbado. As vieiras usam essas fibras de músculo “rápido” para nadar (ver Figura 16.25B). O segundo tipo muscular é o músculo liso, capaz de contrações lentas e tempos de contração mais longos. Utilizando essas fibras, um bivalve pode manter suas valvas fechadas firmemente durante horas ou mesmo dias (ver Figura 16.26). Esses músculos adutores usam pouca energia metabólica e recebem,

extraordinariamente, poucos impulsos nervosos para manter seu estado ativo. O estado contraído tem sido associado ao “mecanismo de captura” envolvendo alguns tipos de união cruzada (ver adiante) entre as proteínas contráteis dentro da fibra muscular com um pequeno gasto energético. Mecanismos similares têm sido descobertos em alguns tipos de músculos lisos de vertebrados.

Os músculos do voo dos insetos são virtualmente a antítese funcional das contrações lentas, com maior duração, observadas nos músculos adutores dos bivalves. As asas de algumas moscas pequenas funcionam em frequências acima de 1.000 batidas por segundo. O **músculo fibrilar**, que se contrai nessas frequências – maior ainda que o mais ativo dos músculos de vertebrados – apresenta características únicas. Ele tem capacidade de extensão muito limitada; isto é, o sistema de alavanca da asa é arranjado de tal forma que os músculos se encurtam somente um pouco durante cada batimento das asas para baixo. Além disso, os músculos e as asas funcionam como um sistema de oscilação rápida em um tórax elástico (ver Figura 21.11). Como os músculos ricocheteiam elasticamente e são ativados por estiramento durante o voo, eles recebem impulsos nervosos periodicamente, e não a cada contração; um impulso de reforço a cada 20 ou 30 contrações é suficiente para manter o sistema ativo. Os músculos do voo dos insetos estão descritos com mais detalhes no Capítulo 21.

Estrutura do músculo estriado

Como mencionado anteriormente, o músculo estriado é assim denominado por causa das estrias, claramente visíveis sob luz microscópica que passa através da espessura das células musculares. Cada célula ou **fibra** é multinucleada e em forma de tubo, contendo numerosas **miofibrilas**, empacotadas e envoltas pela membrana celular, o **sarcolema** (Figura 29.14). As miofibrilas contêm dois tipos de **miofilamentos**, compostos pelas proteínas **miosina** e **actina**. Essas são as proteínas contráteis do músculo. A actina estende-se em filamentos paralelos a partir de um denso complexo proteico denominado estria Z. A unidade funcional da miofibrila, o **sarcômero**, estende-se entre as linhas Z sucessivas. A Figura 29.14 esquematiza essas relações anatômicas.

Cada filamento de miosina é composto de muitas moléculas de miosina agrupadas em um feixe alongado (Figura 29.15). Cada molécula de miosina é composta de duas cadeias de polipeptídios, cada uma formando uma cabeça globular (Figura 29.15A), e alinhadas em dois feixes para formar um filamento de miosina. Os dois feixes de miosina são mantidos de ponta a ponta no centro de cada sarcômero de tal forma que as cabeças duplas de cada molécula de miosina apontem na direção das linhas Z, às quais os filamentos de actina se anexam (Figura 29.15B). As cabeças da miosina agem como locais de ligação com o ATP de alta energia, e, durante a contração muscular formam pontes moleculares cruzadas que interagem com os filamentos de actina.

Os filamentos de actina compõem-se de um suporte principal com uma fita dupla de actina enrolada em dupla-hélice. Ademais, duas proteínas de ligação com a actina, a tropomiosina e a troponina, participam do complexo filamentar da actina. Elas são importantes na regulação das interações da actina com miosina durante a contração muscular. Dois filamentos delgados de **tropomiosina** localizam-se próximo dos sulcos entre os filamentos de actina. Cada filamento de tropomiosina compõe-se de uma dupla-hélice como mostrado na Figura 29.15C. A **troponina** é um complexo de três proteínas globulosas localizadas em intervalos ao longo dos filamentos de actina. A troponina é um interruptor dependente de cálcio que controla o processo de contração.

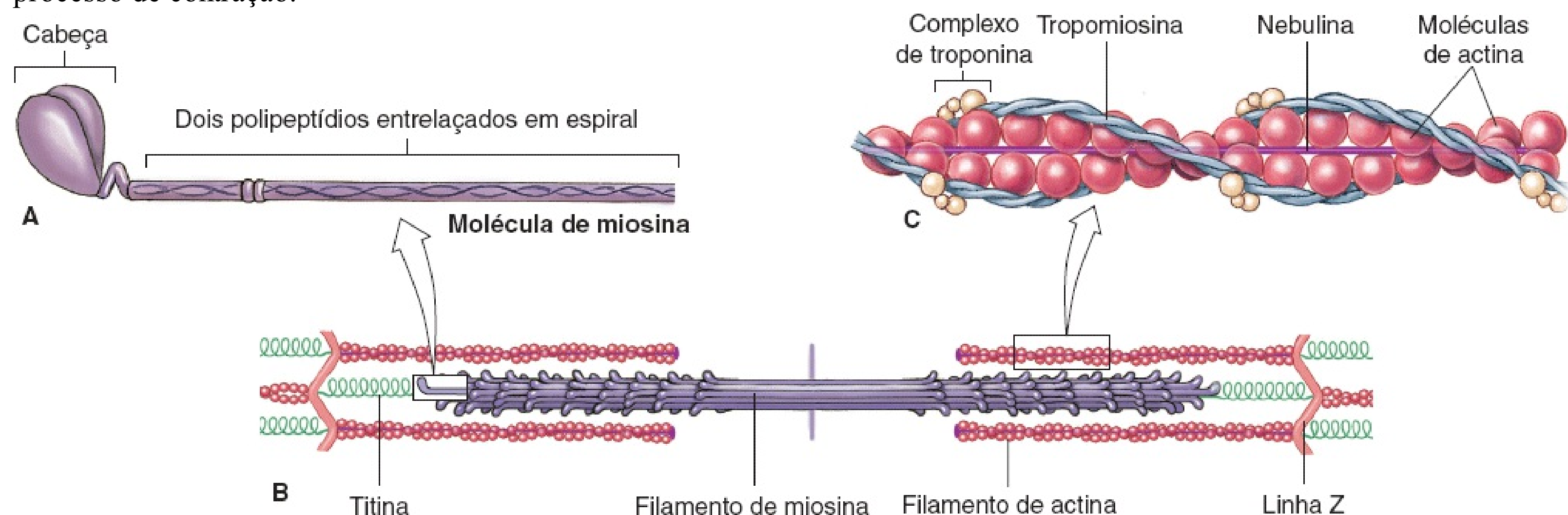


Figura 29.15 Estrutura molecular dos filamentos de miosina e actina do músculo esquelético. **A.** A molécula de miosina é composta de dois polipeptídios enrolados e dilatados nas extremidades, formando uma cabeça globular. **B.** O filamento de miosina é composto de um feixe de moléculas de miosina com as cabeças globulares projetadas externamente em direção aos filamentos de actina em ambos os lados. A proteína titina percorre cada filamento de miosina e se fixa na linha M no centro do sarcômero e na linha Z. **C.** O filamento de actina consiste em uma dupla faixa de actina circundada por dois feixes de tropomiosina. A proteína nebulina forma um núcleo cilíndrico em torno do qual os filamentos de actina se alinham. A troponina, um complexo de proteína globular, ocorre aos pares a cada sete unidades de actina. A troponina é uma chave dependente do cálcio que controla a interação da actina com a miosina.

O tecido muscular humano desenvolve-se antes do nascimento, e o complemento das fibras musculares esqueléticas em um recém-nascido é similar ao do adulto. Embora um homem adulto levantador de pesos e um garoto tenham um número semelhante de fibras musculares, o levantador de pesos pode ser várias vezes mais forte do que o garoto por causa dos exercícios repetidos de curta duração e alta intensidade que induzem a síntese de filamentos adicionais de actina e miosina. Cada fibra ficou hipertrofiada, maior e mais forte. Esse tipo de exercício favorece a hipertrofia de fibras glicolíticas rápidas (ver adiante) que dependem da glicólise como fonte de energia, e que se fatigam rapidamente. O exercício de resistência, tal como a corrida de longa distância, produz uma resposta muito diferente. Tipos de fibras musculares de oxidação rápida e fibras intermediárias são estimuladas (ver adiante) e desenvolvem mais mitocôndrias e mioglobinas, e, por isso, tornam-se adaptadas para uma alta taxa de fosforilação oxidativa. Essas mudanças, junto com o desenvolvimento de mais capilares sanguíneos irrigando as fibras, levam a um aumento da capacidade de atividades de longa duração, em vez da força de contração.

Os complexos dos filamentos de actina estendem-se para a borda externa de ambos os lados da linha Z e sobrepõem-se aos feixes de miosina em direção ao centro de cada sarcômero (Figuras 29.15B e 29.16). A nebulina e a titina são proteínas estruturais no músculo estriado dos vertebrados que interagem com a actina (nebulina) e a miosina (titina) (Figura 29.15B e C). A nebulina regula o comprimento dos filamentos de actina, enquanto a titina, uma proteína elástica, fornece suporte para a miosina e a ancora no meio do sarcômero na linha M.

Hipótese de deslizamento do filamento da contração muscular

Na década de 1950, os fisiologistas ingleses A. F. Huxley e H. E. Huxley propuseram, independentemente, a **hipótese de deslizamento do filamento** para explicar a contração do músculo estriado. De acordo com essa hipótese, os filamentos de actina e miosina unem-se por pontes musculares transversas que atuam como alavancas para aproximar os filamentos uns dos outros. Durante a contração, as cabeças dos filamentos de miosina formam as pontes transversas, que se movem rapidamente para frente e para trás, prendendo-se e libertando-se alternativamente de locais receptores nos filamentos de actina e puxando os filamentos contra os de miosina como uma cremalheira. À medida que a contração continua, as linhas Z são aproximadas (Figura 29.16). Assim, o sarcômero encurta-se. Como todas as unidades dos sarcômeros encurtam-se juntas, o músculo contrai-se. O relaxamento é um processo passivo. Quando as pontes cruzadas entre os filamentos de actina e miosina separam-se, os sarcômeros ficam livres para se distenderem. Isso requer alguma força, que é comumente fornecida pelo recolhimento das fibras elásticas dentro das camadas de tecido conjuntivo do músculo (ver Capítulo 9) e também por músculos antagonistas ou pela força da gravidade.

Controle da contração

Os músculos contraem-se em resposta à estimulação nervosa. Se o nervo que supre um músculo for rompido, o músculo **atrofia-se** ou definha. As fibras musculares esqueléticas são inervadas por neurônios motores, cujos corpos celulares estão localizados no sistema nervoso central (encéfalo e medula espinal) (ver Capítulo 33). Cada corpo celular dá origem ao axônio motor que deixa o sistema nervoso central para seguir por um tronco nervoso periférico até um músculo, onde ele se ramifica repetidamente em muitos ramos terminais. Cada ramo terminal inerva uma única fibra muscular. Dependendo do tipo de músculo, um único axônio motor pode inervar três ou quatro fibras musculares (onde é requerido um controle motor muito preciso, como os músculos que controlam os movimentos dos olhos) ou até 2.000 fibras musculares (onde não se requer um controle muito preciso, como os grandes músculos da perna). O neurônio motor e todas as fibras musculares por ele inervadas são chamados de **unidade motora**. A unidade motora é a unidade funcional do músculo esquelético. Quando um neurônio

motor ativa-se, o potencial de ação transfere-se para todas as fibras da unidade motora e cada uma é estimulada a se contrair simultaneamente. A força total exercida pelo músculo depende do número de unidades motoras ativadas. O controle preciso do movimento é conseguido pela variação do número de unidades motoras ativadas de uma só vez. Um aumento no número de unidades motoras colocadas em ação produz um aumento suave e constante na tensão muscular; isso é chamado de **recrutamento** de unidade motora.

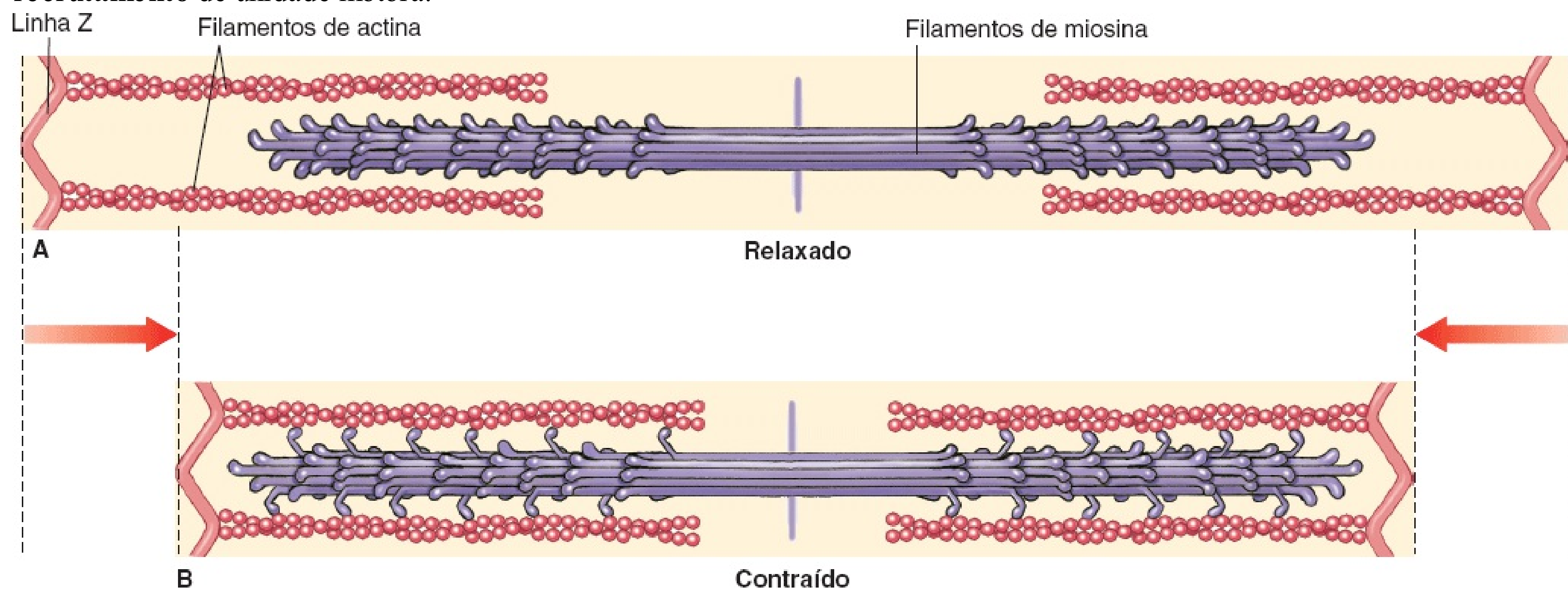


Figura 29.16 Hipótese de deslizamento de miofilamentos, mostrando como a actina e a miosina interagem durante a contração. **A.** Músculo relaxado. **B.** Músculo contraído. Nebulina, titina, tropomiosina e troponina foram omitidas desta figura a fim de facilitar a visualização do mecanismo de contração.

Junção neuromuscular

O local onde um axônio motor termina em uma fibra muscular é chamado de **junção neuromuscular** (ou **mioneural**) (Figura 29.17). Na junção há um espaço estreito ou **junção sináptica**, que separa levemente uma fibra nervosa de uma fibra muscular. Dentro de cada terminal nervoso e nas proximidades da junção sináptica, o neurônio armazena uma substância química, a **acetilcolina**, em vesículas minúsculas conhecidas como **vesículas sinápticas**. As vesículas de acetilcolina são liberadas na junção sináptica quando um impulso nervoso ou um potencial de ação alcança a sinapse (ver Capítulo 33). A acetilcolina é um mediador químico ou **neurotransmissor** que se difunde através da estreita junção e atua na membrana da fibra muscular, ou sarcolema, para se ligar aos receptores e assim gerar uma despolarização elétrica (ver Figura 29.17 e Capítulo 33). A despolarização difunde-se rapidamente através da fibra muscular, levando-a a se contrair. Assim, a sinapse é uma ponte química especial que se associa às atividades elétricas das fibras nervosas e musculares. O mecanismo de transmissão de um sinal elétrico do feixe nervoso para o músculo é similar à transmissão de sinais entre duas fibras nervosas descritas no Capítulo 33 e nas Figuras 33.7 e 33.8.

No músculo esquelético dos vertebrados está presente um sistema condutor elaborado, que transmite a despolarização da junção neuromuscular aos filamentos densamente empacotados dentro da fibra. Ao longo da superfície do sarcolema, localizam-se numerosas invaginações que se projetam como um sistema de túbulos nas fibras musculares, denominado de **túbulo-T** (Figura 29.17). A despolarização da membrana a partir da junção neuromuscular passa embaixo desses túbulos-T e dentro da fibra muscular. Os túbulos-T estão intimamente associados ao **retículo sarcoplasmático**, um sistema do retículo endoplasmático modificado (Capítulo 3) e que corre paralelamente aos filamentos de actina e miosina. O sistema sarcoplasmático armazena cálcio, e sua liberação nos filamentos de actina e miosina possibilita a contração muscular.

Acoplamento excitação-contração

Como a despolarização elétrica do sarcolema e dos túbulos-T ativa o mecanismo contrátil? A despolarização não ocorre no músculo em repouso, não estimulado, porque os finos filamentos de tropomiosina, que circundam os filamentos de actina, encontram-se em uma posição que impede que as cabeças da miosina se associem à actina. Quando o músculo é estimulado e o potencial de ação é transmitido aos túbulos-T, a despolarização elétrica estimula o retículo sarcoplasmático que circunda as fibrilas, para liberar íons cálcio (Figura 29.18). O cálcio liga-se à proteína que faz a ligação com a actina, a troponina.

Imediatamente, a troponina sofre mudanças na forma, o que permite à tropomiosina sair de sua posição de bloqueio, expondo os locais ativos nos filamentos de actina. Então, as cabeças de miosina associam-se a esses locais, formando pontes cruzadas entre os filamentos de miosina e actina adjacentes. Isso dá início a um ciclo liga-puxa-libera, ou **ciclo de pontes cruzadas,** que ocorre em uma série de passos, como mostrado na Figura 29.18. A liberação de energia proveniente da hidrólise do ATP ativa a cabeça da miosina, que oscila em 45°, ao mesmo tempo que libera uma molécula de ADP. Esse é o poderoso golpe que puxa o filamento de actina a uma distância de quase 10 nm e termina quando outra molécula de fosfato é liberada e outra molécula de ATP insere-se à cabeça da miosina, inativando o local. Assim, cada ciclo requer consumo de energia na forma de ATP (Figura 29.18).

O encurtamento continuará até que os potenciais de ação cheguem à junção neuromuscular e o cálcio livre permaneça disponível ao redor dos filamentos de actina e miosina. O ciclo de pontes cruzadas pode se repetir novamente, de 50 a 100 vezes por segundo, puxando os filamentos de actina e miosina uns contra os outros. Como a distância de encurtamento de cada sarcômero é muito pequena, ela é multiplicada pelos milhares de sarcômeros que ocupam a fibra muscular de ponta a ponta. Consequentemente, uma poderosa contração muscular pode encurtar até 33% de seu comprimento de repouso.

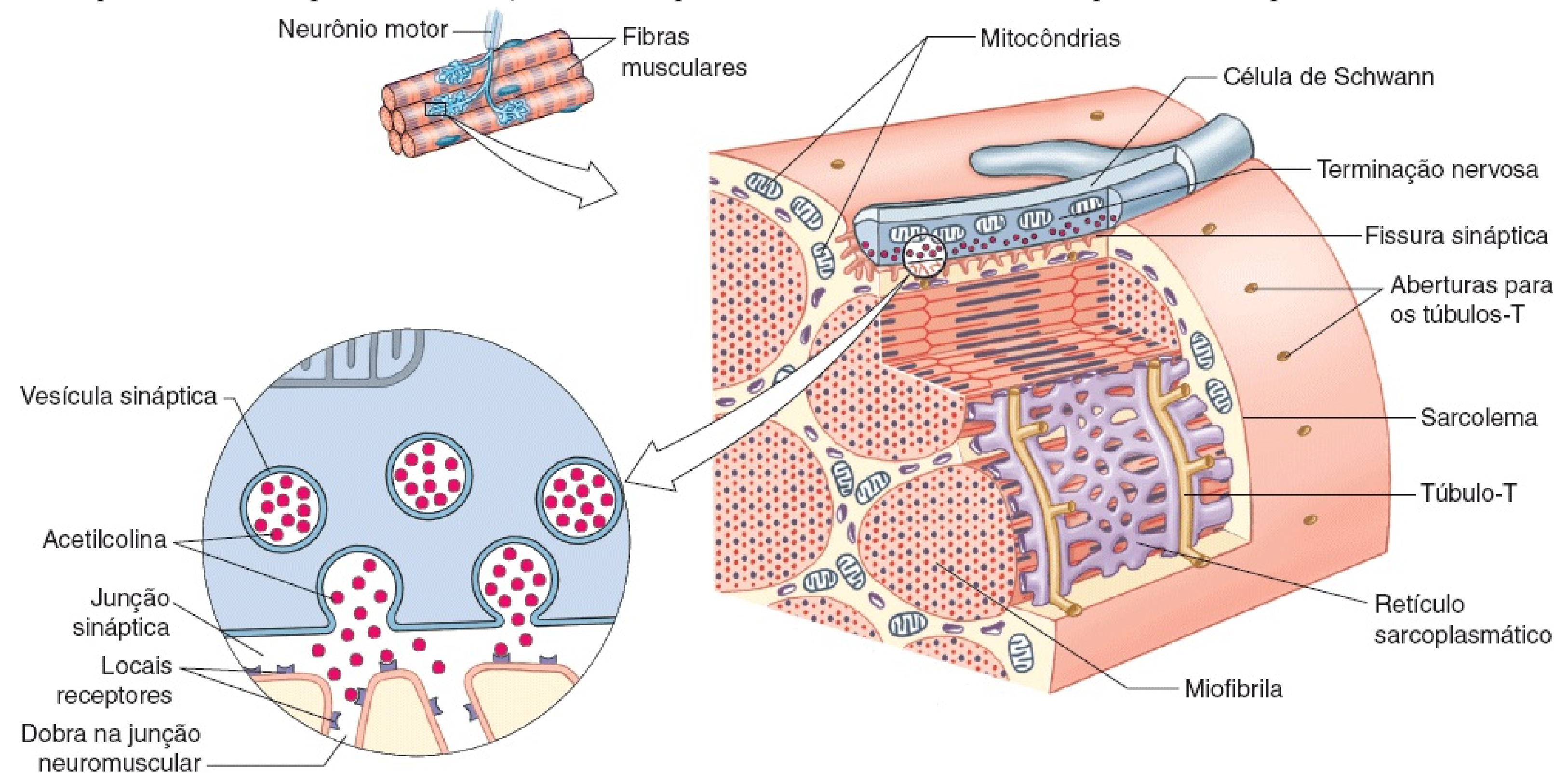


Figura 29.17 Seção de um músculo esquelético de vertebrado evidenciando uma sinapse neuromuscular (junção neuromuscular ou mioneural), o retículo sarcoplasmático e a conexão dos túbulos transversos (túbulos-T). A chegada de um impulso nervoso ou de um potencial de ação na sinapse desencadeia a liberação da acetilcolina na fissura sináptica (*detalhe à esquerda*). A ligação de moléculas transmissoras aos receptores gera a despolarização da membrana. A despolarização espalha-se pelo sarcolema, nos túbulos-T, e para o retículo sarcoplasmático, onde a liberação repentina de cálcio coloca em movimento o mecanismo contrátil da miofibrila.

Quando a estimulação cessa, o cálcio é rapidamente bombeado de volta ao retículo sarcoplasmático. A troponina retoma sua configuração inicial; a tropomiosina retorna à sua posição de bloqueio sobre a actina, e o músculo relaxa.

Energia para contração

A contração muscular requer grande quantidade de energia. O ATP é uma fonte imediata de energia, e seu nível no músculo é mantido quase constante devido à reposição imediata a partir de três fontes principais. A glicose é transportada para o músculo na circulação, onde é catabolizada durante o **metabolismo aeróbico** (ver Capítulo 4) para produzir ATP.

O **glicogênio** armazenado no músculo pode também suprir moléculas de glicose para a produção de ATP. Ele é formado por uma cadeia de polissacarídios de moléculas de glicose (Capítulo 2) armazenadas tanto no fígado quanto no músculo. Os músculos contêm a maior reserva – 75% de todo o glicogênio do corpo são armazenados nos músculos. Como um suprimento energético para contração, o glicogênio apresenta três vantagens importantes: é relativamente abundante, pode ser rapidamente

mobilizado e fornece energia durante condições anaeróbicas e aeróbicas. As enzimas convertem glicogênio em moléculas de glicose-6-fosfato, o primeiro estágio de glicólise que leva à produção de ATP (Capítulo 4).

Finalmente, os músculos têm uma reserva energética na forma de **fosfocreatina** que é um composto fosfato altamente energético e que armazena energia durante períodos de repouso. Como o ADP é produzido durante a contração, a fosfocreatina libera sua reserva de energia para converter ADP em ATP. Essa reação pode ser resumida como:



$$\text{Fosfocreatina} + \text{ADP} \rightarrow \text{ATP} + \text{Creatina}$$

Alguns tipos de músculos (**fibras oxidativas lentas** ou **rápidas**, próxima seção) dependem substancialmente de suprimentos de glicose e oxigênio, transportados para o músculo pelo sistema circulatório. Se a contração muscular não for muito vigorosa nem muito prolongada, a glicose sanguínea, ou aquela liberada do glicogênio, pode ser completamente oxidada para dióxido de carbono e água pelo metabolismo aeróbico. Entretanto, durante exercícios prolongados ou pesados o sangue flui para os músculos, embora com fluxo bem acima do nível de repouso, e não pode fornecer oxigênio rapidamente às mitocôndrias para a completa oxidação da glicose. Então, o mecanismo de contração muscular recebe grande parte de sua energia proveniente da **glicólise anaeróbica**, um processo que não requer oxigênio (Capítulo 4). A habilidade para tirar qualquer vantagem da via anaeróbica, embora não tão eficiente quanto a aeróbica, é de grande importância; sem isso, todas as formas de esforço muscular pesado seriam impossíveis. Efetivamente, as **fibras glicolíticas rápidas** (próxima seção) dependem quase que exclusivamente da glicólise anaeróbica para produzir energia para a contração.

Durante a glicólise anaeróbica, a glicose é degradada a ácido láctico com liberação de energia. O ácido láctico acumula-se nos músculos e se difunde rapidamente na circulação geral. Se o esforço muscular continuar, ocorre a fadiga muscular. Isto foi originariamente atribuído à produção do ácido láctico, bem como a um decréscimo do pH, causando inibição enzimática. Todavia, dados mais recentes sugerem que o acúmulo de fosfatos inorgânicos pode também causar fadiga muscular, pelo menos nos músculos que dependem substancialmente do armazenamento de fosfocreatina. Assim, a via anaeróbica é autolimitante, pois um esforço pesado contínuo leva à exaustão. Os músculos incorrem em um **déficit de oxigênio** porque o ácido láctico acumulado deve ser convertido em ácido pirúvico, que pode ser alimentado pelo ciclo de Krebs por meio da conversão para acetil-CoA (ver Capítulo 4). Dessa forma, o ácido láctico é oxidado pelo oxigênio extra, tão logo seja eliminado o débito de oxigênio. Após um período de esforço, o consumo de oxigênio permanece elevado até que todo o ácido láctico tenha sido oxidado ou ressintetizado em glicogênio.

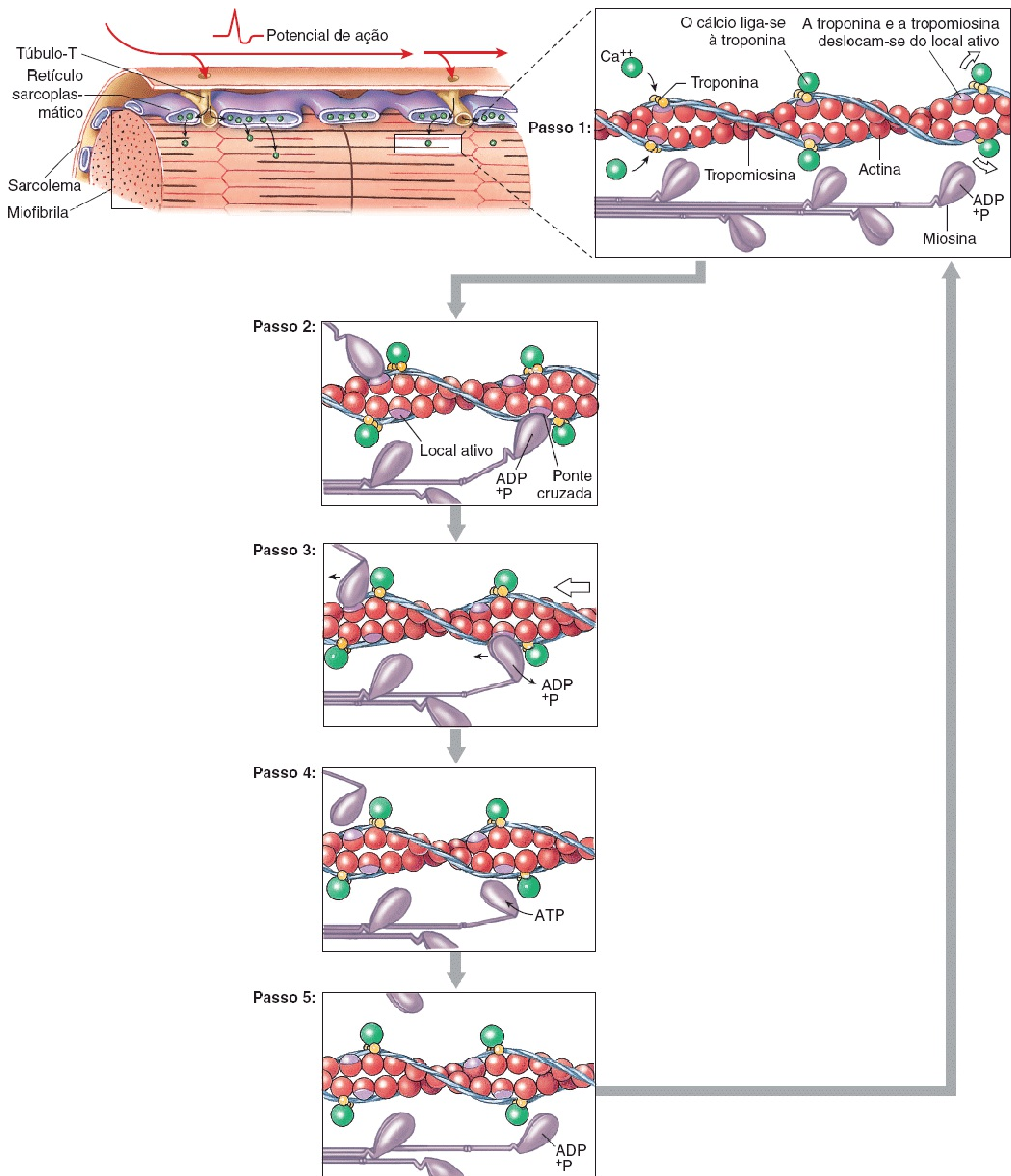


Figura 29.18 Acoplamento excitação-contração no músculo esquelético dos vertebrados. **Passo 1:** Um potencial de ação espalha-se ao longo do sarcolema e é conduzido para o interior do retículo sarcoplasmático através dos túbulos-T. Íons cálcio são liberados do retículo sarcoplasmático e difundem-se rapidamente pelas miofibrilas, e unem as moléculas de troponina no filamento de actina. As moléculas de troponina e tropomiosina são retiradas

dos locais ativos. **Passo 2:** A miosina forma pontes cruzadas à medida que se liga aos locais ativos expostos. **Passo 3:** Utilizando a energia armazenada em ATP, a cabeça da miosina desliza em direção ao centro do sarcômero, e a actina se desloca com ela. São liberados ADP e o grupo fosfato. **Passo 4:** A cabeça da miosina liga-se a outra molécula de ATP; isso libera a cabeça da miosina do local ativo na actina. **Passo 5:** A cabeça da miosina separa a molécula de ATP, retendo a energia liberada, bem como a ADP e o grupo fosfato. Agora, o ciclo pode ser repetido tão logo o cálcio esteja presente para expor os locais ativos nas moléculas de actina.

Desempenho muscular

Fibras rápidas e lentas

Os músculos esqueléticos dos vertebrados consistem em mais de um tipo de fibras. As **fibras oxidativas lentas** que são especializadas para contrações lentas e contínuas sem fadiga são importantes na manutenção da postura nos vertebrados terrestres. Esses músculos são frequentemente chamados de **músculos vermelhos** porque contêm suprimento sanguíneo considerável, alta densidade de mitocôndrias para fornecimento de ATP, por meio de mecanismos aeróbicos, e reserva abundante de mioglobinas, que fornecem reservas de oxigênio, todos eles conferindo ao músculo uma cor vermelha.

São conhecidos dois tipos de **fibras rápidas**, capazes de contrações rápidas e poderosas. Um tipo de fibra rápida (**fibra glicolítica rápida)** não tem um suprimento sanguíneo eficiente, e há uma baixa densidade de mitocôndrias e mioglobinas. Os músculos constituídos dessas fibras (frequentemente chamados de **músculos brancos**) em geral são de coloração pálida, de função anaeróbica e se cansam rapidamente. A “carne branca” do frango é um exemplo conhecido. Os membros dos felinos têm músculos de corrida formados quase que exclusivamente por fibras glicolíticas rápidas, que operam por via anaeróbica. Durante uma perseguição, eles acumulam um considerável débito de oxigênio, que é reposto após a caçada. Por exemplo, um guepardo após uma rápida perseguição que dura menos de 1 min ficará ofegante entre 30 e 40 min antes que o seu débito de oxigênio seja restaurado. Os levantadores de peso beneficiam-se do desenvolvimento desses músculos, mas não podem sustentar o levantamento de pesos por longos períodos. O outro tipo de fibra rápida **(fibra oxidativa rápida)** tem suprimento sanguíneo considerável e alta densidade de mitocôndrias e de mioglobina, além de funções em grande parte aeróbicas. Alguns animais utilizam essas fibras para atividades rápidas e contínuas. A maioria das aves migratórias, como gansos e cisnes, assim como cães e ungulados (mamíferos com casco), por exemplo, têm músculos dos membros (ou das asas) com uma alta porcentagem de fibras oxidativas rápidas e são capazes de locomoção ativa por longos períodos de tempo. A maioria dos músculos possui uma mistura desses tipos diferentes de fibras para realizar uma série de atividades.

Importância dos tendões no armazenamento de energia

Quando os mamíferos andam ou correm, uma grande quantidade de energia cinética é armazenada, passo a passo, como energia de tensão elástica nos tendões. Por exemplo, durante uma corrida, o tendão de Aquiles é esticado por uma combinação de forças para a parte inferior do corpo, no pé, e por contração dos músculos da panturrilha. Então, o tendão retrai-se estendendo o pé enquanto o músculo ainda está contraído, impulsionando a perna para frente (Figura 29.19). Um exemplo extremo desse princípio elástico é o salto do canguru (Figura 29.19). Esse tipo de movimento usa muito menos energia do que a requerida se cada passo exigisse unicamente uma contração muscular, alternada com relaxamento.

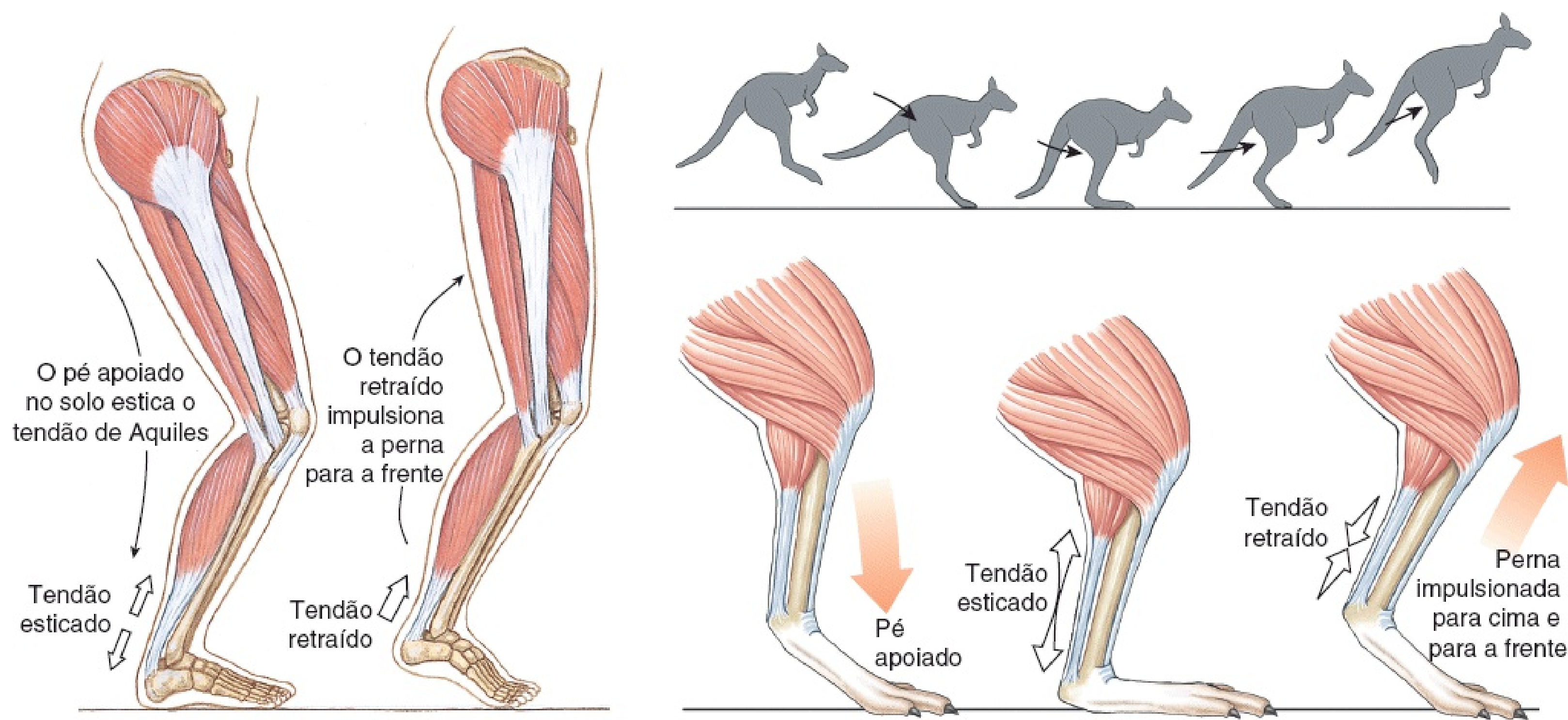


Figura 29.19 Armazenamento de energia no tendão de Aquiles nas pernas dos seres humanos e dos cangurus. Durante a corrida, o tendão de Aquiles estica-se quando o pé toca o solo, armazenando, assim, energia cinética que é liberada para impulsionar a perna para frente.

Há muitos exemplos de armazenamento elástico no reino animal. Ele é usado nos saltos balísticos de gafanhotos e pulgas, nas articulações das asas de insetos voadores, nos ligamentos articulados dos moluscos bivalves e em grandes ligamentos dorsais altamente elásticos (ligamentos da nuca) que auxiliam a sustentação da cabeça dos mamíferos ungulados.

Constatou-se recentemente que o músculo esquelético secreta um hormônio recém-identificado, chamado **irisina**. Estudos recentes têm demonstrado que, durante a atividade física de humanos e camundongos, os níveis de irisina no sangue aumentam e causam muitos dos efeitos benéficos do exercício sobre o corpo. Os principais benefícios incluem aumento do gasto energético sem mudança na ingestão de alimentos, além de melhora no controle da glicose. Curiosamente, o tecido adiposo branco que armazena energia converte-se em tecido adiposo marrom que consome energia. Desse modo, podem ser consideráveis os benefícios da irisina sobre a obesidade humana.

RESUMO

Um animal é envolto por um revestimento de proteção, o tegumento, que pode ser tão simples como a epiderme uniestratificada de muitos invertebrados, ou ainda tão complexo quanto a pele de um mamífero. O tegumento mais complexo dos invertebrados é o exoesqueleto dos artrópodes, o qual consiste em uma cutícula com dupla camada secretada por uma epiderme simples. Essa estrutura pode ser endurecida por calcificação ou esclerotização e deve ser trocada periodicamente para permitir o crescimento corporal. O tegumento dos vertebrados consiste em duas camadas: a epiderme, que origina vários anexos, como pelos, penas e garras; e a derme, que sustenta e nutre a epiderme. Na derme também se originam derivados ósseos, como as escamas dos peixes e os chifres dos cervos.

A coloração do tegumento pode ser de dois tipos: cor estrutural, produzida pela refração ou dispersão da luz por partículas no tegumento; e cor pigmentar, produzida por pigmentos que geralmente estão contidos em células pigmentares especiais (cromatóforos).

Os esqueletos são sistemas de suporte que podem ser hidrostáticos ou rígidos. O esqueleto hidrostático de vários grupos de invertebrados de corpo mole depende dos músculos da parede corporal que se contraem contra o fluido celomático não compressível e de volume constante. Do mesmo modo, os hidróstatos musculares, como a língua dos mamíferos e dos répteis e a tromba dos elefantes, dependem dos feixes musculares arranjados em um complexo padrão para produzir movimentos, sem nenhum suporte esquelético ou cavidade preenchida por líquido. Os esqueletos rígidos evoluíram com a inserção muscular que

age com o esqueleto de suporte para produzir movimentos. Os artrópodes têm esqueleto externo, que deve ser trocado periodicamente para proporcionar uma reposição ampliada. Os vertebrados desenvolveram um esqueleto interno, uma rede formada de cartilagem e/ou osso que pode crescer com o animal, enquanto o osso serve adicionalmente como um reservatório de cálcio e fosfato.

O movimento animal, seja na forma de movimento ameboide de células vagantes, como leucócitos, ou ainda na forma de contração de massa muscular organizada, depende de proteínas contráteis especializadas. O sistema mais importante é o sistema actina-miosina, o qual é comumente organizado em longos filamentos de actina e miosina que deslizam entre si durante a contração. Quando um músculo é estimulado, uma despolarização elétrica é conduzida à fibra muscular através de túbulos-T do retículo sarcoplasmático, promovendo a liberação de cálcio. O cálcio se liga com o complexo de troponina, associado ao filamento de actina. Isso faz com que a tropomiosina saia de sua posição inativa, possibilitando que as cabeças da miosina unam-se ao filamento de actina. Energizadas por ATP, as cabeças da miosina oscilam para frente e para trás para puxar os filamentos de actina e de miosina uns contra os outros. A energia de ligação de fosfatos para a contração é fornecida por carboidratos.

O músculo esquelético dos vertebrados consiste em porcentagens variáveis, tanto de fibras lentas, usadas principalmente para manter e sustentar a postura, quanto de fibras rápidas, usadas na locomoção. Os tendões são importantes na locomoção porque a energia cinética armazenada nos tendões elásticos no estágio de um ciclo locomotor é liberada no estágio subsequente.

Questões de revisão

1. O exoesqueleto dos artrópodes é o tegumento mais complexo dos invertebrados. Descreva sua estrutura e explique a diferença na forma do endurecimento da cutícula nos crustáceos e nos insetos.
2. Diferencie a epiderme da derme no tegumento dos vertebrados e descreva os derivados estruturais dessas duas camadas.
3. Qual é a diferença entre cores estruturais e cores baseadas em pigmentos? Como se diferenciam os cromatóforos de vertebrados dos moluscos cefalópodes na estrutura e função?
4. Como "primatas nus", os seres humanos não possuem o revestimento protetor de pelo que protege outros mamíferos dos efeitos nocivos da luz solar. Como a pele dos seres humanos responde à irradiação ultravioleta a curto prazo e com exposição contínua?
5. O esqueleto hidrostático tem sido definido como massa de fluidos cercados dentro de uma parede muscular. Como você modificaria essa definição para torná-la aplicável a um hidróstato muscular? Dê exemplos de um esqueleto hidrostático e um hidróstato muscular.
6. Uma das qualidades especiais do osso de vertebrados é que ele é um tecido vivo que permite o remodelamento contínuo. Explique como a estrutura do osso permite que esse remodelamento aconteça.
7. Qual é a diferença entre osso endocondral e osso membranoso? Entre osso esponjoso e compacto?
8. Discuta o papel dos osteoclastos, osteoblastos, do hormônio da paratireoide e da calcitonina no crescimento ósseo.
9. As leis das proporções nos dizem que, dobrando o comprimento de um animal, seu peso aumentará em 8 vezes, enquanto a força de seus ossos pode suportar um aumento de apenas 4 vezes. Que soluções desse problema têm evoluído para permitir que o animal se torne maior enquanto mantém os estresses ósseos dentro das margens de segurança?
10. Cite os grandes componentes esqueléticos incluídos no esqueleto axial e no apendicular.
11. Uma descoberta inesperada de estudos de movimentos ameboides mostrou que as mesmas proteínas encontradas no sistema contrátil de um músculo metazoário – actina e miosina – estão presentes nas células ameboides. Explique como essas e outras proteínas interagem durante o movimento ameboide.
12. Um arranjo "9 + 2" de microtúbulos é típico de cílios e flagelos. Explique como esse sistema funciona para produzir um movimento de dobramento. Qual é a diferença entre um cílio e um flagelo?
13. Quais as características funcionais do músculo liso de moluscos e do músculo fibrilar de insetos que os distinguem de qualquer músculo conhecido de vertebrado?
14. O modelo do filamento deslizante da contração do músculo esquelético assume um deslizamento de filamentos inter-relacionados de actina e miosina. A microscopia eletrônica mostra que, durante a contração, os filamentos de actina e

miosina permanecem com comprimento constante, enquanto a distância entre as linhas Z se encurta. Explique, nos termos da estrutura molecular dos filamentos musculares, como isso acontece. Qual é o papel das proteínas reguladoras (troponina e tropomiosina) na contração?

15. Enquanto o retículo sarcoplasmático foi inicialmente descrito por microscopistas no século 19, seu verdadeiro significado não foi compreendido até que sua complexa estrutura fosse revelada, muito tempo depois, pelo microscópio eletrônico. O que você poderia dizer a um microscopista do século 19 para informá-lo sobre a estrutura do retículo sarcoplasmático e seu papel no acoplamento da excitação e contração?
16. Os filamentos do músculo esquelético são movidos por energia livre derivada da hidrólise de ATP. Durante o movimento de contração muscular sustentado, os níveis de ATP permanecem quase que constantes, enquanto os níveis de fosfocreatina diminuem. Explique por que isso ocorre. Sob quais circunstâncias o débito de oxigênio ocorre durante a contração muscular?
17. Durante a evolução, o músculo esquelético adaptou-se às demandas funcionais, variando desde os movimentos súbitos de um verme às contrações contínuas requeridas para manter a postura dos mamíferos para suportar uma longa e rápida perseguição na savana africana. Quais são os tipos de fibras nos músculos de vertebrados que evoluíram para suportar esses tipos de atividades?

Para aprofundar seu raciocínio. Um levantador de peso decide correr com um amigo. Explique por que o levantador de peso não se mantém correndo por muito tempo em relação à estrutura e função de seu músculo da perna.

Referências selecionadas

Ainsworth, C. 2007. Tails of the unexpected. Native **448:**638–641. *Surgem novos e interessantes papéis para os cílios que parecem ter implicações para as doenças humanas e para a regulação do desenvolvimento embrionário.*

Anderson, J. I., P. Schjerling, and B. Saltin. 2000. Muscle, genes and athletic performance. Sci. Am. **283:**48–55 (Sept.). *Boa discussão sobre estrutura e função musculares e sua relação com o desempenho atlético humano.*

Bostrom, P., J. Wu, M. P. Jedrychowski, A. Korde, L. Ye, J. C. Lo, K. A. Rasbach, E. A. Bostrom, J. H. Choi, J. Z. Long, S. Kajimura, M. C. Zingaretti, B. F. Vind, H. Tu, S. Cinti, K. Hojlund, S. P. Gygi, and B. S. Spiegelman. 2012. A PGC1-alpha-dependent myokine that drives brown-fat-like development of white fat and thermogenesis. Nature **481:**463–469. *Este artigo descreve a pesquisa original sobre o recém-descoberto hormônio secretado pelo músculo esquelético, a irisina.*

Hadley, N. F. 1986. The arthropod cuticle. Sci. Am. **255:**104–112 (July). *Descreve as propriedades desta complexa cobertura, em grande parte responsável pelo sucesso adaptativo dos artrópodes.*

Hutchinson, J. R., and M. Garcia. 2002. Tyrannosaurus was not a fast runner. Nature **415:**1018–1021. *A análise conclui que o tiranossauro não tinha nem a metade da massa muscular de perna necessária para correr e, portanto, podia apenas andar.*

Le Clainche, C., and M. E. Carlier. 2008. Regulation of actin assembly associated with protrusion and adhesion in cell migration. Physiol. Rev. **88:**489–513. *Discussão aprofundada sobre actina e proteínas ligadas à actina na regulação do deslocamento celular.*

Marx, J. 2004. Coming to grips with bone loss. Science **305:**1420–1422. *Uma interessante revisão das novas terapias para a prevenção e tratamento da osteoporose.*

Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2002. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Company. *Uma abordagem abrangente e comparativa da fisiologia animal.*

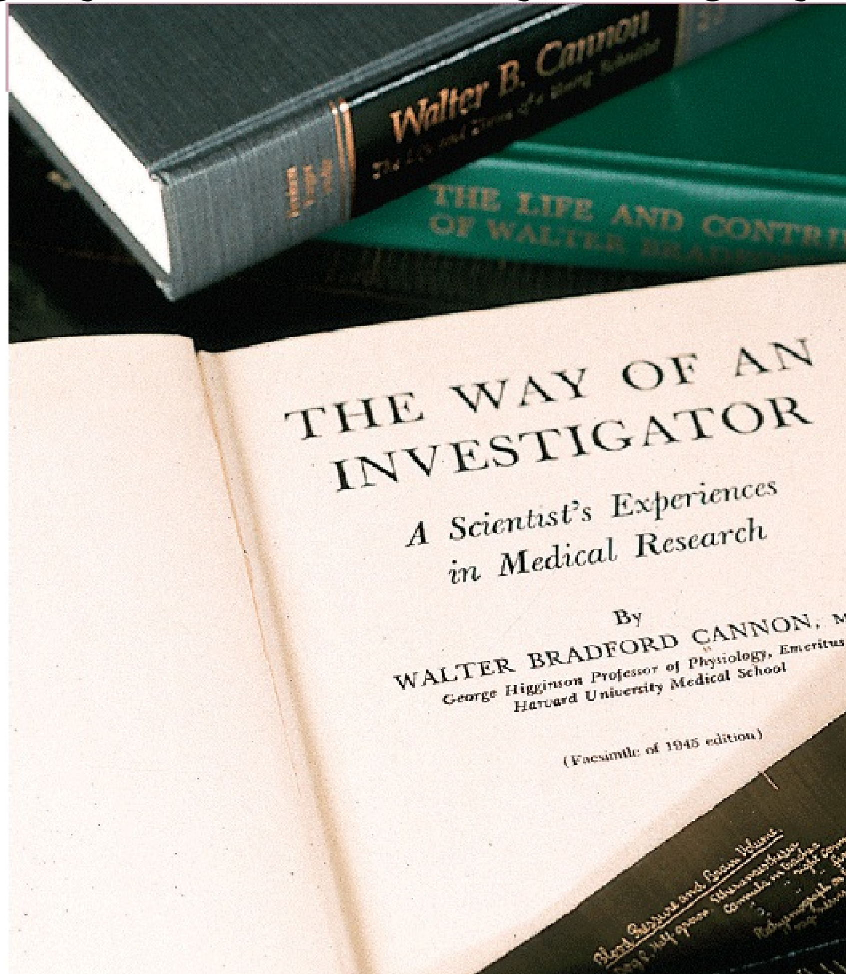
Sparrow, J. C., and F. Schock. 2009. The initial steps of myofibril assembly: integrins pave the way. Nature Reviews. Molecular Cell Biology **10:**203–208. *Uma discussão da estrutura e organização do sarcômero nos músculos estriados.*

Westerblad, H., D. G. Allen, and J. Lännergren. 2002. Muscle fatigue: lactic acid or inorganic phosphate the major cause? News Physiol. Sci. **17:**17–21. *Uma revisão bem escrita de dados recentes que fornece uma explicação alternativa para a fadiga muscular.*

Willmer, P., G. Stone, and I. Johnston. 2005. Environmental physiology of animals, ed. 2. Oxford, U.K., Blackwell Science Ltd. *Informações bem escritas sobre as adaptações ambientais de vertebrados e invertebrados.*

CAPÍTULO 30

Homeostase | Regulação Osmótica, Excreção e Regulação Térmica



Página de rosto da autobiografia de Walter B. Cannon.

Homeostase | O nascimento de um conceito

A tendência à estabilização interna do corpo animal foi reconhecida pela primeira vez por Claude Bernard, um grande fisiólogo francês do século 19, que descobriu as primeiras secreções internas através de seus estudos sobre a glicose sanguínea e o glicogênio hepático. Depois de uma vida de estudos e experimentações, Bernard desenvolveu gradualmente o princípio pelo qual é lembrado, o da constância do meio interno, um princípio que, com o tempo, iria permear a fisiologia e a medicina.

Anos depois, na Universidade de Harvard, o fisiólogo americano Walter B. Cannon (Figura 30.1) remodelou e redefiniu a ideia de Bernard. A partir de seus estudos sobre o sistema nervoso e as reações ao estresse, ele descreveu o equilíbrio e o reequilíbrio incessantes dos processos fisiológicos, que mantêm a estabilidade e restauram o estado normal quando ele foi perturbado. Ele também deu um nome a isso: a **homeostase**. O termo difundiu-se na literatura médica a partir da década de 1930. Os médicos falavam em trazer seus pacientes de volta à homeostase. Até os políticos e sociólogos perceberam nele profundas implicações não fisiológicas. Cannon aproveitou essa implicação ampliada do conceito e sugeriu mais tarde que a democracia era uma forma de governo que seguia um curso homeostático mediano. Apesar da importância solidificada do conceito da homeostase, Cannon nunca recebeu o Prêmio Nobel – uma das inúmeras omissões reconhecidas pelo Comitê do Nobel.



Figura 30.1 Walter Bradford Cannon (1871-1945), professor de fisiologia de Harvard, que cunhou o termo "homeostase" e desenvolveu o conceito criado pelo fisiólogo francês Claude Bernard (ver Figura 31.2, no Capítulo 31).

O conceito de homeostase, descrito no ensaio de abertura do capítulo, permeia todo o pensamento fisiológico e é o tema deste e do Capítulo 31. Embora esse conceito tenha sido desenvolvido pela primeira vez a partir de estudos com mamíferos, ele se aplica a todos os organismos. As potenciais mudanças do ambiente interno surgem de duas fontes. Em primeiro lugar, as atividades metabólicas requerem um suprimento constante de materiais, como o oxigênio, nutrientes e sais, que as células retiram do meio circundante e que precisam ser repostos continuamente. A atividade celular também produz resíduos que devem ser eliminados. Em segundo lugar, o meio interno responde às mudanças no meio externo do organismo. Mudanças em ambas as fontes precisam ser estabilizadas pelos mecanismos fisiológicos de homeostase.

Nos animais, a homeostase celular é mantida por atividades coordenadas de todos os sistemas do corpo, exceto o reprodutivo. As várias atividades homeostáticas são coordenadas pelos sistemas circulatório, nervoso e endócrino e também pelos órgãos que atuam como locais de troca com o meio externo. Estes incluem os rins, pulmões ou brânquias, trato digestivo e tegumento. Através desses órgãos, o oxigênio, os nutrientes, os minerais e outros componentes dos fluidos corporais entram, a água é trocada, o calor é perdido, e os rejeitos metabólicos são eliminados.

Assim, os sistemas de um organismo funcionam de um modo integrado para manter um meio interno constante para todas as células próximo a um valor predefinido ("ponto de ajuste"). Os pequenos desvios desse ponto no pH, na temperatura, na pressão osmótica, nos combustíveis metabólicos (p. ex., glicose ou ácidos graxos), nos níveis de dióxido de carbono e de oxigênio ativam mecanismos fisiológicos que trazem a variável de volta ao seu ponto de ajuste através de um processo chamado de **retroalimentação negativa** (ver Capítulo 34).

Em primeiro lugar, iremos considerar os problemas de controlar o meio interno fluido dos animais aquáticos. Em seguida, examinaremos brevemente como os animais terrestres regulam seu estado interno. Finalmente, teremos como foco as estratégias para regular a temperatura corporal.

REGULAÇÃO HÍDRICA E OSMÓTICA

A regulação da água e osmótica proporciona um meio de manter as concentrações internas de solutos dentro de limites que possibilitem que as funções celulares aconteçam. Como discutido no Capítulo 3, a permeabilidade seletiva das membranas celulares implica que as mudanças nas concentrações iônicas em qualquer dos lados da membrana irão alterar dramaticamente o fluxo iônico e hídrico através dela. O volume celular aumentará ou diminuirá se as células forem expostas a ambientes hiposmóticos (hipotônicos) ou hiperosmóticos (hipertônicos), e ambas as alterações produzirão efeitos negativos no metabolismo celular. O conceito de regulação hídrica e osmótica se aplica aos eucariotas unicelulares e animais semelhantes; contudo, os animais multicelulares podem controlar o equilíbrio iônico e hídrico das células, regulando o conteúdo de íons e de água dos fluidos que as banham.

Como os invertebrados marinhos mantêm o equilíbrio hídrico e de sais

A maioria dos invertebrados marinhos está em equilíbrio osmótico com seu ambiente de água do mar. Com a superfície corporal permeável aos sais e à água, suas concentrações de fluidos corporais aumentam ou diminuem de acordo com as mudanças nas concentrações da água do mar. Como esses animais são incapazes de regular a pressão osmótica de seus fluidos corporais, eles são chamados **osmoconformadores**. Os invertebrados que vivem em mar aberto raramente estão expostos a flutuações osmóticas porque o oceano é um ambiente altamente estável. Realmente, os invertebrados oceânicos têm uma capacidade muito limitada para resistir a mudanças osmóticas. Se forem expostos à água do mar diluída, absorvem água por osmose e morrem rapidamente, porque as células do seu corpo não podem tolerar a diluição e não conseguem evitá-la. Esses animais estão restritos a viver em uma faixa estreita de salinidade e são chamados **estenoalinos** (Gr. *stenos*, estreito; + *hals*, sal). Um exemplo é o caranguejo-aranha, *Maia* (Figura 30.2).

As condições ao longo da costa e nos estuários e deltas dos rios são muito menos constantes do que aquelas do oceano aberto. Aqui, os animais devem lidar com mudanças grandes e frequentemente abruptas na salinidade à medida que as marés sobem e descem, ou quando ocorre mistura com a água doce drenada dos rios. Esses animais são denominados de **eurialinos** (Gr. *eurys*, amplo, + *hals*, sal), significando que eles podem sobreviver a uma grande variação de mudanças de salinidade, principalmente por demonstrarem diferentes capacidades de **regulação osmótica**. Por exemplo, o caranguejo *Eriocheir* de água salobra pode resistir à diluição dos fluidos corporais causada por água do mar diluída (salobra) (Figura 30.2). Embora a concentração dos sais nos fluidos corporais diminua, isso ocorre menos rapidamente do que na concentração da água do mar. Esse caranguejo é um **regulador hiperosmótico**, significando que ele mantém seus fluidos corporais mais concentrados (portanto, *hiper*) do que a água ao redor.

Por evitar a diluição excessiva e, assim proteger as células de mudanças extremas, os caranguejos de água salobra podem viver com sucesso no ambiente costeiro fisicamente instável, mas biologicamente rico. No entanto, com uma capacidade limitada para regulação osmótica, eles morreriam se expostos a uma água do mar muito diluída. Como os fluidos corporais do caranguejo são osmoticamente mais concentrados do que a água do mar externa diluída, a água flui para dentro do seu corpo principalmente através das finas membranas permeáveis de suas brânquias (ver Capítulo 20, Figura 20.7). Assim como as células vermelhas do sangue colocadas em água pura (Capítulo 3), a água difunde-se para dentro por causa da maior concentração interna de solutos. Para o caranguejo, se essa entrada de água continuasse sem parar, seus fluidos corporais logo se tornariam diluídos. Esse problema é resolvido pelos rins (glândulas antenais localizadas na cabeça do caranguejo; ver a Figura 30.7 mostrando glândulas semelhantes de um lagostim), que excretam o excesso de água como uma urina diluída.

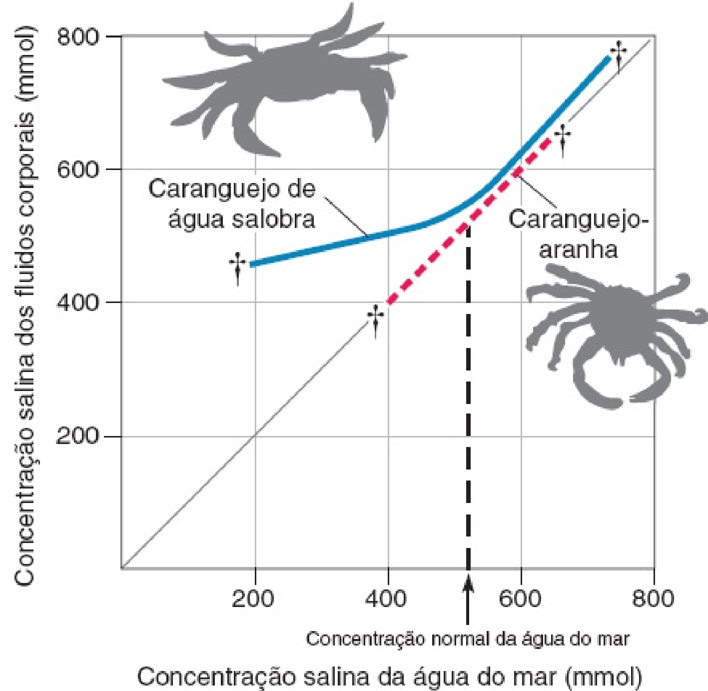


Figura 30.2 Concentração salina dos fluidos corporais de dois caranguejos conforme os efeitos das variações na concentração da água do mar. A reta de 45° representa uma mesma concentração entre os fluidos do corpo e a água do mar. Como o caranguejo-aranha, *Maia* sp., não consegue regular a concentração salina de seus fluidos,

ele se ajusta a quaisquer alterações que ocorram na água do mar (*linha tracejada vermelha*). Entretanto, o caranguejo de água salobra, *Eriocheir* sp., é capaz de regular a concentração osmótica de seus fluidos até certo grau em água do mar diluída (*linha azul sólida*). As cruzes no final das linhas indicam os limites de tolerância para cada espécie a partir das quais o animal morre.

O segundo problema é a perda de sais. De novo, como o animal é mais salino do que o ambiente, ele não pode evitar a perda de íons por difusão através de suas brânquias. Os sais também são perdidos pela urina. Para compensar a perda de soluto, as células secretoras de sal nas brânquias removem ativamente os íons da água do mar diluída e os transportam para o sangue, mantendo constante, assim, a concentração osmótica interna. Esse é um processo de **transporte ativo** (Capítulo 3), que consome energia porque os íons precisam ser transportados contra um gradiente de concentração a partir de uma concentração salina mais baixa (na água do mar diluída) para uma mais alta (no sangue).

Equilíbrio de sais e água na água doce

Durante os períodos Siluriano e Devoniano Inferior, os principais grupos de peixes mandibulados começaram a penetrar nos estuários de água salobra, e, depois, gradualmente, nos rios de água doce. Diante deles estava um novo *habitat* inexplorado, já abastecido com alimento na forma de insetos e outros invertebrados, que os precederam na água doce. Entretanto, as vantagens que esse novo *habitat* oferecia eram contrabalançadas por um desafio fisiológico difícil: a necessidade de osmorregulação.

Os animais de água doce enfrentam desafios semelhantes, porém mais extremos, àqueles do caranguejo de água salobra que descrevemos. Eles precisam manter a concentração de sais de seus fluidos corporais maior do que a da água na qual vivem. A água entra em seus corpos osmoticamente e o sal é perdido por difusão. Diferente do *habitat* do caranguejo de água salobra, a água doce é muito mais diluída do que os estuários costeiros, e não há nenhum abrigo, nenhum refúgio salino no qual um animal de água doce possa se refugiar para um alívio osmótico. Os organismos de água doce mantêm sua concentração osmótica interna mais baixa do que os organismos marinhos. Isso representa um equilíbrio entre as demandas dos solutos e o trabalho necessário para manter a água do lado de fora. Assim, os organismos de água doce se tornaram reguladores hiperosmóticos permanentes e altamente eficientes.

A superfície corporal escamada e coberta de muco de um peixe é praticamente impermeável, embora permaneça flexível. Além disso, os peixes de água doce têm diversas defesas contra os problemas de ganho de água e perda de sais. Primeiro, a água que inevitavelmente entra no corpo por osmose é bombeada para fora pelo rim, que é capaz de gerar uma urina muito diluída pela reabsorção de cloreto de sódio (Figura 30.3A). Em segundo lugar, as células absorvedoras de sal localizadas nas brânquias transportam íons de sal, principalmente os de sódio e cloro (presentes em pequenas quantidades mesmo na água doce), da água para o sangue. Esse processo, junto com o sal presente no alimento do peixe, repõe os sais perdidos por difusão. Esses mecanismos são tão eficientes que um peixe de água doce destina apenas uma pequena parte de sua energia total para a osmorregulação.

Os lagostins, larvas de insetos aquáticos, moluscos e outros animais de água doce também são reguladores hiperosmóticos e enfrentam os mesmos perigos que os peixes de água doce: eles tendem a ganhar muita água e a perder muitos sais. Assim como os peixes de água doce, eles excretam o excesso de água na forma de urina e repõem os sais perdidos por transporte ativo de íons através das brânquias.

Os anfíbios que vivem na água também precisam compensar a perda de sais absorvendo-os ativamente da água (Figura 30.4). Para esse propósito, usam sua pele. Há alguns anos, os fisiólogos aprenderam que partes da pele da rã continuavam a transportar sódio e cloro ativamente por horas depois de removidas e colocadas em uma solução salina especialmente equilibrada. Felizmente para os biólogos, mas infelizmente para as rãs, esses animais são tão facilmente coletados e mantidos em laboratório que a pele de rã tornou-se o sistema de membrana favorito para estudos de fenômenos de transporte iônico.

Equilíbrio de sais e água em peixes marinhos

Os peixes ósseos que vivem hoje nos oceanos são descendentes dos primeiros peixes ósseos de água doce que se mudaram novamente para o mar durante o período Triássico, há cerca de 230 milhões de anos. Ao longo de milhões de anos, os peixes de água doce estabeleceram uma concentração iônica no fluido corporal equivalente a cerca de 1/3 daquela da água do mar. O fluido corporal dos vertebrados terrestres é também notavelmente semelhante à água doce diluída, um fato que está indubitavelmente relacionado com as concentrações osmóticas mais baixas dos fluidos corporais de seus ancestrais da água

doce.

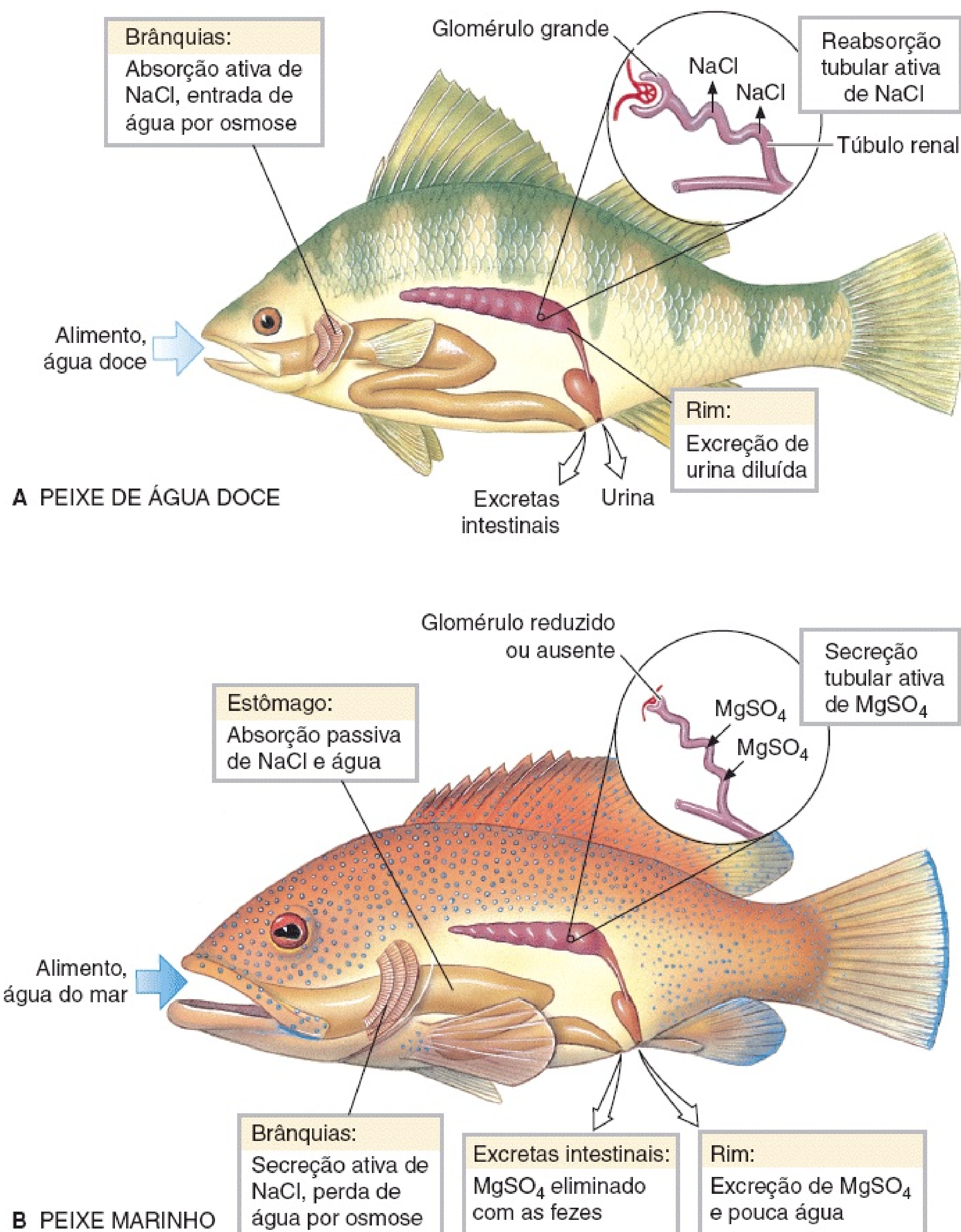


Figura 30.3 Regulação osmótica em peixes ósseos de água doce e marinhos. **A.** Um peixe de água doce mantém o equilíbrio osmótico e iônico no seu ambiente diluído pela absorção ativa de cloreto de sódio através das brânquias (um pouco de sal entra com o alimento). Para eliminar o excesso de água que entra constantemente no corpo, o rim glomerular produz uma urina diluída reabsorvendo o cloreto de sódio. **B.** Um peixe marinho precisa beber água do mar para repor a água perdida osmoticamente para seu ambiente salino. O cloreto de sódio e a água são absorvidos no estômago. O excesso de cloreto de sódio é secretado para o meio externo pelas brânquias. Os sais marinhos bivalentes, principalmente sulfato de magnésio, são eliminados com as fezes e secretados pelo rim tubular.

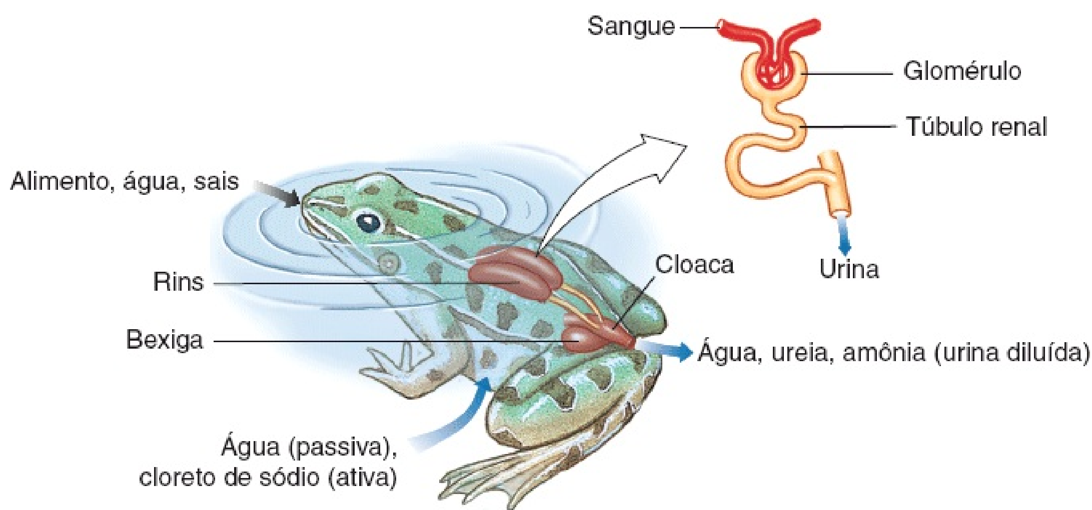


Figura 30.4 Trocas de água e solutos em uma rã. A água entra através da pele altamente permeável e é excretada pelos rins. A pele também transporta íons (cloreto de sódio) ativamente do ambiente. Os rins produzem uma urina diluída através da reabsorção de cloreto de sódio. A urina flui para o interior da bexiga urinária, da qual, durante o armazenamento temporário, a maior parte do cloreto de sódio restante é removida e devolvida ao sangue.

Expressando a concentração de sais da água do mar ou de fluidos corporais em molaridade, queremos dizer que a pressão osmótica é equivalente à concentração molar de um soluto ideal que apresente a mesma pressão osmótica. Na verdade, a água do mar e os fluidos corporais de um animal não são soluções ideais porque contêm eletrólitos que se dissociam na solução. Uma solução de cloreto de sódio de 1 M (que se dissocia em solução) tem uma pressão osmótica muito maior do que uma solução 1 M de glicose, um soluto ideal (não eletrólito) que não se dissocia em solução. Consequentemente, os biólogos normalmente expressam a pressão osmótica de uma solução biológica em osmolaridade em vez de molaridade. Uma solução 1 osmolar exerce a mesma pressão osmótica que uma solução 1 M de um não eletrólito.

Quando alguns peixes ósseos de água doce do Triássico aventuraram-se de volta ao mar, eles teriam que ter uma concentração osmótica interna muito menor do que a água do mar circundante, causando a perda de água e o ganho de sal. De fato, um peixe ósseo marinho literalmente tem o risco de se desidratar, como um mamífero do deserto privado de água.

Os peixes ósseos marinhos atuais mantêm a concentração de sais de seus fluidos corporais semelhante à dos peixes de água doce, em aproximadamente um terço daquela da água do mar (fluidos corporais = 0,3 a 0,4 g · mol/ℓ, [M]; água do mar = 1 mol). Eles são **reguladores hiposmóticos** porque mantêm seus fluidos corporais em uma concentração menor (portanto *hipo*) do que o ambiente marinho. Para compensar a perda de água, um peixe ósseo marinho bebe água do mar (ver Figura 30.3B). Essa água do mar é absorvida no intestino e o principal sal marinho, cloreto de sódio, é transportado pelo sangue até as brânquias, onde células secretoras de sal devolvem-no para o mar. Os íons remanescentes no resíduo intestinal, especialmente magnésio, sulfato e cálcio, são expelidos com as fezes ou excretados pelos rins. Dessa forma indireta, os peixes marinhos se livram do excesso de sais e repõem a água perdida por osmose. O velho marinheiro de Samuel Taylor Coleridge,* cercado por “água, água por toda parte, e nenhuma gota para beber” sem dúvida teria sido ainda mais atormentado se soubesse da engenhosa solução dos peixes marinhos para a sede. Um peixe marinho regula a quantidade de água do mar que bebe, consumindo apenas o suficiente para repor a água perdida e nada mais.

Os tubarões e as raias (elasmobrânquios) são quase totalmente marinhos, e conseguem o equilíbrio osmótico de modo diferente. A composição salina do sangue do tubarão é semelhante àquela do sangue dos peixes ósseos, porém o sangue também transporta uma grande quantidade dos compostos orgânicos ureia e óxido de trimetilamina (TMAO). A ureia é um produto residual metabólico que a maioria dos animais excreta rapidamente. Entretanto, o rim do tubarão conserva ureia, permitindo que se acumule no sangue e tecidos do corpo, elevando a osmolaridade do sangue para valores iguais ou ligeiramente superiores àqueles da água do mar. Como a diferença osmótica entre o sangue e a água do mar foi eliminada, o equilíbrio hídrico não é um problema para os tubarões e outros elasmobrânquios; eles estão em equilíbrio osmótico com seu ambiente.

A alta concentração de ureia no sangue e tecidos corporais de tubarões e raias – mais de 100 vezes maior do que aquela dos mamíferos – não poderia ser tolerada pela maioria dos demais vertebrados. Nestes últimos, concentrações de ureia tão altas quanto estas quebrariam as ligações peptídicas das proteínas, alterando as configurações proteicas. Isso também ocorreria nos tubarões e raias; no entanto, o TMAO tem o efeito oposto e atua estabilizando as proteínas na presença de altos níveis de ureia. Os elasmobrânquios estão tão adaptados à ureia que seus tecidos não podem funcionar sem ela e seu coração pararia de bater na sua ausência.

Equilíbrio hídrico e de sais em animais terrestres

Os problemas de viver em um ambiente aquático parecem de fato pequenos, comparados com os problemas da vida na terra. Embora o corpo dos animais seja composto principalmente por água, todas as atividades metabólicas aconteçam na água e a própria vida tenha sido concebida na água, muitos animais, como as plantas que os precederam, transferiram-se para a terra. Uma vez na terra, os animais terrestres desenvolveram mecanismos fisiológicos para evitar a dessecação, por fim tornando-se abundantes até mesmo em algumas das partes mais áridas do planeta.

Os animais terrestres perdem água por evaporação das superfícies respiratórias e corporais, por excreção na urina e por eliminação nas fezes. Eles repõem tais perdas consumindo água nos alimentos, bebendo água quando disponível e retendo a **água metabólica** formada nas células pela oxidação das moléculas de combustível metabólico, como carboidratos e gorduras (ver Capítulo 4). A gordura armazenada torna-se uma fonte importante de água metabólica em mamíferos que mergulham. Certos artrópodes – por exemplo, as baratas do deserto, alguns carrapatos e ácaros e larvas de tenébrios – absorvem vapor de água diretamente do ar atmosférico.

Em alguns roedores do deserto, o ganho de água metabólica pode constituir a maior parte da assimilação de água do animal. Particularmente reveladora é a comparação do equilíbrio hídrico de seres humanos com o dos ratos-canguru, roedores do deserto que podem não consumir nenhuma água. Além de conservar água, como mostrado no Quadro 30.1, os ratos-canguru obtêm toda a sua água dos alimentos: 90% são de água metabólica derivada da oxidação de moléculas de combustível (ver Figura 4.10, Capítulo 4) e 10% de umidade livre presente no alimento. Embora comamos alimentos com uma quantidade muito maior de água do que as secas sementes da dieta do rato-canguru, ainda precisamos beber metade da nossa necessidade total de água.

Quadro 30.1 **Equilíbrio hídrico em seres humanos e no rato-canguru, um roedor do deserto.**

	Seres humanos (%)	Rato-canguru (%)
Ganhos		
Ingestão de água	48	0
Água livre no alimento	40	10
Água metabólica	12	90
Perdas		
Urina	60	25

Evaporação (pulmões e pele)	34	70
Fezes	6	5



Fonte: Alguns dados segundo K. Schmidt-Nielsen, *How animals work*. Cambridge University Press, 1972.

Desde que haja muita água para beber, os seres humanos podem suportar temperaturas ambientais extremamente altas por evitarem a elevação da temperatura do corpo. A nossa capacidade de resfriamento por evaporação foi demonstrada de modo impressionante, há mais de 200 anos, por um cientista britânico que permaneceu, por 45 min, em uma sala aquecida a 126°C. Um bife que ele levou consigo foi completamente cozido; ele, porém, permaneceu incólume e sua temperatura corporal não subiu. As taxas de transpiração podem exceder 3 ℓ de água por hora sob tais condições e não são toleradas a não ser que a água perdida seja reposta por ingestão. Sem água, um ser humano continua a transpirar sem parar até que o déficit hídrico ultrapasse 10% do peso do corpo, quando ocorre o colapso. Com um déficit hídrico de 12%, uma pessoa não consegue engolir mesmo quando lhe oferecem água, e a morte ocorre quando o déficit hídrico chegar a cerca de 15 a 20%. Poucas pessoas podem sobreviver mais do que 1 dia ou 2 em um deserto sem água. Portanto, os seres humanos não são fisiologicamente bem adaptados a climas desérticos.

A eliminação de produtos residuais representa um problema especial para a conservação de água. O produto final primário da degradação das proteínas é a amônia, uma substância extremamente tóxica. Os peixes excretam amônia facilmente por difusão através de suas brânquias, já que existe água abundante para levá-la embora. Os insetos terrestres, os répteis e as aves não dispõem de uma forma conveniente para livrar-se da tóxica amônia; em vez disso, eles a convertem em ácido úrico, um composto atóxico quase insolúvel. Essa conversão permite que eles excretem uma urina semissólida com pouca perda de água. O ácido úrico como um produto final tem outro benefício importante. Os répteis e as aves põem ovos amnióticos contendo seus embriões (ver Figura 26.3), junto com seus estoques de alimento e água, e produtos residuais que se acumulam ao longo do desenvolvimento. Convertendo a amônia em ácido úrico, as excretas de um embrião em desenvolvimento podem ser precipitadas como cristais sólidos, que são armazenados sem riscos dentro do saco amniótico no interior do ovo até a eclosão.

As aves e tartarugas marinhas desenvolveram uma solução efetiva para excretar as grandes cargas de sal que ingerem junto com seu alimento. Localizada acima de cada olho, há uma **glândula de sal** capaz de excretar uma solução altamente concentrada de cloreto de sódio – chegando até 2 vezes a concentração da água do mar. Nas aves, a solução salina escorre pelas narinas (ver Capítulo 24, Figura 27.13). Os lagartos e tartarugas marinhas, como a falsa-tartaruga de *Alice no País das Maravilhas*, eliminam as secreções da glândula de sal na forma de lágrimas salgadas. As glândulas de sal são órgãos acessórios importantes de excreção de sal nesses animais, pois seus rins não conseguem produzir uma urina concentrada, como os rins dos mamíferos.

ESTRUTURAS EXCRETORAS DOS INVERTEBRADOS

Muitos eucariotas unicelulares e algumas esponjas de água doce apresentam organelas excretoras especiais chamadas de vacúolos contráteis. Outros invertebrados têm órgãos excretores que são estruturas tubulares simples formadoras de urina,

produzindo, primeiramente, um ultrafiltrado ou uma secreção fluida do sangue. Esse ultrafiltrado entra na extremidade proximal do túbulo e é modificado continuamente conforme flui pelo túbulo. O produto final é a urina.

Vacúolo contrátil

O minúsculo vacúolo esférico intracelular dos eucariotas unicelulares e esponjas de água doce não é um órgão excretor verdadeiro, já que a amônia e outras excretas nitrogenadas do metabolismo se difundem prontamente para a água circundante. O vacúolo contrátil de eucariotas unicelulares de água doce é um órgão de equilíbrio hídrico que elimina o excesso de água absorvido por osmose. Conforme a água entra na célula, um vacúolo cresce e por fim se contrai e esvazia seu conteúdo através de um poro na superfície. O ciclo é repetido ritmicamente. Embora o mecanismo para o enchimento do vacúolo não seja totalmente compreendido, pesquisas recentes sugerem que os vacúolos contráteis têm numerosas bombas de prótons dentro de sua membrana (as bombas de prótons estão descritas juntamente com a cadeia de transporte de elétrons no Capítulo 4). As bombas de prótons criam gradientes de H^+ e HCO^- que puxam a água para dentro do vacúolo, formando uma solução isosmótica. Esses íons são excretados quando o vacúolo se esvazia (ver Figura 11.15, Capítulo 11).

Os vacúolos contráteis são comuns nos eucariotas unicelulares, esponjas e animais radiados de água doce (como a hidra), mas são raros ou ausentes nas formas marinhas desses grupos, que são isosmóticos em relação à água do mar e, consequentemente, não perdem nem ganham muita água.

Nefrídio

O tipo mais comum de órgão excretor dos invertebrados é o nefrídio, uma estrutura tubular, projetada para manter um equilíbrio osmótico apropriado. Um dos modelos mais simples é o sistema de células-flama (ou **protonefrídio**) dos acelomados (p. ex., platelmintos) e de alguns pseudocelomados (p. ex., rotíferos).

Nas planárias e outros platelmintos, o sistema de protonefrídios compreende dois sistemas de ductos altamente ramificados e distribuídos por todo o corpo, com cada ramo terminando em uma "célula-flama" (Figura 30.5). O fluido entra nesse sistema através das células-flama, nas quais o batimento rítmico do tufo de flagelos, que lembra uma minúscula chama bruxuleante, cria uma pressão negativa que puxa o fluido para dentro da porção tubular do sistema. À medida que o fluido se desloca no túbulo, a água e os metabólitos importantes para o corpo são recuperados através da reabsorção, deixando para trás os resíduos; estes serão eliminados através de poros excretores que se abrem ao longo da superfície do corpo. As excretas nitrogenadas (principalmente amônia) difundem-se através de toda a superfície do corpo.

O sistema de células-flama é extremamente ramificado por todo o corpo de um platelminto. Portanto, esses animais não necessitam de um sistema circulatório para conduzir as excretas até um sistema excretor centralizado (como os rins dos vertebrados e de muitos invertebrados).

O protonefrídio aqui já descrito é um sistema **fechado**. Os túbulos são fechados na extremidade interna e a urina é formada de um fluido que precisa, primeiramente, entrar nos túbulos sendo transportado através das células-flama. Um tipo mais avançado é o nefrídio **aberto** ou "verdadeiro" (**metanefrídio**), encontrado em vários filos eucelomados, como os anelídeos (Figura 30.6), moluscos e diversos filos menores. Um metanefrídio difere de um protonefrídio em dois aspectos importantes. Em primeiro lugar, o túbulo é aberto em *ambas* as extremidades, permitindo que o fluido seja conduzido para o interior do túbulo através de uma abertura em forma de funil ciliado, o **nefróstoma**. Em segundo lugar, um metanefrídio é circundado por uma rede de vasos sanguíneos que ajuda na reabsorção da água e de substâncias valiosas, como sais, açúcares e aminoácidos.

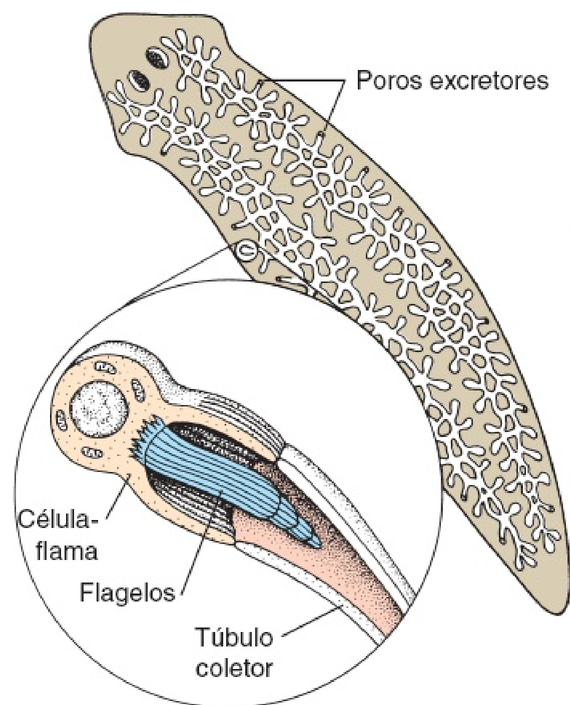


Figura 30.5 Sistema de células-flama de um platelminto. Os fluidos corporais coletados pelas células-flama (protonefrídios) são transferidos para um sistema de ductos até poros excretores na superfície do corpo.

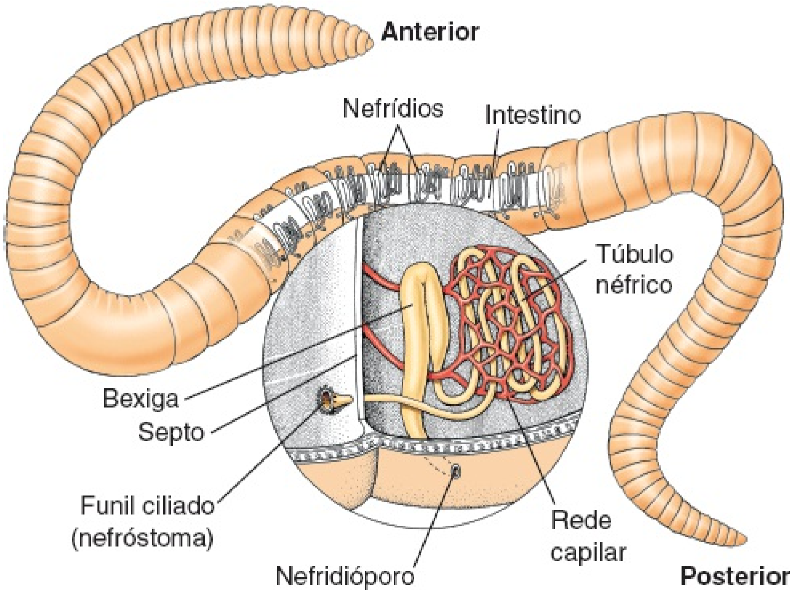


Figura 30.6 Sistema excretor de uma minhoca. Cada segmento apresenta um par de grandes nefrídios suspensos em uma cavidade celomática preenchida por fluido. Cada nefrídio ocupa dois segmentos porque o funil ciliado (nefróstoma) drena o segmento anterior ao segmento que contém o resto do nefrídio. O túbulo néfrico reabsorve as substâncias importantes do fluido tubular para o interior da rede capilar.

Apesar dessas diferenças, o processo básico da formação da urina é o mesmo nos protonefrídios e nos metanefrídios: o fluido entra e flui continuamente ao longo de um túbulo onde é seletivamente modificado (1) reabsorvendo solutos valiosos dele e devolvendo-os ao corpo, e (2) pela adição de solutos de rejeitos a ele (secreção). A sequência assegura a remoção de rejeitos do corpo sem a perda de substâncias úteis. Os rins dos vertebrados funcionam basicamente da mesma forma (ver adiante).

Rins dos artrópodes

As **glândulas antenais** pareadas dos crustáceos, localizadas na parte ventral da cabeça (Figura 30.7), são uma elaboração do órgão nefridial básico. No entanto, elas não apresentam nefróstomas abertos. Em vez disso, a pressão hidrostática do sangue forma um filtrado do sangue sem proteínas (ultrafiltrado) no saco terminal. Na porção tubular da glândula, a reabsorção seletiva de certos sais e a secreção ativa de outros modifica o filtrado conforme ele se move para a bexiga. Dessa forma, os crustáceos são dotados de órgãos excretores basicamente semelhantes aos dos vertebrados na sequência funcional de

formação da urina.

Os insetos e as aranhas apresentam um sistema excretor único, formado por **túbulos de Malpighi** que operam em conjunto com glândulas especializadas localizadas na parede do reto (Figura 30.8). Esses finos e elásticos túbulos de Malpighi são fechados e não contêm um suprimento arterial. A formação da urina não ocorre pela filtração dos fluidos corporais como no caso do nefrídio, mas é produzida por mecanismos de secreção tubular pelas células que revestem os túbulos de Malpighi que são banhadas pela hemolinfa (sangue). Esse processo é iniciado por transporte ativo (Capítulo 3) de íons hidrogênio para dentro do lúmen do túbulo. Posteriormente, esses íons hidrogênio são transportados de volta para as células que revestem o túbulo utilizando transportadores de proteína (Capítulo 3) que trocam íons hidrogênio com íons sódio ou potássio e os íons cloro seguem passivamente. Os insetos herbívoros e onívoros secretam principalmente potássio no lúmen tubular. Os insetos carnívoros, como os mosquitos sugadores de sangue, inicialmente secretam um fluido com alta concentração de sódio que reflete o alto teor de sal de uma refeição de plasma sanguíneo (ver Capítulo 31). Conforme os glóbulos vermelhos são digeridos, a quantidade de sódio no fluido cai e este se torna rico em íons potássio. A secreção de íons cria uma pressão osmótica que puxa a água, os solutos e as excretas nitrogenadas, especialmente ácido úrico, para dentro do túbulo. O ácido úrico entra no segmento distal em fundo cego do túbulo na forma de urato de potássio solúvel, que se precipita na forma de ácido úrico insolúvel na extremidade proximal do túbulo. Uma vez que a urina em formação tenha sido drenada para o interior do reto, a água e os sais podem ser reabsorvidos por glândulas retais especializadas, deixando para trás o ácido úrico, o excesso de água, sais e outros resíduos, que são eliminados nas fezes. As glândulas retais de estágios larvais aquáticos de insetos absorvem soluto e pouca água, enquanto insetos que se alimentam de sangue podem alterar a quantidade de sal e água reabsorvidos durante e entre as refeições. As fezes de insetos que se alimentam de sangue serão ricas em água e excesso de sais durante e imediatamente após se alimentarem, porém terão pouca água e sais entre as refeições. O sistema excretor dos túbulos de Malpighi adapta-se perfeitamente à vida em ambientes secos e contribuiu para a diversificação adaptativa dos insetos no meio terrestre.

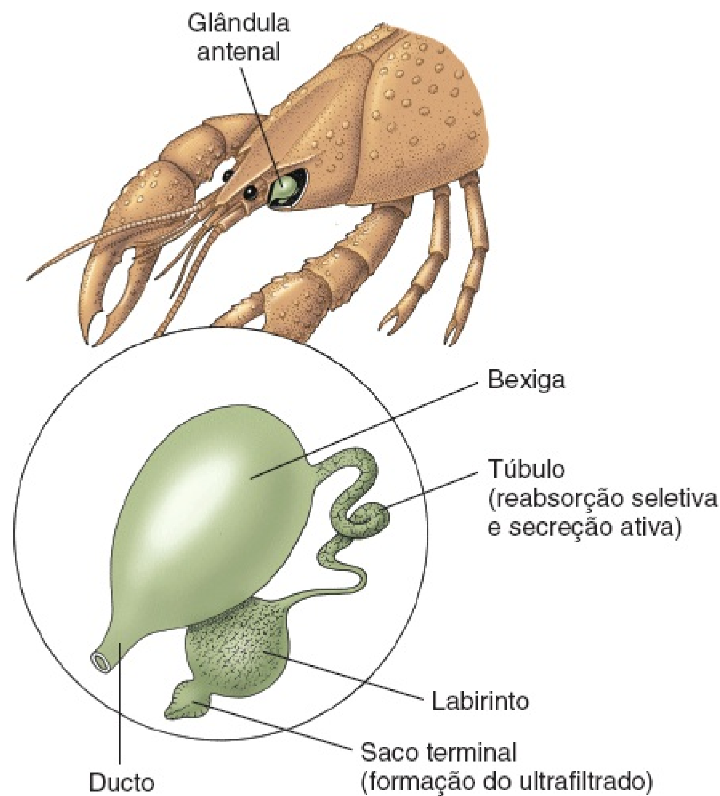


Figura 30.7 Glândulas antenais dos crustáceos, mostradas em um lagostim. Elas são rins filtradores nos quais um filtrado do sangue é formado no saco terminal. O ultrafiltrado é convertido em urina conforme passa pelo túbulo em direção à bexiga.

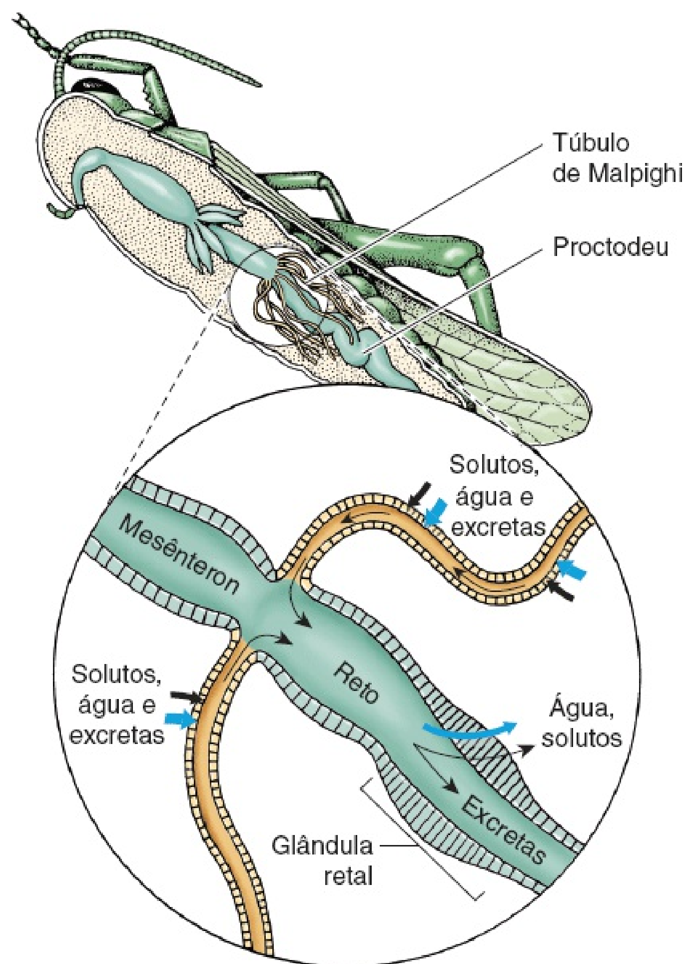


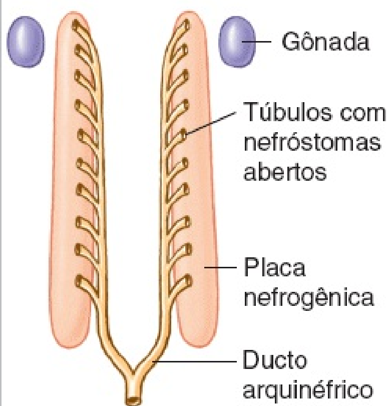
Figura 30.8 Túbulos de Malpighi dos insetos. Os túbulos de Malpighi estão localizados na junção de mesênteron e proctodeu (reto). Os solutos, especialmente o potássio, são secretados ativamente nos túbulos a partir da hemolinfa (sangue) circundante, seguidos pela água, ácido úrico e outros resíduos. Esse fluido é drenado para o reto, onde os solutos (incluindo o potássio) e a água são reabsorvidos ativamente, deixando as excretas para serem eliminadas.

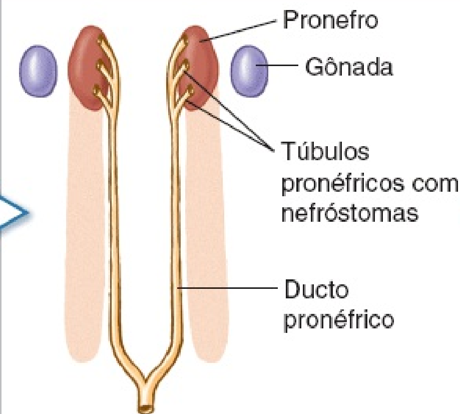
RIM DOS VERTEBRADOS

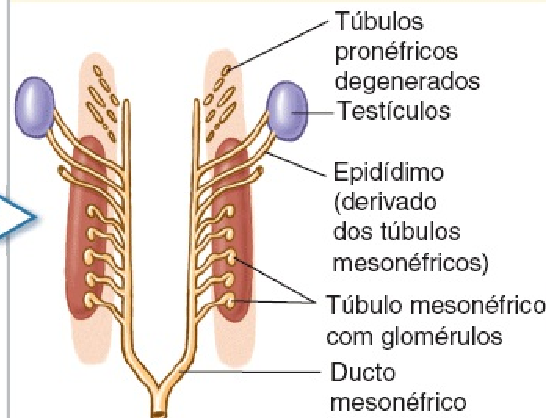
Ancestralidade e embriologia

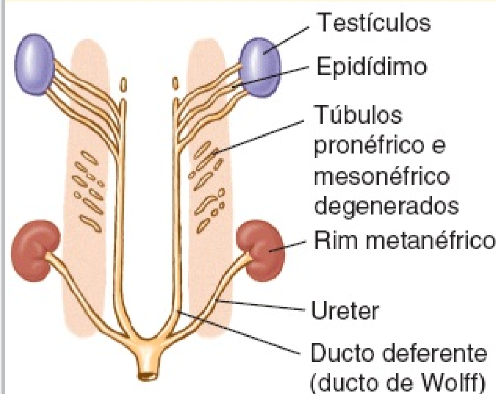
A partir de estudos comparados de desenvolvimento, os biólogos acreditam que o rim dos primeiros vertebrados estendia-se por toda a cavidade celomática e era constituído por túbulos arranjados de forma segmentada, cada um lembrando um nefrídio de invertebrado. Cada túbulo abre-se para o celoma em uma das extremidades, através de um nefróstoma, e para um **ducto arquinéfrico** comum na outra extremidade. Esse rim ancestral é chamado de **arquinefro** ("rim antigo"), e encontramos um rim segmentado muito semelhante a um arquinefro nos embriões de feiticeiras e de cecílias (Figura 30.9). Praticamente desde o início, o sistema reprodutivo, que se desenvolve ao lado do sistema excretor dos mesmos blocos de segmentos do tronco mesodérmico, usou os ductos néfricos como um sistema condutor conveniente para produtos reprodutivos. Portanto, embora os dois sistemas não tenham, funcionalmente, nada em comum, eles estão intimamente associados por usarem os mesmos ductos (Figura 30.9).

Os rins dos vertebrados vivos desenvolveram-se desse plano ancestral. Durante o desenvolvimento embrionário dos vertebrados amniotas, os rins desenvolvem-se em três estágios sucessivos: **pronefro**, **mesonefro** e **metanefro** (Figura 30.9). Alguns desses estágios, mas não todos, são observados em outros grupos de vertebrados. Em todos os embriões de vertebrados, o pronefro é o primeiro rim a aparecer. Ele está localizado na região anterior do corpo e torna-se parte do rim definitivo apenas nas feiticeiras adultas e em algumas poucas espécies de peixes ósseos. Em todos os demais vertebrados, o pronefro degenera durante o desenvolvimento e é substituído por um mesonefro localizado mais centralmente. O mesonefro é o rim funcional dos embriões dos amniotas (répteis, aves e mamíferos). O mesonefro e o metanefro, juntos chamados de **opistonefro** (Figura 30.9), formam o rim dos adultos da maioria dos peixes e anfíbios.









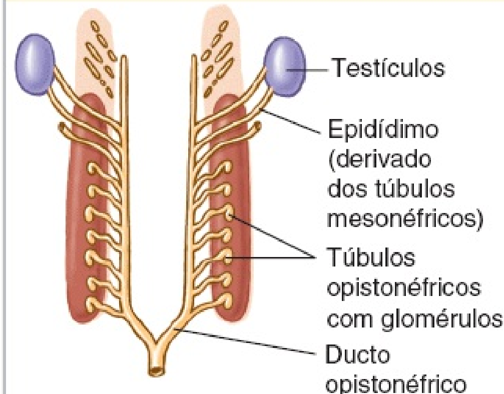


Figura 30.9 Desenvolvimento comparado do rim dos vertebrados machos. Em *marrom* – estruturas funcionais. Em *marrom-claro* – partes degeneradas ou não desenvolvidas.

O metanefro, característico dos amniotas adultos, distingue-se do pronefro e do mesonefro em vários aspectos. Ele tem uma localização mais caudal e é uma estrutura muito maior e mais compacta, contendo um número muito grande de túbulos néfricos. Ele é drenado por um novo ducto, o **ureter**, que se desenvolve quando o antigo ducto arquinéfrico foi relegado ao sistema reprodutivo do macho para o transporte do esperma. Portanto, três tipos sucessivos de rins – pronefro, mesonefro e metanefro – sucedem-se embrionariamente e, de certa forma, filogeneticamente nos amniotas.

Função do rim dos vertebrados

O rim dos vertebrados é parte de diversos mecanismos interligados que mantêm a homeostase celular, e é o principal órgão que regula o volume e a composição do fluido do ambiente interno. Embora descrevamos o rim dos vertebrados como um órgão de excreção, a remoção dos produtos metabólicos de excreção é incidental em relação à sua função osmorreguladora.

A organização dos rins difere um pouco nos diferentes grupos de vertebrados, mas, em todos, a unidade funcional básica é o **néfron**, e a urina é formada por meio de três processos fisiológicos bem definidos: **filtração**, **reabsorção** e **secreção**. Essa discussão tem como foco principalmente o rim dos mamíferos, que é o órgão osmorregulador conhecido de forma mais completa.

Os dois rins dos seres humanos são pequenos órgãos que constituem menos de 1% do peso do corpo; embora recebam de 20 a 25% do débito cardíaco total – de 1.440 a 1.800 ℓ de sangue por dia. Esse enorme fluxo sanguíneo é canalizado para

aproximadamente 2 milhões de néfrons, que formam a maior parte dos dois rins. Cada néfron começa com uma câmara expandida, a **cápsula de Bowman**, que contém um tufo de capilares, os **glomérulos**, que juntos formam o **corpúsculo renal**. A pressão sanguínea nos capilares glomerulares força um **filtrado** praticamente sem proteínas para dentro da cápsula de Bowman e ao longo de um **túbulo renal,** que consiste em vários segmentos que desempenham as funções de reabsorção e secreção no processo de formação da urina. O filtrado passa, primeiramente, para o interior de um **túbulo convoluto proximal** e, depois, para uma longa **alça de Henle** com paredes finas, que pode estender-se profundamente na porção interna do rim (a **medula**) antes de retornar à parte externa (o **córtex**), onde se torna um **túbulo convoluto distal**. Desse túbulo distal, o fluido é conduzido para um **ducto coletor**, que se esvazia na **pélvis renal**. Aqui a urina é armazenada antes de ser transportada pelo **ureter** até a **bexiga urinária**. Essas relações anatômicas estão mostradas na Figura 30.10.

A urina que deixa o ducto coletor é muito diferente do filtrado produzido no corpúsculo renal. Durante seu trajeto através do túbulo renal e ducto coletor, tanto a composição quanto a concentração do filtrado original mudam. Alguns solutos, como toda a glicose e os aminoácidos e a maior parte do sódio, foram reabsorvidos, enquanto outros, como os íons hidrogênio e a ureia, foram concentrados na urina.

O néfron, com sua pressão de filtração e túbulos, está intimamente relacionado com a circulação sanguínea (Figuras 30.10 e 30.11). O sangue proveniente da aorta entra em cada um dos rins através de uma grande **artéria renal**, a qual se divide em um sistema ramificado de artérias menores. O sangue arterial chega até o glomérulo através de uma **arteríola aferente** e sai através de uma **arteríola eferente**. Da arteríola eferente, o sangue viaja para uma extensa rede capilar que envolve e alimenta os túbulos convolutos proximais e distais e a alça de Henle. Essa rede capilar proporciona o meio para troca das substâncias que são reabsorvidas ou secretadas pelos túbulos renais. Desses capilares, o sangue é reunido em veias que se unem formando a **veia renal**. Essa veia retorna o sangue para a veia cava posterior.

Filtração glomerular

Vamos retornar, agora, ao glomérulo, onde se inicia o processo de formação da urina. O glomérulo atua como um filtro mecânico especializado que produz um filtrado do plasma praticamente sem proteínas em um espaço preenchido por fluido da cápsula de Bowman em decorrência da alta pressão sanguínea, através das paredes capilares do glomérulo. O diâmetro da arteríola aferente que entra no glomérulo é maior do que o da eferente, proporcionando uma alta pressão hidrostática que permite a formação do filtrado glomerular. As moléculas de soluto, pequenas o bastante para passar através das fendas de filtração da parede capilar, são carreadas com a água na qual estão dissolvidas. No entanto, as células vermelhas do sangue e quase todas as proteínas plasmáticas são retidas, porque elas são muito grandes para passar através desses poros (Figura 30.12).

O filtrado continua através do sistema tubular renal, onde sofre uma extensa modificação antes de se tornar urina. Os rins humanos formam aproximadamente 180 ℓ de filtrado por dia, um volume que excede muitas vezes o volume sanguíneo total. Se esse volume de água e os valiosos nutrientes e sais que contém fossem perdidos, rapidamente o corpo ficaria deplecionado desses compostos. A depleção não acontece porque quase todo o filtrado é reabsorvido. O volume final de urina nos humanos é em média de 1,2 ℓ por dia.

A conversão de filtrado em urina envolve dois processos: (1) a modificação da composição do filtrado através de reabsorção e secreção tubular; e (2) mudanças na concentração osmótica total da urina através da regulação da excreção de água.

Rim
Ureter
Bexiga
Uretra
Homem
Rim
Ureter
Bexiga
Uretra
Mulher
Pelve renal
Artéria renal
Veia renal
Ureter
Cápsula
Córtex
Medula
Túbulo convoluto proximal
Túbulo convoluto distal
Cápsula de Bowman (epitélio capsular)
Glomérulo
Arteríola eferente
Aparelho justaglo-merular
Arteríola aferente
Artéria e veia interlobulares (ligadas a artéria e veia renais)
Vários néfrons compartilham o mesmo ducto coletor
Capilares envolvendo os túbulos
Ramo ascendente da alça de Henle
Ramo descendente da alça de Henle
Ducto coletor

Figura 30.10 Sistema urinário de humanos, com ampliações mostrando detalhes do rim e de um único néfron.

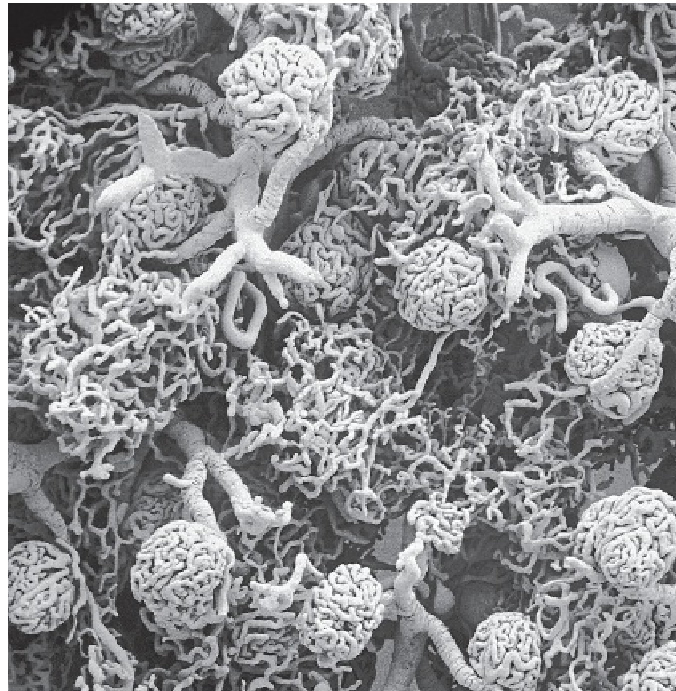


Figura 30.11 Micrografia eletrônica de varredura de estruturas de microcirculação de um rim de mamífero, mostrando diversos glomérulos e os vasos sanguíneos associados. A cápsula de Bowman, que normalmente envolve cada glomérulo, foi removida na preparação do material.

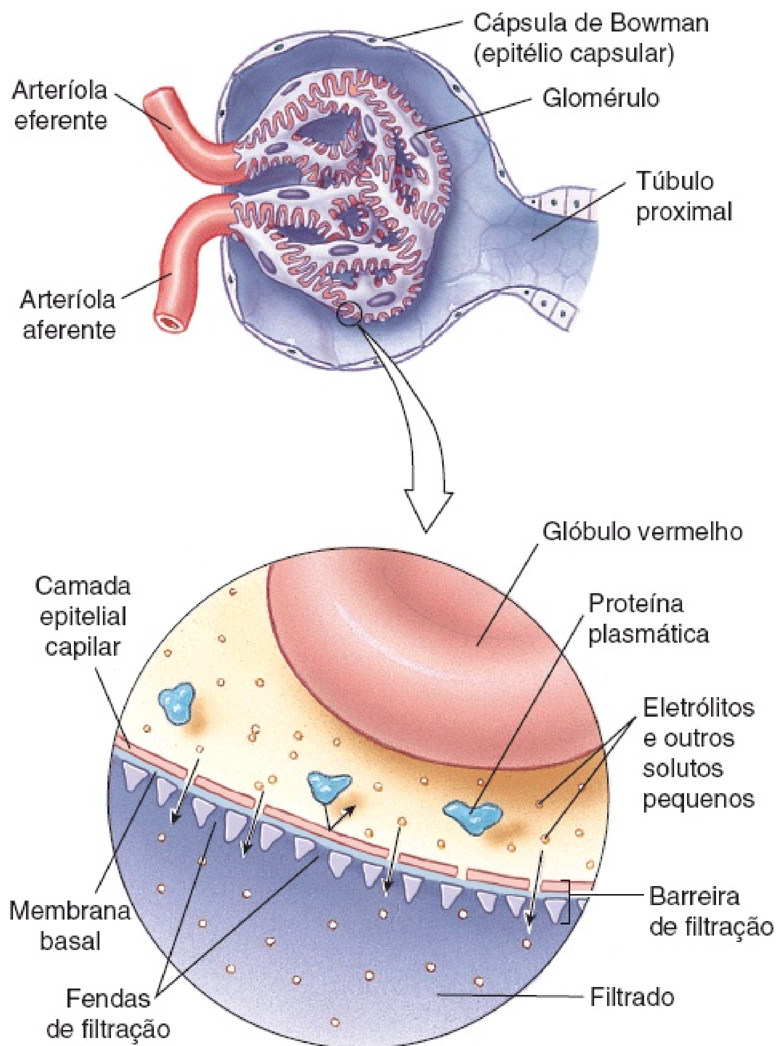


Figura 30.12 Corpúsculo renal, mostrando a filtração do fluido através da membrana capilar do glomérulo (*ampliação*). A água, os eletrólitos e outras moléculas pequenas passam pela barreira porosa de filtração, mas quase todas as proteínas do plasma são grandes demais para passarem por essa barreira. Dessa maneira, o filtrado não tem proteínas.

Reabsorção tubular

Cerca de 60% do volume do filtrado e virtualmente toda a glicose, aminoácidos, vitaminas e outros nutrientes valiosos são reabsorvidos no túbulo convoluto proximal. Grande parte dessa reabsorção ocorre através de **transporte ativo**, no qual é usada energia celular para transportar substâncias do fluido tubular para a rede capilar circundante e, portanto, para a circulação sanguínea. Os eletrólitos como o sódio, potássio, cálcio, bicarbonato e fosfato são reabsorvidos pelas bombas iônicas, proteínas transportadoras ativadas pela hidrólise do ATP (as bombas iônicas são descritas no Capítulo 3). Como uma função essencial do rim é regular as concentrações plasmáticas de eletrólitos, todos são individualmente reabsorvidos por bombas iônicas específicas para cada eletrólito. O grau de reabsorção depende da capacidade do corpo de conservar cada mineral. Algumas substâncias são reabsorvidas passivamente. Por exemplo, os íons cloro negativamente carregados fluem passivamente por difusão através de canais proteicos (Capítulo 3) específicos para esses íons, seguindo a reabsorção ativa dos íons sódio positivamente carregados no túbulo convoluto proximal. A água também se difunde passivamente do túbulo através de canais abertos de proteína, à medida que se segue osmoticamente a reabsorção ativa dos solutos.

Para a maioria das substâncias, há um limite superior para a quantidade de substância que pode ser reabsorvida. Esse limite superior é denominado **transporte máximo** (limiar renal) para a substância. Por exemplo, a glicose normalmente é completamente reabsorvida pelo rim porque o transporte máximo para a glicose está bem acima da quantidade de glicose em geral presente no filtrado glomerular. Se a glicose plasmática exceder esse limiar, como no diabetes melito, ela aparece na urina (Figura 30.13).

Na doença denominada diabetes melito, a glicose aumenta a níveis de concentração anormalmente altos no plasma sanguíneo (hiperglicemia), porque o hormônio

insulina, que permite às células absorverem a glicose, é deficiente (ver Capítulo 34). À medida que a glicose eleva-se no sangue acima do nível normal de cerca de 100 mg/100 mℓ de plasma, a concentração de glicose no filtrado também aumenta e mais glicose precisa ser reabsorvida pelo túbulo proximal. No fim, chega-se ao ponto (cerca de 300 mg/100 mℓ de plasma) no qual a capacidade de reabsorção das células tubulares fica saturada. Acima desse transporte máximo da glicose, ela verte para a urina. A urina de um paciente com diabetes melito não tratado é doce, a sede é insaciável, e o corpo se debilita mesmo com uma grande quantidade de alimento ingerida. Na Inglaterra, há séculos essa doença é apropriadamente chamada de "mal da urina" (*pissing evil*).*

Ao contrário da glicose ou aminoácidos, a maioria dos eletrólitos é excretada na urina em quantidades variáveis. A reabsorção do sódio, o cátion predominante no plasma, ilustra a flexibilidade do processo de reabsorção. O rim humano filtra aproximadamente 600 g de sódio a cada 24 h. Quase todo o sódio é reabsorvido, porém a quantidade exata é equiparada precisamente à quantidade ingerida. Com uma ingestão normal diária de 4 g de sódio, o rim excreta 4 g e reabsorve 596 g a cada dia. Uma pessoa submetida a uma dieta com pouco sal, com 0,3 g de sódio por dia, ainda mantém o equilíbrio salino porque apenas 0,3 g escapa da reabsorção. Porém, com uma ingestão muito alta de sal, acima de 20 g por dia, o rim não consegue excretar sódio tão rápido quanto é ingerido. O cloreto de sódio não excretado causa a retenção adicional de água nos fluidos corporais e a pessoa ganha peso (a ingestão de sal de um norte-americano médio é de cerca de 6 a 18 g por dia, aproximadamente 20 vezes mais do que o corpo necessita e 3 vezes mais do que é considerado aceitável para aqueles com predisposição a pressão arterial elevada).

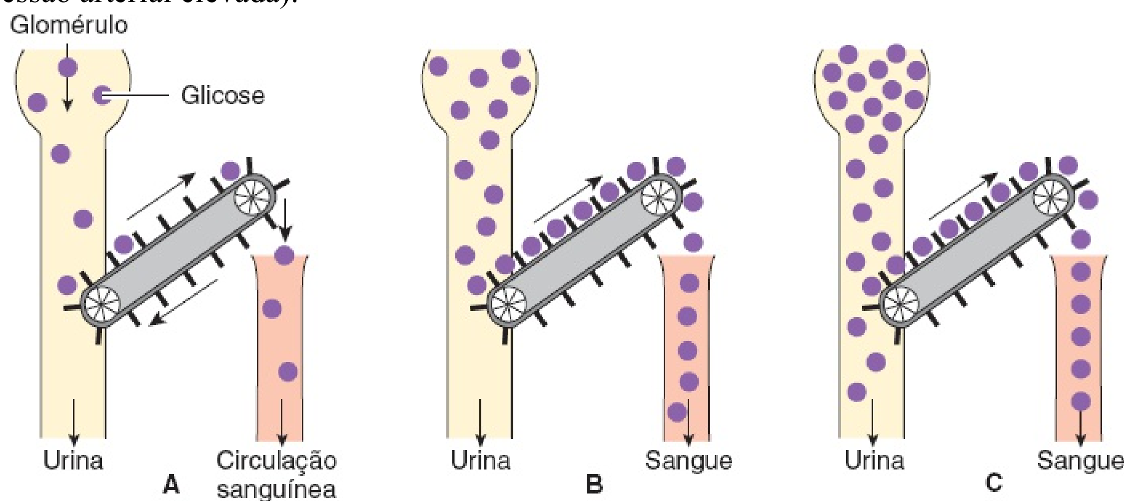


Figura 30.13 O mecanismo de reabsorção tubular da glicose pode ser comparado a uma esteira rolante correndo a uma velocidade constante. **A.** Quando a concentração de glicose no filtrado glomerular é baixa, ela é totalmente reabsorvida. **B.** Quando a concentração de glicose no filtrado atinge o nível de transporte máximo, todos os locais transportadores para glicose ficam ocupados. **C.** Se os níveis de glicose aumentarem ainda mais, como no diabetes melito, um pouco de glicose escapa dos transportadores e aparece na urina.

Um rim humano pode adaptar-se para excretar grandes quantidades de sal (cloreto de sódio) sob condições de alta ingestão de sal. Nas sociedades acostumadas a uso indiscriminado de alimentos excessivamente salgados para conservação (p. ex., carne de porco e arenque salgados), o consumo diário pode aproximar-se, ou mesmo exceder, 100 g. Sob tais condições, o peso do corpo permanece normal. No entanto, a ingestão repentina de 20 a 40 g/dia durante voluntários não adaptados a tais ingestões altas de sal causou inchaço nos tecidos, aumento do peso corporal e aumento na pressão arterial.

Os túbulos convolutos distais fazem ajustes adicionais na composição do filtrado. O sódio reabsorvido pelo túbulo convoluto proximal – cerca de 85% do total filtrado – é de reabsorção obrigatória; essa quantidade é reabsorvida independentemente da ingestão de sódio. Entretanto, no túbulo convoluto distal, a reabsorção do sódio é controlada pela **aldosterona**, um hormônio esteroide secretado pela glândula adrenal (Capítulo 34). A aldosterona aumenta tanto a reabsorção ativa de sódio quanto a secreção de potássio pelos túbulos distais; portanto, o hormônio diminui a perda de sódio e aumenta a perda de potássio na urina. A secreção da aldosterona é regulada (1) pela enzima **renina**, produzida pelo **aparelho justaglomerular**, um complexo de células localizado na junção da arteríola aferente com o glomérulo (ver Figura 30.10), e (2) por elevados níveis sanguíneos de potássio. A renina é liberada em resposta a um baixo nível sanguíneo de sódio, a uma

pressão arterial muito baixa (o que pode ocorrer se o volume sanguíneo diminuir muito) ou a um baixo teor de sódio no filtrado glomerular. A renina, então, inicia uma série de eventos enzimáticos que culminam com a produção de **angiotensina**, um hormônio transportado pelo sangue que tem diversos efeitos conjugados. Em primeiro lugar, ele estimula a liberação de aldosterona, que, por sua vez, aumenta a reabsorção de sódio e a secreção de potássio pelo túbulo distal. Em segundo lugar, ele aumenta a secreção do **hormônio antidiurético** (vasopressina, discutida mais adiante), que promove a conservação de água pelo rim. Em terceiro lugar, ele aumenta a pressão sanguínea. Finalmente, ele estimula a sede, que também é estimulada pelo menor volume sanguíneo ou maior osmolaridade do sangue. Essas ações da angiotensina tendem a reverter as circunstâncias (baixo teor de sódio no sangue e baixa pressão arterial e/ou volume sanguíneo) que dispararam a secreção de renina. O sódio e a água são conservados, e o volume sanguíneo e a pressão arterial são restituídos aos valores normais.

A flexibilidade da reabsorção distal de sódio varia consideravelmente nos diferentes animais: é restrita nos seres humanos, mas muito ampla nos roedores. Essas diferenças surgiram porque pressões de seleção durante a evolução adaptaram os roedores aos ambientes secos. Eles precisam conservar a água e, ao mesmo tempo, excretar uma quantidade considerável de sódio. Os seres humanos, no entanto, não são projetados para acomodar os grandes apetites por sal que muitos têm. Nossos parentes mais próximos, os grandes primatas, são vegetarianos com uma ingestão média de sal de menos de 0,5 g/dia.

Secreção tubular

Além de reabsorver materiais do filtrado glomerular, o néfron pode secretar materiais através do epitélio tubular e *para dentro* do filtrado. Nesse processo, o inverso da reabsorção tubular, as proteínas transportadoras nas células epiteliais tubulares seletivamente transportam substâncias do sangue nos capilares fora do túbulo para o filtrado no interior do túbulo. A secreção tubular possibilita ao rim aumentar as concentrações de materiais a serem excretados na urina, como os íons hidrogênio e potássio, fármacos e várias substâncias orgânicas estranhas. O epitélio tubular é capaz de reconhecer substâncias orgânicas estranhas, como drogas farmacêuticas ingeridas, porque elas são metabolizadas pelo fígado para formar moléculas catiônicas ou aniônicas. Essas moléculas são transportadas pelo epitélio tubular, que tem transportadores catiônicos e aniônicos na sua membrana. O túbulo convoluto distal é o local da maior parte da secreção tubular.

Nos rins dos peixes ósseos marinhos, répteis e aves, a secreção tubular é um processo diferente do que ocorre nos rins dos mamíferos. Os peixes ósseos marinhos secretam ativamente grandes quantidades de magnésio e sulfato, sais marinhos que são subprodutos de seu modo de osmorregulação (ver anteriormente). Os répteis e as aves excretam ácido úrico em vez de ureia como principal excreta nitrogenada (ver Figura 4.19, no Capítulo 4). Essa substância é ativamente secretada pelo epitélio tubular. Como o ácido úrico é quase insolúvel, ele forma cristais na urina e requer pouca água para sua excreção. Desse modo, a excreção de ácido úrico é uma importante adaptação para conservação de água.

Excreção de água

Os rins fazem um controle vigilante da pressão osmótica do sangue. Quando a ingestão de fluido é alta, o rim excreta urina diluída, preservando os sais e excretando a água. Quando a ingestão é baixa, os rins conservam a água formando uma urina concentrada. Uma pessoa desidratada pode concentrar a urina até aproximadamente 4 vezes a concentração osmótica do sangue. Essa capacidade importante de concentrar urina nos capacita a excretar os rejeitos com uma perda mínima de água.

A capacidade dos rins de alguns mamíferos e algumas aves para produzir uma urina concentrada envolve a interação da alça de Henle com os ductos coletores. Essa interação produz um gradiente osmótico no rim, como mostrado na Figura 30.14. No córtex, o fluido intersticial é isosmótico em relação ao sangue; porém, mais profundamente na medula, a concentração osmótica é 4 vezes maior do que a do sangue (nos roedores e mamíferos do deserto que podem produzir uma urina altamente concentrada, o gradiente osmótico é muito maior do que nos humanos). As altas concentrações osmóticas na medula são produzidas pela troca de íons na alça de Henle através da **multiplicação contracorrente**. "Contracorrente" refere-se às direções opostas do movimento do fluido nos dois ramos da alça de Henle: para baixo, no ramo descendente, e para cima no ramo ascendente. "Multiplicação" descreve a concentração osmótica crescente na medula, ao redor das alças de Henle e ductos coletores, resultante da troca iônica entre os dois ramos da alça.

As características funcionais desse sistema são como segue. O ramo descendente da alça de Henle é permeável à água, mas impermeável aos solutos. O ramo ascendente é quase impermeável à água. O cloreto de sódio movimenta-se passivamente da parte inferior do ramo ascendente para o fluido do tecido circundante (Figura 30.14). À medida que o interstício ao redor

da alça torna-se mais concentrado com soluto, a água é puxada do ramo descendente por osmose. O fluido tubular na base da alça, agora mais concentrado, desloca-se para cima pelo ramo ascendente, onde ainda mais cloreto de sódio se difunde ou é bombeado para fora. Dessa maneira, o efeito do movimento iônico no ramo ascendente é multiplicado à medida que mais água é retirada do ramo descendente e um fluido mais concentrado está disponível para o ramo ascendente (Figuras 30.14 e 30.15). Os capilares sanguíneos que circundam as alças de Henle, ***vasa recta***, também estão dispostos de modo contracorrente. Portanto, o sal que se difunde para o sangue dos *vasa recta* próximos ao ramo ascendente da alça de Henle não deixará a medula, mas se difundirá daqui para o sangue que está entrando na medula nos *vasa recta*, de modo que muito pouco sal é perdido dessa região. Esse arranjo de vasos sanguíneos é importante para manter o gradiente de concentração osmótica da medula e do córtex.

Um ajuste final da concentração de urina não ocorre nas alças de Henle, mas nos ductos coletores. A urina em formação que entra no túbulo distal a partir da alça de Henle é diluída (por causa dos sais retirados) e pode ser ainda mais diluída por reabsorção ativa de mais cloreto de sódio no túbulo distal. A urina em formação, pobre em solutos, porém contendo ureia, agora flui para baixo no ducto coletor. Devido à alta concentração de solutos no fluido intersticial ao redor do ducto coletor, a água é retirada da urina. Conforme a urina torna-se mais concentrada, a ureia também difunde-se para fora do ducto. As regiões inferiores do ducto coletor são permeáveis à ureia e, até agora, quatro transportadores diferentes de ureia foram descobertos. Um pouco dessa ureia flui de volta para a porção inferior do ramo ascendente da alça de Henle, mas como a alça é menos permeável à ureia, sua concentração aumenta no fluido dos tecidos da medula. Esse acúmulo de ureia contribui significativamente para a alta concentração osmótica da medula e para o mecanismo de multiplicação contracorrente (Figura 30.15).

A quantidade de água reabsorvida e a concentração final da urina dependem da permeabilidade das paredes do túbulo convoluto distal e do ducto coletor. Esse processo é controlado pelo **hormônio antidiurético** (ADH, ou vasopressina), liberado pela região posterior da glândula pituitária (neuro-hipófise, ver Capítulo 34). Por sua vez, os receptores especializados do encéfalo, que monitoram constantemente a pressão osmótica dos fluidos corporais, regulam a liberação desse hormônio. Quando a pressão osmótica sanguínea aumenta, ou o volume sanguíneo diminui, como durante uma desidratação, a glândula pituitária libera mais ADH. O ADH aumenta a permeabilidade do ducto coletor, aumentando a quantidade de canais de água nas células epiteliais do ducto coletor. Então, à medida que o fluido do ducto coletor passa pela região hiperosmótica da medula renal, a água difunde-se pelos canais para o fluido intersticial circundante e é carreada pela circulação sanguínea. Assim, a urina perde água e se torna mais concentrada. Dada essa sequência de eventos para a desidratação, não é difícil antecipar como o sistema responde à super-hidratação: a pituitária para de liberar ADH, os canais de água nas células epiteliais do ducto coletor diminuem em número, e um grande volume de urina diluída é excretado.

A capacidade variável de diferentes mamíferos para produzir uma urina concentrada relaciona-se intimamente com o comprimento das alças de Henle. Os castores, que não têm necessidade de conservar água no seu ambiente aquático, têm alças curtas e podem concentrar urina apenas cerca de duas vezes a osmolaridade do sangue. Os seres humanos, com alças de Henle relativamente mais longas, podem concentrar a urina 4,2 vezes mais do que sangue. Como é previsível, os mamíferos do deserto têm um poder muito maior de concentrar urina. Um camelo pode produzir urina com 8 vezes a concentração do plasma, um gerbilo, 14 vezes, e um rato saltador australiano, 22 vezes. Nesse animal, o maior concentrador de todos, as longas alças de Henle estendem-se até a ponta de uma longa papila renal que se prolonga até a abertura do ureter.

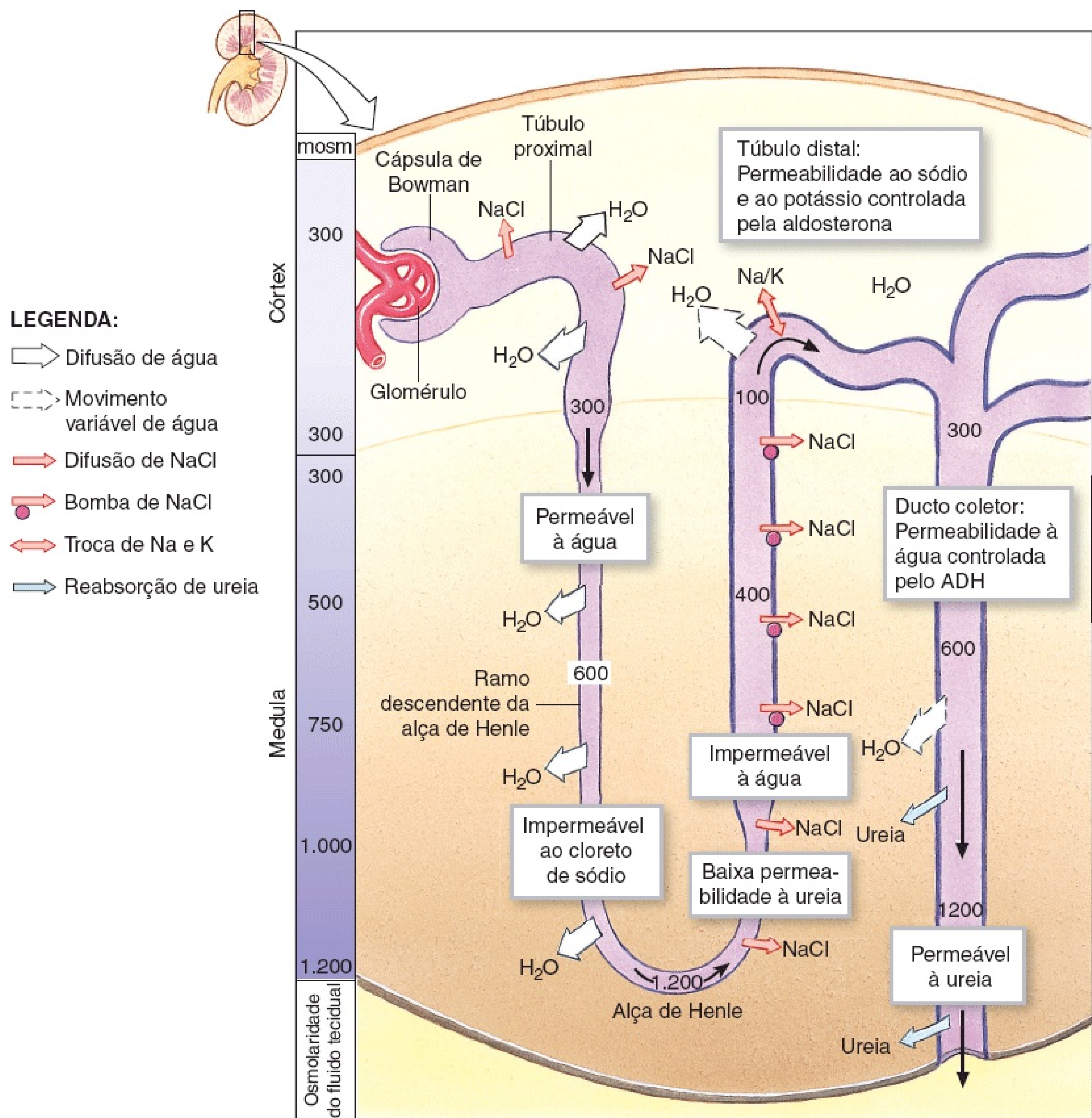


Figura 30.14 Mecanismo de concentração de urina nos mamíferos. O sódio e o cloro se difundem ou são bombeados do ramo ascendente da alça de Henle, e a água é puxada passivamente do ramo descendente, que é impermeável ao cloreto de sódio. O cloreto de sódio reabsorvido do ramo ascendente da alça de Henle e a ureia reabsorvida do ducto coletor aumentam a concentração osmótica na medula renal, criando um gradiente osmótico para a reabsorção controlada de água do ducto coletor.

REGULAÇÃO TÉRMICA

Vimos que um dos problemas fundamentais que um animal enfrenta é manter seu meio interno em um estado que permita a função celular normal. As atividades bioquímicas são sensíveis ao meio químico, e, até o momento, nossa discussão tem examinado como o ambiente químico é estabilizado. As reações bioquímicas também são extremamente sensíveis à temperatura. Todas as enzimas apresentam uma temperatura ótima; em valores acima ou abaixo desse ótimo, o funcionamento das enzimas é prejudicado. Portanto, a temperatura é um limitador grave para todos os animais, pois eles precisam manter uma estabilidade bioquímica. Quando a temperatura corporal cai demais, os processos metabólicos ficam mais lentos, reduzindo a quantidade de energia que o animal precisa reunir para sua atividade e reprodução. Se a temperatura corporal aumentar muito, as reações metabólicas tornam-se desequilibradas e a atividade enzimática é dificultada ou mesmo interrompida. Portanto, os animais podem ser bem-sucedidos apenas em limites muito restritos de temperatura, normalmente entre 0 e 40°C. Os animais devem encontrar um *habitat* onde não tenham que lidar com temperaturas extremas ou precisam desenvolver meios de

estabilizar seu metabolismo independentemente dos extremos de temperatura.

Uma diferença de 10°C na temperatura tem sido usada como padrão para medir a sensibilidade térmica de uma função biológica. Esse valor, chamado de Q_{10}, é determinado (para intervalos de temperatura de exatamente 10°C) simplesmente dividindo o valor da taxa de uma função (como a taxa metabólica ou a taxa de uma reação enzimática) na temperatura mais elevada pelo valor dessa taxa na temperatura mais baixa. Em geral, reações metabólicas têm valores de Q_{10} de cerca de 2,0 a 3,0. Os processos puramente físicos, como a difusão, têm valores de Q_{10} muito mais baixos, normalmente próximos a 1,0.

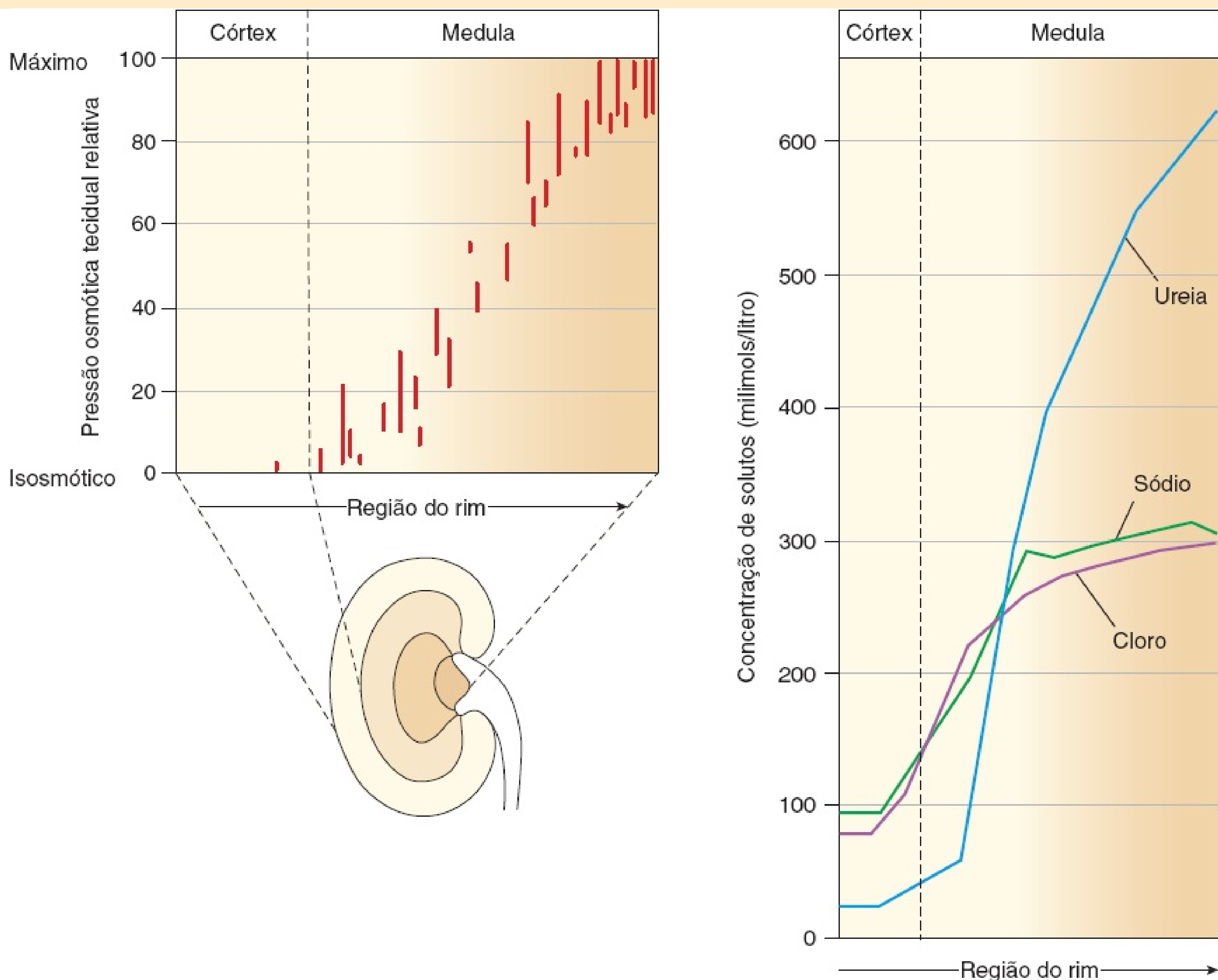


Figura 30.15 Concentração osmótica do fluido tecidual do rim de mamífero. O fluido tecidual é isosmótico no córtex renal (*lado esquerdo no diagrama*), mas a concentração osmótica aumenta continuamente em direção à medula, atingindo o máximo na papila, onde a urina drena para o ureter.

Ectotermia e endotermia

Os termos "sangue-frio" e "sangue-quente" têm sido usados há muito tempo para dividir os animais em dois grupos: invertebrados e vertebrados que parecem frios ao toque e aqueles, como os humanos, outros mamíferos e aves, que não dão essa sensação. É verdade que a temperatura corporal dos mamíferos e aves é, normalmente (embora não sempre), mais quente do que a temperatura do ar, mas um animal de "sangue-frio" não é necessariamente frio. Os peixes tropicais e insetos e répteis aquecendo-se ao Sol podem ter temperaturas corporais equivalentes ou superiores àquelas dos mamíferos. Ao contrário, muitos mamíferos de "sangue-quente" hibernam, permitindo que sua temperatura corporal se aproxime do ponto de congelamento da água. Desse modo, os termos "sangue-quente" e "sangue-frio" são demasiadamente subjetivos e imprecisos, porém estão tão fortemente enraizados em nosso vocabulário, que a maioria dos biólogos acha mais fácil usá-los do que mudá-los.

Os zoólogos frequentemente usam os termos **pecilotérmico** (temperatura corporal que varia conforme a temperatura

ambiental) e **homeotérmico** (temperatura corporal constante, regulada independentemente da temperatura ambiental) como alternativa aos termos “sangue-frio” e “sangue-quente”, respectivamente. Esses termos, que se referem à variabilidade da temperatura do corpo, são mais precisos e mais informativos, porém ainda oferecem dificuldades. Por exemplo, os peixes de profundidade vivem em um ambiente que não apresenta variações térmicas perceptíveis. Apesar de a sua temperatura sanguínea ser absolutamente estável, chamar tais peixes de homeotérmicos sugere que eles têm a capacidade de regular sua temperatura corporal se a temperatura ambiental mudasse – mas isso seria improvável. Além disso, muitas aves e mamíferos homeotérmicos permitem que sua temperatura corporal varie entre o dia e a noite ou durante a hibernação sazonalmente induzida.

Os fisiólogos preferem, ainda, outra maneira de distinguir os mecanismos termorreguladores, uma que reflita o fato de que a temperatura corporal de um animal é um equilíbrio entre ganho e perda de calor. Todos os animais produzem calor a partir do metabolismo celular, porém, na maioria, o calor é perdido para o meio tão rápido quanto é produzido. Nesses animais, os **ectotérmicos** (e a esmagadora maioria dos animais pertence a esse grupo), a temperatura corporal é determinada unicamente pelo ambiente. Muitos ectotérmicos exploram seu ambiente em termos de comportamento, selecionando áreas com temperatura mais favorável (como aquecer-se ao sol), porém a fonte de energia empregada para aumentar a temperatura corporal vem do ambiente, e não de dentro do corpo. Alternativamente, alguns animais podem gerar e manter calor metabólico suficiente para elevar sua própria temperatura a um nível alto, porém estável. Como a fonte do seu calor corporal é interna, eles são chamados de **endotérmicos**. Esses poucos favorecidos no reino animal são as aves e os mamíferos, bem como alguns répteis e peixes de natação rápida e certos insetos que são, pelo menos parcialmente, endotérmicos. A endotermia permite às aves e aos mamíferos estabilizar sua temperatura interna, possibilitando que os processos bioquímicos e o funcionamento do sistema nervoso prossigam em níveis altos e estáveis de atividade. Desse modo, os endotérmicos podem permanecer ativos no inverno e explorar *habitats* inacessíveis aos ectotérmicos. Na realidade, os endotérmicos que têm uma grande razão superfície/volume (ou seja, são pequenos) e, subsequentemente, grande perda de calor e/ou disponibilidade limitada de alimento, tendem a diminuir a atividade e hibernar em climas mais frios.

Como os ectotérmicos adquirem independência térmica

Ajustes comportamentais

Embora os ectotérmicos não consigam controlar sua temperatura corporal fisiologicamente, muitos conseguem regular a temperatura interna com o comportamento com considerável precisão. Os ectotérmicos frequentemente têm a opção de procurar áreas em seu ambiente onde a temperatura seja favorável às suas atividades. Alguns ectotérmicos, como os lagartos do deserto, exploram as mudanças da radiação solar a cada hora para manter sua temperatura corporal relativamente constante (Figura 30.16). No começo da manhã, eles expõem sua cabeça para absorver o calor do sol. No meio da manhã, eles emergem de suas tocas e se aquecem ao sol com o corpo achatado para absorver calor. Conforme o dia esquenta, eles se voltam de frente para o sol para reduzir a exposição e afastam o corpo do quente substrato. Na parte mais quente do dia, eles podem se retirar para suas tocas ou deslocar-se para a sombra. Mais tarde, eles emergem para se aquecerem conforme o sol se põe e a temperatura do ar cai.

Esses padrões comportamentais ajudam a manter a temperatura do corpo relativamente estável, de 36 a 39°C, enquanto a temperatura do ar varia entre 29 e 44°C. Alguns lagartos podem tolerar o intenso calor do meio-dia sem abrigar-se. A iguana dos desertos do sudoeste dos EUA prefere uma temperatura corporal de 42°C quando ativa e pode tolerar o aumento desta até 47°C, uma temperatura que é letal para todas as aves e mamíferos e para a maioria dos outros lagartos. O termo “sangue-frio” certamente não se aplica a esses animais!

Ajustes metabólicos

Mesmo sem os ajustes comportamentais já descritos, a maioria dos ectotérmicos pode ajustar suas taxas metabólicas à temperatura predominante, de forma que a intensidade do metabolismo permanece praticamente inalterada. Isso é chamado de **compensação térmica** e envolve complexos ajustes bioquímicos e celulares. Esses ajustes possibilitam a um peixe ou uma salamandra, por exemplo, beneficiar-se de um nível de atividade praticamente igual, em ambientes quentes e frios. Portanto, enquanto os endotérmicos conseguem a homeostase metabólica mantendo a temperatura corporal independente da temperatura ambiental, os ectotérmicos conseguem quase a mesma coisa mantendo seu metabolismo independente da temperatura corporal.

Tal regulação metabólica também é uma forma de homeostase.

Regulação térmica em endotérmicos

A maioria dos mamíferos tem temperaturas corporais entre 36 e 38°C, um pouco inferior àquela das aves, com variação entre 40 e 42°C. A temperatura é mantida constante através de um delicado equilíbrio entre a produção e a perda de calor – o que não é uma tarefa simples quando esses animais estão alternando entre períodos de descanso e surtos de atividade produtora de calor.

O calor é produzido pelo metabolismo do animal. Isso inclui a oxidação dos alimentos, metabolismo celular basal e contração muscular. Como grande parte da entrada calórica diária de um endotérmico é necessária para gerar calor, especialmente em clima frio, um endotérmico precisa ingerir mais alimentos do que um ectotérmico do mesmo tamanho. O calor é perdido por radiação, condução e convecção (movimento do ar) para um ambiente mais frio, e através da evaporação da água (Figura 30.17). Uma ave ou um mamífero podem controlar ambos os processos de produção e perda de calor dentro de limites bastante amplos. Se o animal se torna muito frio, pode gerar calor aumentando a atividade muscular (exercício ou tremores) e pode diminuir a perda de calor aumentando seu isolamento. Se ele se torna muito quente, ele diminui a produção e aumenta a perda de calor. Examinaremos esses processos com exemplos.

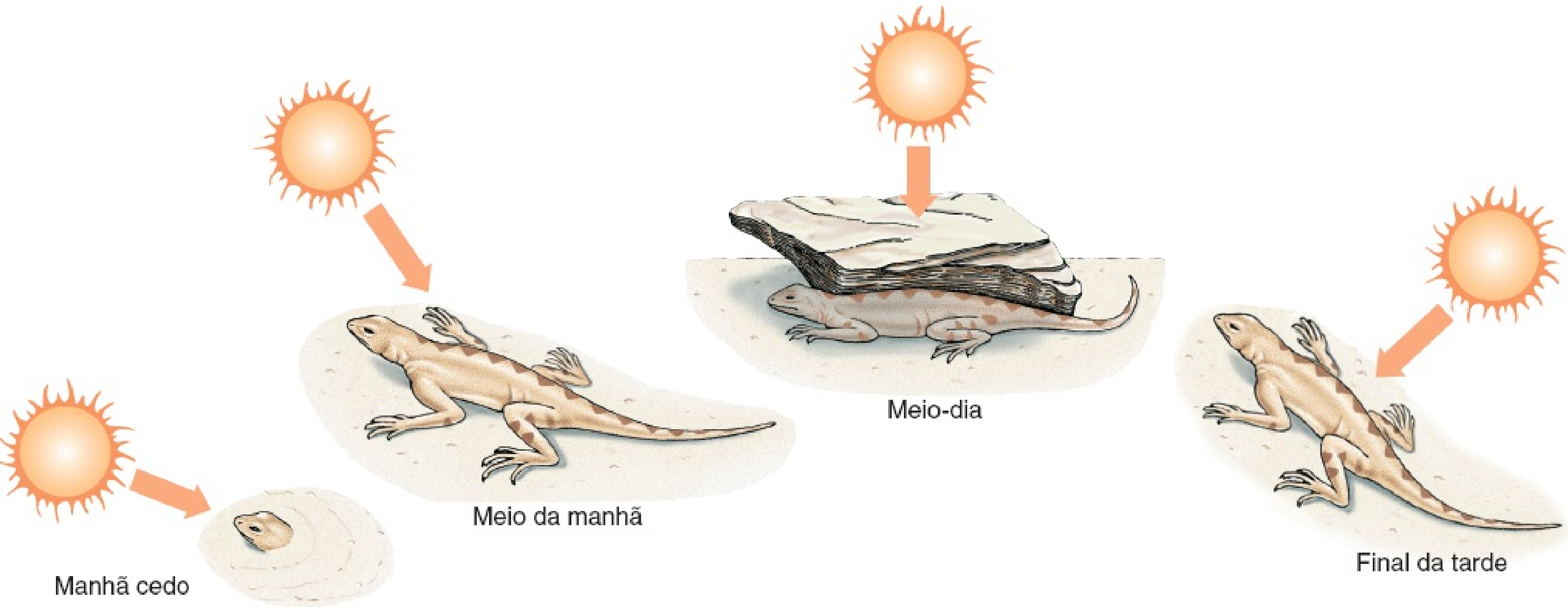


Figura 30.16 Como um lagarto regula sua temperatura corporal através do comportamento. De manhã, o lagarto absorve o calor do sol aquecendo a cabeça, enquanto mantém o resto do corpo protegido do frio ar matinal. Mais tarde, ele emerge para se aquecer ao sol. Ao meio-dia, quando sua temperatura corporal está alta, ele procura sombras. Quando a temperatura do ar cai no final da tarde, ele emerge para absorver os raios finais de sol.

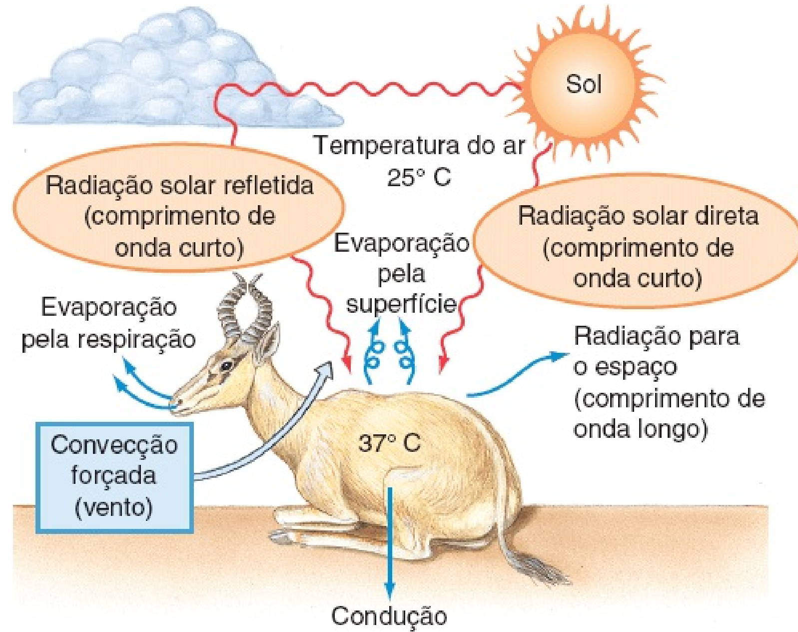


Figura 30.17 Troca de calor entre um grande mamífero e o ambiente em um dia quente. As *setas vermelhas* indicam as fontes de ganho de calor líquido pelo animal (radiação total); as *setas azuis* representam as vias de perda de calor líquido (resfriamento por evaporação, condução para o solo, radiação de ondas longas para o espaço e convecção forçada pelo vento). Se as temperaturas do ar e do solo forem maiores do que as do animal, as setas de convecção forçada, condução e radiação deverão ser invertidas. Desse modo, o animal poderia perder calor apenas através do resfriamento por evaporação.

Adaptações para ambientes quentes

A despeito das condições graves dos desertos – calor intenso durante o dia, frio à noite e escassez de água, vegetação e abrigo –, muitos tipos de animais aí vivem com sucesso. Os menores mamíferos de deserto são, na maioria, **fossoriais** (que vivem principalmente no solo) e/ou **noturnos** (ativos à noite). A temperatura mais baixa e a umidade mais alta das tocas ajudam a reduzir a perda de água por evaporação. Como explicado anteriormente, os animais do deserto, como o rato-canguru e os esquilos do deserto americano, podem, se necessário, obter a água de que necessitam do metabolismo de seu alimento seco, sem beber nenhuma água. Esses animais produzem urina altamente concentrada e formam fezes quase completamente secas.

Os grandes ungulados do deserto (mamíferos com cascos que regurgitam e mastigam seu alimento parcialmente digerido) obviamente não podem escapar do calor vivendo em tocas. Os animais como o camelo e os antílopes do deserto (gazela, órix e elande) possuem uma série de adaptações para lidar com o calor e a desidratação. A Figura 30.18 mostra as adaptações do elande. Os mecanismos para controlar a perda de água e evitar o superaquecimento estão intimamente ligados. O pelo claro e brilhante reflete a luz direta do sol, e a própria pelagem constitui um excelente isolamento que resiste ao calor. O calor é perdido por convecção e condução da região ventral do elande, onde a pelagem é bem fina. O tecido adiposo, uma reserva alimentar essencial, está concentrado em uma única corcova no dorso, em vez de estar distribuído uniformemente sob a pele, onde poderia impedir a perda de calor por radiação. Os elandes evitam a perda de água por evaporação – o único modo que um animal tem para se resfriar quando a temperatura ambiental é maior do que a do corpo – deixando que sua temperatura corporal caia durante as noites frias e, depois, que esta aumente lentamente durante o dia, conforme o corpo armazena calor. Apenas quando a temperatura do corpo chega a 41°C, os elandes precisam evitar que aumente ainda mais através do **resfriamento por evaporação**, transpirando e ofegando. A umidade da respiração é condensada e reabsorvida nas passagens nasais conforme o ar é exalado. Eles economizam água produzindo urina concentrada e fezes secas. Os camelos têm todas essas adaptações desenvolvidas em um grau semelhante ou superior; eles, talvez, sejam os mais perfeitamente adaptados de todos os grandes mamíferos do deserto.

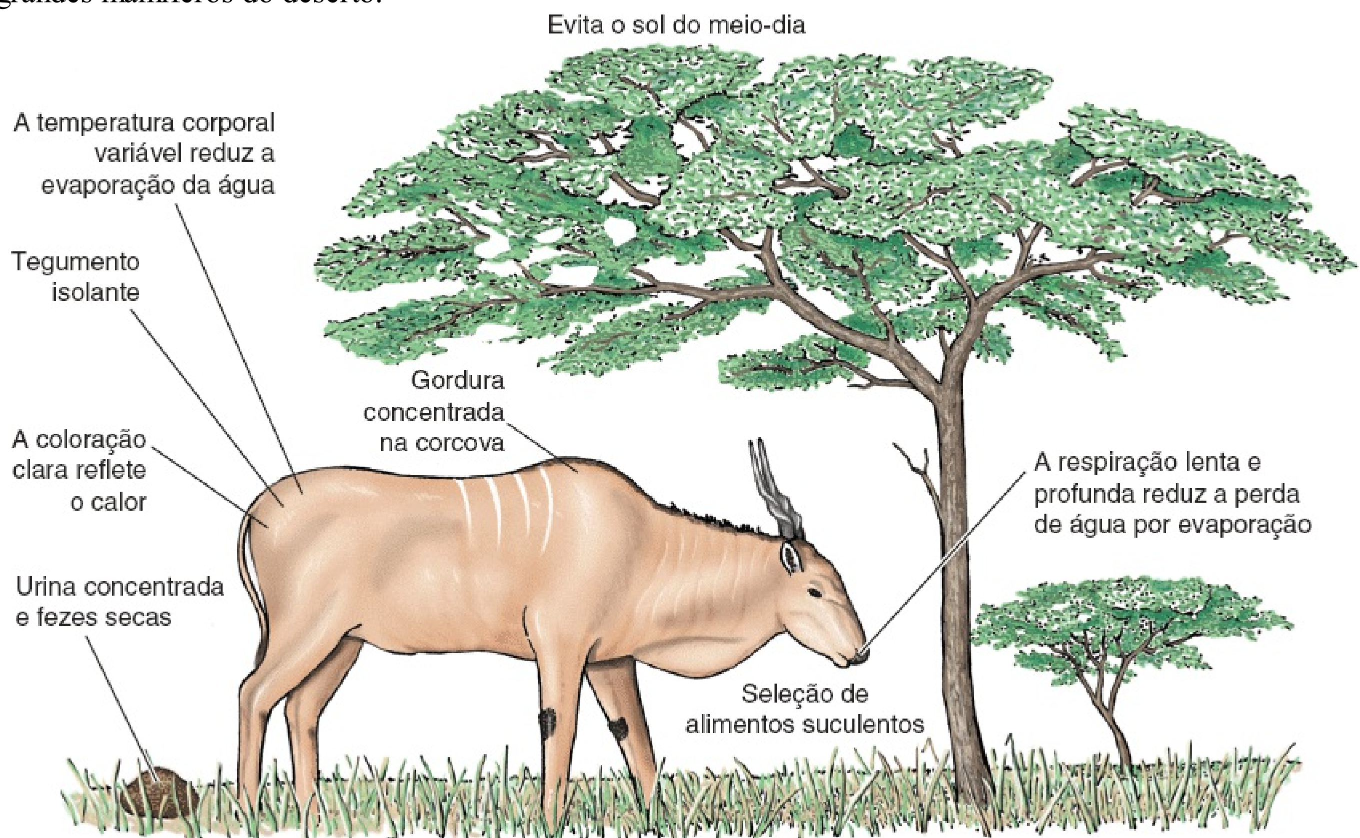


Figura 30.18 Adaptações fisiológicas e comportamentais do elande para regular a temperatura na quente e árida savana da África Central.

Adaptações para ambientes frios

Em ambientes frios, os mamíferos e as aves utilizam dois mecanismos principais para manter a homeotermia: (1) **condutância reduzida**, a redução da perda de calor através do aumento da eficácia do isolamento; e (2) **aumento na produção de calor**.

Em todos os mamíferos que vivem em regiões frias da Terra, a espessura da pelagem aumenta no inverno, algumas vezes em até 50%. Uma camada inferior de pelo mais espesso, subpelo, constitui a principal camada de isolamento, enquanto os pelos-guarda, mais longos e visíveis, servem como proteção contra o desgaste e proporcionam uma coloração protetora. Nas aves, as plumas atuam de modo semelhante para conservar o calor (ver Capítulo 27). Ao contrário do tronco, com bom isolamento, as extremidades do corpo (pernas, cauda, orelhas, narina) das aves e mamíferos do Ártico têm pouco isolamento e estão expostas a um rápido congelamento. Para evitar que essas partes se tornem as principais vias de perda de calor, elas são resfriadas a baixas temperaturas, frequentemente aproximando-se do ponto de congelamento. Entretanto, o calor presente no quente sangue arterial não é perdido pelo corpo. Em vez disso, um mecanismo de **troca de calor contracorrente** entre o sangue quente que vai para a periferia do corpo e o sangue frio que retorna evita a perda de calor. O sangue arterial da perna de um mamífero ou ave do Ártico passa muito próximo a uma rede de pequenas veias. Como o fluxo do sangue arterial é oposto àquele do sangue venoso que está retornando das extremidades, o calor é trocado eficientemente das artérias para as veias. Quando o sangue arterial chega no pé, ele transferiu quase todo o seu calor para as veias, que trazem de volta o sangue para o interior do corpo (Figura 30.19). Portanto, pouco calor é perdido das regiões distais pouco isoladas da perna para o frio ar circundante. As trocas de calor contracorrente em apêndices também são comuns nos mamíferos aquáticos como focas e baleias, as quais apresentam nadadeiras pouco isoladas que poderiam ser vias de perda excessiva de calor na ausência desse arranjo para economia de calor.

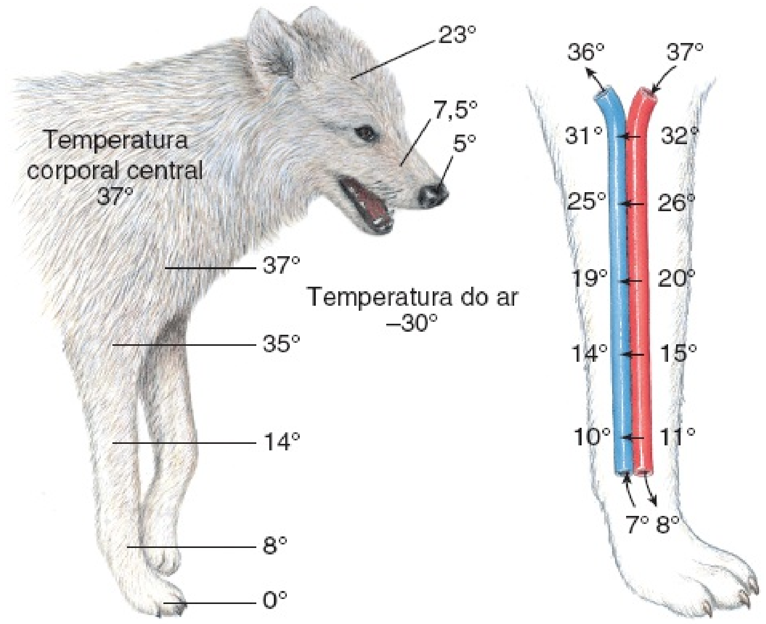


Figura 30.19 Troca de calor contracorrente na perna de uma raposa do Ártico. O diagrama à esquerda mostra como as extremidades se resfriam quando o animal é exposto a baixas temperaturas ambientais. O diagrama à direita ilustra uma parte da artéria e da veia da perna dianteira, mostrando como o calor é trocado entre os sangues arterial e venoso. Desse modo, o calor é desviado de volta para o interior do corpo e conservado.

Uma consequência da troca de calor periférica é que as pernas e os pés dos mamíferos e das aves que vivem em ambientes frios devem funcionar em baixas temperaturas. As temperaturas dos pés das raposas do Ártico e dos caribus estão um pouco acima do ponto de congelamento; de fato, a temperatura pode estar abaixo de 0°C nas almofadas dos pés e nos cascos. Para manter os pés ágeis e flexíveis em temperaturas tão baixas, as gorduras nessas extremidades apresentam ponto de fusão muito baixo, talvez 30°C abaixo das gorduras comuns do corpo.

Em condições extremamente frias, todos os mamíferos podem produzir mais calor pelo **aumento da atividade muscular** através de exercício ou tremores. Uma pessoa pode aumentar a produção de calor em até 18 vezes tremendo violentamente

quando atinge o estresse máximo pelo frio, embora não indefinidamente. Outra fonte de calor é o aumento da oxidação dos alimentos, especialmente dos estoques de gordura marrom (descrita no Capítulo 32). Esse mecanismo é chamado de **termogênese sem tremores**.

Os pequenos mamíferos do tamanho de lemingues, ratos do campo e camundongos enfrentam os desafios dos ambientes frios de outro modo. Os mamíferos de pequeno porte não são tão bem isolados quanto os grandes mamíferos porque a espessura da pelagem é limitada pela necessidade de manter a mobilidade. Por isso, além dos mecanismos já descritos aqui, esses animais exploram as excelentes qualidades isolantes da neve vivendo abaixo dela, em túneis no chão da floresta onde, incidentalmente, seu alimento também está localizado. Nesse **ambiente subníveo (sob a neve)**, a temperatura raramente cai abaixo de –5°C, mesmo quando a temperatura do ar acima cair para –50°C. O isolamento da neve diminui a condutância térmica dos pequenos mamíferos da mesma forma que a pelagem espessa dos mamíferos de grande porte. Viver sob a neve é, na verdade, um tipo de resposta para evitar o frio.

Hipotermia adaptativa em aves e mamíferos

A endotermia é energeticamente dispendiosa. Enquanto um ectotérmico pode sobreviver durante semanas sem comer em um ambiente frio, um endotérmico sempre precisa ter fontes de energia para suprir sua alta taxa metabólica. O problema é especialmente crítico para aves e mamíferos pequenos, que, devido a seu intenso metabolismo, podem necessitar de um consumo diário de alimento próximo ao seu próprio peso corporal a fim de manter a homeotermia (o consumo de alimento pelas aves é discutido no Capítulo 27 e, pelos mamíferos, no Capítulo 28). Portanto, não é surpreendente que alguns mamíferos e aves pequenos tenham desenvolvido formas de abandonar a homeotermia por períodos que variam desde algumas horas por dia até vários meses, permitindo que a temperatura de seu corpo caia até que se aproxime ou se iguale à temperatura do ambiente ao seu redor.

Alguns mamíferos muito pequenos, como os morcegos, mantêm a temperatura corporal alta quando estão ativos, mas permitem que sua temperatura corporal diminua profundamente quando estão inativos ou dormindo. Isso é chamado de **torpor diário**, uma hipotermia adaptativa que proporciona uma enorme economia de energia para os pequenos endotérmicos que nunca estão mais do que algumas horas longe da inanição em temperaturas corporais normais. Os beija-flores também podem diminuir sua temperatura corporal durante a noite, quando os suprimentos de comida são baixos (Figura 30.20).

Nas regiões temperadas do Hemisfério Norte, muitos mamíferos de pequeno e médio portes resolvem o problema da escassez de alimento e das baixas temperaturas durante o inverno entrando em um estado controlado e prolongado de dormência: a **hibernação**. Os hibernantes verdadeiros, como os esquilos terrestres, ratos saltadores e as marmotas, preparam-se para a hibernação armazenando gordura no corpo. A entrada na hibernação é gradual. Depois de uma série de "testes de queda", durante os quais a temperatura corporal diminui alguns poucos graus e depois volta ao normal, o animal resfria-se até um intervalo de 1 grau ou menos da temperatura ambiente. O metabolismo cai a uma fração do nível normal. Nos esquilos, por exemplo, a taxa respiratória diminui de uma taxa normal de 200 movimentos respiratórios por minuto para 4 ou 5 movimentos respiratórios por minuto e o coração de 150 para 5 pulsações por minuto. Durante o despertar, um hibernante treme violentamente e usa a termogênese sem tremores para produzir calor.

Alguns mamíferos, como os ursos, texugos, guaxinins e gambás, entram em um estado de sono prolongado no inverno, com pouca ou nenhuma diminuição na temperatura corporal. O sono prolongado não é uma hibernação verdadeira. Os ursos das florestas do Hemisfério Norte dormem por vários meses. A taxa de batimentos cardíacos pode cair de 40 para 10 pulsações por minuto, mas a temperatura do corpo permanece em níveis normais e o urso desperta se for suficientemente incomodado.

Alguns invertebrados e vertebrados podem entrar em um estado de dormência durante o verão, chamado de **estivação** ou "sono do verão". Nesse estado, as taxas respiratórias e o metabolismo diminuem quando a temperatura é alta, o alimento é escasso ou existe o risco de desidratação. Alguns exemplos de animais que estivam são os caracóis terrestres, o guaiamu, o peixe pulmonado africano, um jabuti do deserto, uma espécie de roedor africano da família Muridae e alguns esquilos.

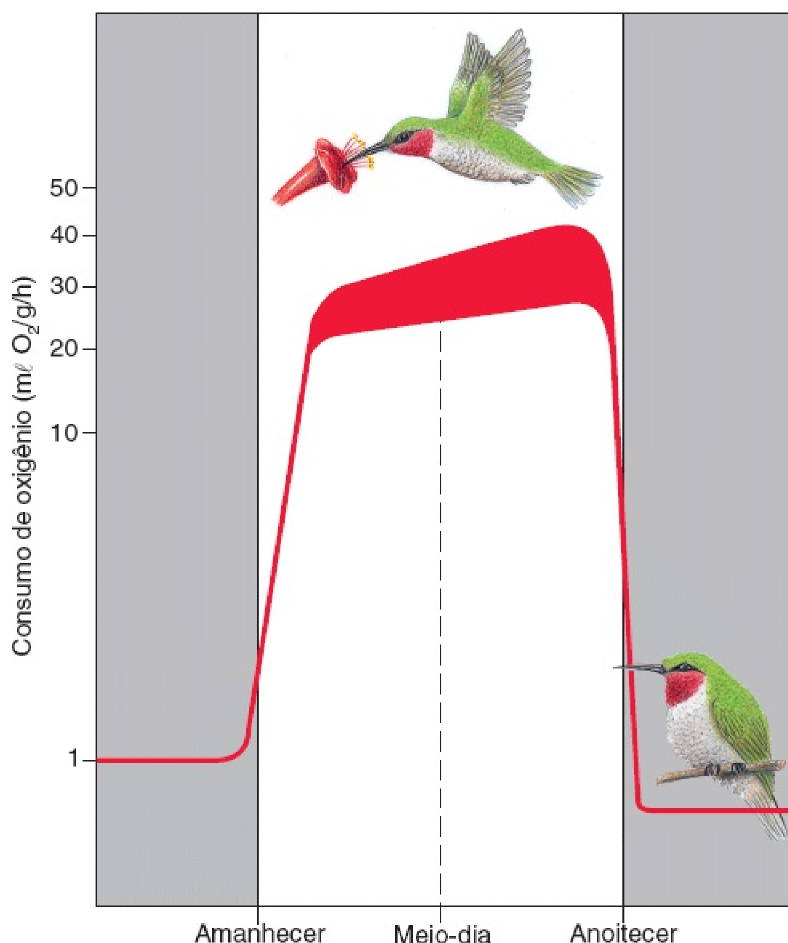


Figura 30.20 Torpor em beija-flores. A temperatura do corpo e o consumo de oxigênio (*linha vermelha*) são altos quando o beija-flor está ativo durante o dia, mas podem cair a 5% desses níveis durante os períodos de escassez de alimento. O torpor diminui consideravelmente o consumo das limitadas reservas de energia da ave.

Resumo

Ao longo de toda a vida, matéria e energia passam pelo corpo, potencialmente perturbando o estado fisiológico interno. A homeostase, que é a capacidade de um organismo manter a estabilidade interna apesar desses desafios, é uma característica de todos os sistemas vivos. A homeostase envolve a atividade coordenada de vários mecanismos fisiológicos e bioquímicos, e é possível relacionar alguns eventos importantes da evolução animal à maior independência interna em relação às consequências das mudanças do ambiente. Neste capítulo examinamos dois aspectos da homeostase: (1) a habilidade variável dos animais de estabilizar a composição osmótica e química do corpo; e (2) a capacidade dos animais de regular suas temperaturas em ambientes termicamente desafiadores.

A maioria dos invertebrados marinhos precisa ou depender da estabilidade osmótica do oceano, à qual eles se ajustam, ou ser capaz de tolerar grandes flutuações na salinidade do ambiente. Alguns desses últimos exibem capacidade limitada de regulação osmótica, a capacidade de resistir às mudanças osmóticas internas por meio da evolução de órgãos reguladores especializados. Todos os animais que vivem na água doce são hiperosmóticos em relação ao seu ambiente e desenvolveram mecanismos para recuperar sais do ambiente e eliminar o excesso de água que entra no corpo por osmose.

Todos os vertebrados apresentam excelente homeostase osmótica. Os peixes ósseos marinhos mantêm seus fluidos corporais nitidamente hiposmóticos em relação ao ambiente, ingerindo água do mar e destilando-a fisiologicamente. Os elasmobrânquios (tubarões e raias) adotaram uma estratégia de homeostase osmótica retendo ureia e óxido de trimetilamina (TMAO) no sangue.

O rim é o órgão mais importante para regular a composição química e osmótica do sangue ou do fluido intersticial. Em todos os animais, os rins são variações de um modelo básico: uma estrutura tubular que forma urina introduzindo uma secreção fluida, ou filtrado do sangue ou do fluido intersticial, no interior de um túbulo no qual ela é seletivamente modificada para formar urina. Os vertebrados terrestres apresentam rins especialmente sofisticados, uma vez que devem ser capazes de regular com precisão a quantidade de água no sangue equilibrando os ganhos e as perdas. A unidade excretora básica é o néfron,

composto por um glomérulo, no qual é produzido um ultrafiltrado do sangue, e um longo túbulo néfrico, no qual a urina em formação é seletivamente modificada pelo epitélio tubular. A água, os sais e outras substâncias valiosas passam para a circulação por reabsorção, e certos rejeitos passam da circulação para a urina tubular através de secreção. Todos os mamíferos e algumas aves são capazes de produzir uma urina mais concentrada do que o sangue através de um sistema multiplicador em contracorrente nas alças de Henle, uma especialização não encontrada nos demais vertebrados.

A temperatura tem um efeito profundo na taxa das reações bioquímicas e, consequentemente, no metabolismo e na atividade de todos os animais. Os animais podem ser classificados de acordo com a condição de sua temperatura corporal, que varia com a temperatura do ambiente (pecilotérmicos) ou fica estável (homeotérmicos), ou então pela fonte de calor do corpo, se for externa (ectotérmicos) ou interna (endotérmicos).

Os ectotérmicos liberam-se parcialmente das restrições térmicas procurando *habitats* com temperaturas favoráveis, através da termorregulação comportamental, ou ajustando seu metabolismo à temperatura predominante através de alterações bioquímicas.

As aves e mamíferos endotérmicos diferem dos ectotérmicos por terem uma produção de calor metabólico muito maior e uma condutância de calor do corpo muito menor. Eles mantêm a temperatura corporal constante equilibrando a produção com a perda de calor.

Os pequenos mamíferos, em sua maioria, em ambientes quentes escapam do calor intenso e reduzem a perda de água por evaporação vivendo em tocas. Os animais maiores empregam diversas estratégias para lidar com a exposição direta ao calor, incluindo isolamento por reflexão, armazenamento de calor pelo corpo e resfriamento por evaporação.

Os endotérmicos de ambiente frios mantêm a temperatura corporal diminuindo a perda de calor com uma pelagem ou plumagem espessa, através do resfriamento periférico e aumentando a produção de calor através do tremor e da termogênese sem tremores. Os pequenos endotérmicos também podem fugir da exposição às baixas temperaturas vivendo sob a neve.

A hipotermia adaptativa é uma estratégia usada por pequenos mamíferos e aves para reduzir as demandas de energia durante períodos de inatividade (torpor diário) ou em períodos de frio prolongado e disponibilidade mínima de alimento (hibernação). Alguns vertebrados e invertebrados entram em um estado semelhante durante o verão (estivação) quando as temperaturas são altas, o alimento é escasso ou existe o risco de desidratação.

Questões de revisão

1. Defina homeostase. Que vantagens evolutivas podem resultar para uma espécie da manutenção bem-sucedida da homeostase interna?
2. Descreva os desafios fisiológicos que os invertebrados marinhos enfrentaram ao invadir a água doce e, usando os crustáceos como exemplo, sugira soluções para esses desafios.
3. Faça a distinção entre os seguintes pares de termos: conformidade e regulação osmótica, estenoalino e eurialino, hiperosmótico e hiposmótico.
4. Os salmões jovens, migrando dos seus riachos natais de água doce para o mar, deixam um ambiente quase livre de sais para entrar em um outro 3 vezes mais salino do que seus próprios fluidos corporais. Descreva os desafios osmóticos de cada ambiente e sugira os ajustes fisiológicos que o salmão deve fazer ao mudar da água doce para o mar.
5. A maioria dos invertebrados marinhos é composta por osmoconformadores. Como seu fluido corporal difere daquele dos tubarões e raias, que estão quase em equilíbrio osmótico com seu ambiente?
6. Qual a estratégia usada pelo rato-canguru que o torna capaz de viver no deserto sem beber água?
7. Em quais animais você esperaria encontrar uma glândula de sal? Qual a sua função?
8. Relacione a função dos vacúolos contráteis às seguintes observações experimentais: para eliminar uma quantidade de fluido equivalente ao seu próprio volume, alguns eucariotas unicelulares de água doce precisaram de 4 a 53 min e algumas espécies marinhas, de 2 a 5 h.
9. De que forma um protonefrídio difere estrutural e funcionalmente de um nefrídio verdadeiro (metanefrídio)? Sob quais aspectos eles são semelhantes?
10. Descreva os estágios de desenvolvimento dos rins dos amniotas. Como a sequência do desenvolvimento dos amniotas difere daquela dos anfíbios e peixes?

11. Qual o paralelismo entre o nefrídio de uma minhoca e o néfron humano em termos de estrutura e função?
12. Descreva o que ocorre durante as seguintes etapas da formação da urina no néfron dos mamíferos: filtração, reabsorção tubular e secreção tubular.
13. Explique como a circulação do cloreto de sódio entre os ramos ascendente e descendente da alça de Henle no rim dos mamíferos, e a permeabilidade especial desses túbulos, produzem altas concentrações osmóticas nos fluidos intersticiais na medula renal. Explique o papel da ureia na produção de altas concentrações osmóticas nos fluidos intersticiais da medula.
14. Explique como o hormônio antidiurético (vasopressina) controla a excreção de água nos rins dos mamíferos.
15. Defina os seguintes termos e comente as respectivas limitações (se existentes) ao descrever as relações térmicas entre os animais e seu ambiente: pecilotermia, homeotermia, ectotermia e endotermia.
16. Mamíferos de grande porte vivem bem-sucedidos em desertos e no Ártico. Descreva as diferentes adaptações que esses animais usam para manter a homeotermia em cada ambiente.
17. Explique por que é vantajoso para algumas aves e mamíferos pequenos abandonar a homeotermia por breves ou prolongados períodos de suas vidas.

    Para aprofundar seu raciocínio. Se a temperatura corporal de alguns ectotérmicos for medida durante o dia, os valores são praticamente constantes. Dê uma explicação para tais observações, apresentando alguns mecanismos que poderiam estar envolvidos.

Referências selecionadas

Beyenbach, K. W. 2003. Transport mechanisms of diuresis in Malpighian tubules of insects. J. Exp. Biol. **206:**3845–3856. *Uma excelente revisão da secreção dos túbulos de Malpighi nos insetos que se alimentam de sangue em comparação com insetos aquáticos e terrestres.*

Heinrich, B. 1996. The thermal warriors: strategies of insect survival. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Descreve as muitas e fascinantes maneiras de os insetos reagirem à temperatura dos ambientes.*

Ianowski, J. P., and M. J. O'Donnell. 2004. Basolateral ion transport mechanisms during fluid secretion by *Drosophila* Malpighian tubules: Na^+ recycling, Na^+: K^+: $2Cl^-$ cotransport and Cl^- conductance. J. Exp. Biol. **207:**2599–2609. *Artigo de pesquisa que apresenta dados de apoio a um modelo revisado para a secreção dos túbulos de Malpighi em um inseto terrestre.*

Louw, G. N., and D. Mitchell. 1996. Physiological animal ecology. New York, Longman Scientific & Technical. *Levantamento claramente apresentado com ênfase nas relações entre a termorregulação e água nos animais.*

Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations. New York, W. H. Freeman & Company. *Uma abordagem abrangente e comparativa da fisiologia animal.*

Sands, J. M. 1999. Urea transport: it's not just "freely diffusible" anymore. News Physiol. Sci. **14:**46–47. *Resume os estudos que relataram as proteínas de transporte de ureia no ducto coletor do néfron.*

Schmidt-Nielsen, K. 1981. Countercurrent systems in animals. Sci. Am. **244:**118–128 (May). *Explica como sistemas de contracorrente transferem calor, gases ou íons entre fluidos que se movem em sentidos opostos.*

Schultz, S. G. 1996. Homeostasis, Humpty Dumpty and integrative biology. News Physiol. Sci. **11:**238–246. *Descreve o papel principal que a homeostase desempenha no estudo dos sistemas fisiológicos.*

Smith, H. W. 1953. From fish to philosopher. Boston, Little, Brown & Company. *Clássico relato da evolução do rim nos vertebrados.*

Storey, K. B., and J. M. Storey. 1990. Frozen and alive. Sci. Am. **263:**92–97 (Dec.). *Explica como muitos animais desenvolveram estratégias para sobreviver ao congelamento completo ou quase completo nos meses de inverno.*

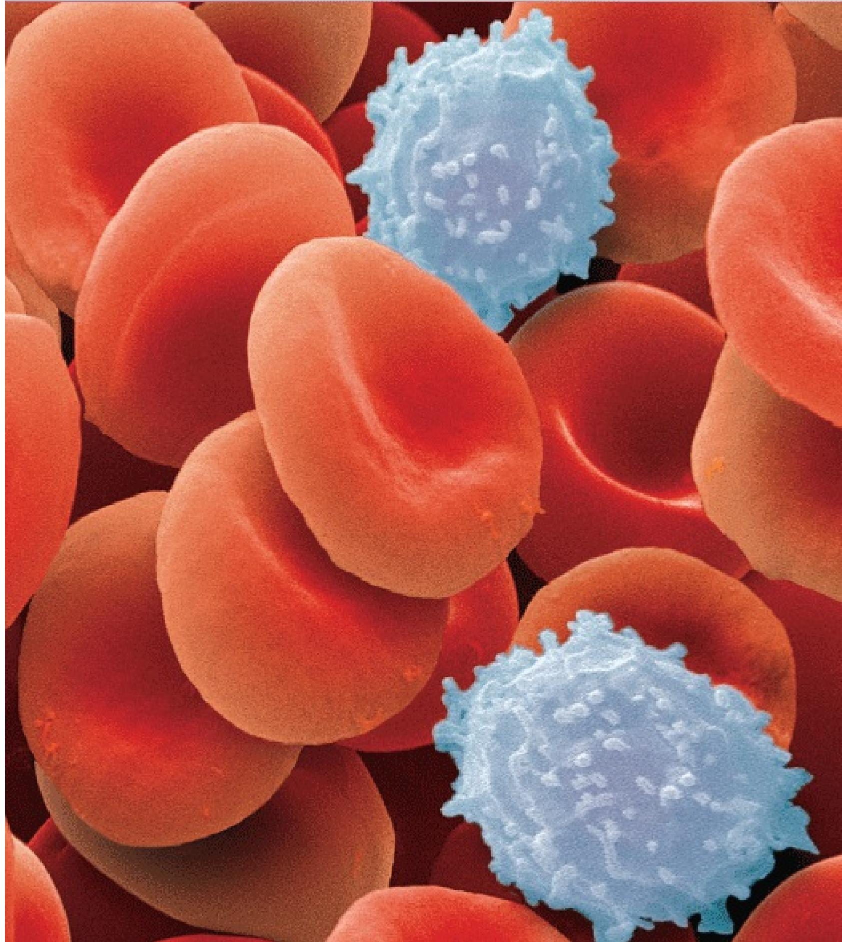
Willmer, P., G. Stone, and I. Johnston. 2004. Environmental physiology of animals, ed. 2. Oxford, Blackwell Science Ltd. *Informações bem escritas sobre os sistemas excretores de vertebrados e invertebrados.*

[*]N.T.: O mal relacionado com o ato de urinar.

[1] N.T.: Poeta romântico inglês, autor de *A balada do velho marinheiro*, de 1798.

CAPÍTULO 31

Homeostase | Fluidos Internos e Respiração



Micrografia eletrônica de varredura colorida de células sanguíneas.

A descoberta de William Harvey

Incessantemente, durante toda a vida de um ser humano, o coração bombeia sangue pelas artérias, capilares e veias: cerca de 5 ℓ/min, até que, no fim de uma vida natural, o coração se contraiu cerca de 2,5 bilhões de vezes e bombeou 300.000 toneladas de sangue. Quando o coração cessa suas contrações, a vida também termina.

O papel crucial das contrações cardíacas para a vida humana é conhecido desde a Antiguidade; no entanto, o circuito do fluxo sanguíneo, a noção de que o coração bombeia sangue para o interior das artérias através da circulação, recebendo-o de volta pelas veias, tornou-se conhecido apenas algumas centenas de anos atrás. A primeira descrição correta do fluxo sanguíneo pelo médico inglês William Harvey teve uma oposição vigorosa quando publicada pela primeira vez em 1628.

Séculos antes, o anatomista grego Galeno ensinava que o ar entrava no coração pela traqueia e que o sangue era capaz de passar de um ventrículo para o outro através de “poros” no septo interventricular. Galeno também pensava que o sangue fluía primeiramente do coração para todos os vasos e, depois, retornava – uma espécie de marés alta e baixa de sangue. Embora não tenha quase nada correto nesse conceito, ainda se acreditava nele obstinadamente na época da publicação de Harvey.

As conclusões de Harvey eram baseadas em sólidas evidências experimentais. Ele utilizou diversos animais em seus experimentos e censurou os anatomistas que estudavam o ser humano, dizendo que, se eles tivessem se familiarizado com a anatomia dos outros vertebrados, teriam compreendido o circuito sanguíneo. Ao fazer ligaduras nas artérias, ele percebeu que

a região entre o coração e a ligadura inchava. Quando as veias eram ligadas, o inchaço ocorria depois da ligadura. Quando os vasos sanguíneos eram cortados, o sangue fluía da extremidade cortada mais próxima ao coração em artérias; o inverso ocorria nas veias. Através de tais experimentos, Harvey descobriu o esquema correto da circulação sanguínea, embora ele não pudesse ver os capilares que conectavam os fluxos arterial e venoso.

Os organismos unicelulares vivem com a superfície celular em contato direto com seu ambiente e obtêm nutrientes e oxigênio, liberando resíduos, diretamente através dessa superfície. Esses organismos são tão pequenos que não necessitam de um sistema interno especial de transporte, além das correntes citoplasmáticas normais. Exceto por algumas formas multicelulares simples, como as esponjas, cnidários e platelmintos, a maioria dos organismos multicelulares, devido ao seu maior tamanho, atividade e complexidade, precisa de um sistema circulatório especializado para transportar nutrientes, produtos de rejeitos e gases respiratórios para todos os tecidos de seu corpo. Os sistemas circulatórios também transportam hormônios (ver Capítulo 34) desde as glândulas ou células que os produzem até tecidos-alvo, onde eles atuam em conjunto com o sistema nervoso (ver Capítulo 33) para fazer a integração da função do organismo. A água, os eletrólitos e muitos outros constituintes dos fluidos corporais são distribuídos e trocados entre os diferentes órgãos e tecidos. Uma resposta eficaz para doenças e ferimentos é grandemente acelerada por um sistema circulatório eficiente. As aves e mamíferos homeotérmicos dependem muito da circulação sanguínea para manter ou dissipar o calor, conforme o necessário para manter a temperatura corporal constante.

A troca gasosa unicamente por difusão através de membranas superficiais é possível apenas para organismos muito pequenos, com menos de 1 mm de diâmetro. Por exemplo, nos organismos unicelulares, o oxigênio é adquirido e o dióxido de carbono é eliminado desse modo, porque as vias de difusão são curtas e a área superficial do organismo é relativamente grande em relação ao volume. Conforme os animais foram se tornando maiores e desenvolveram um revestimento impermeável, surgiram aparelhos especializados, como os pulmões e as brânquias, a fim de aumentar a superfície efetiva para troca gasosa. Como os gases se difundem muito lentamente através de tecidos vivos, foi necessário um sistema circulatório para distribuir os gases para os tecidos mais profundos do corpo. Mesmo essas adaptações eram inadequadas para animais complexos com altas taxas de respiração celular. A solubilidade do oxigênio no plasma sanguíneo é tão baixa que apenas o plasma não transportaria oxigênio suficiente para sustentar as demandas metabólicas. A capacidade de transporte de oxigênio do sangue aumentou muito com a evolução de proteínas especiais do sangue transportadoras de oxigênio, como a hemoglobina, a qual parece ter aparecido em conjunto com o sistema circulatório.

MEIO FLUIDO INTERNO

O fluido corporal de um organismo unicelular é o citoplasma, uma substância líquida gelatinosa que circunda os vários sistemas de membranas e organelas. Nos animais multicelulares, os fluidos corporais estão divididos nos compartimentos **intra-** e **extracelular**. O compartimento intracelular (também chamado fluido intracelular) é formado pelo conjunto dos fluidos contidos no interior de todas as células do corpo. O compartimento extracelular (ou fluido extracelular) é o fluido que circunda as células (Figura 31.1A). O fluido extracelular protege as células das mudanças físicas e químicas que ocorrem fora do corpo. A importância do fluido extracelular foi enfatizada pela primeira vez pelo grande fisiólogo francês Claude Bernard (Figura 31.2). Nos animais com sistema circulatório fechado (vertebrados, anelídeos e alguns poucos grupos de invertebrados; ver adiante) o fluido extracelular é ainda mais subdividido em **plasma sanguíneo** e **fluido intersticial (intercelular)** (Figura 31.1A). Os vasos sanguíneos de um sistema circulatório fechado contêm plasma, enquanto o fluido intersticial, também chamado fluido tecidual, circunda as células do corpo. Os nutrientes e os gases que passam entre o plasma vascular e as células precisam atravessar essa estreita separação de fluidos. O fluido intersticial é constantemente formado do plasma pelo movimento do fluido por vasos microscópicos que estão muito próximos a todas as células (capilares, ver adiante).

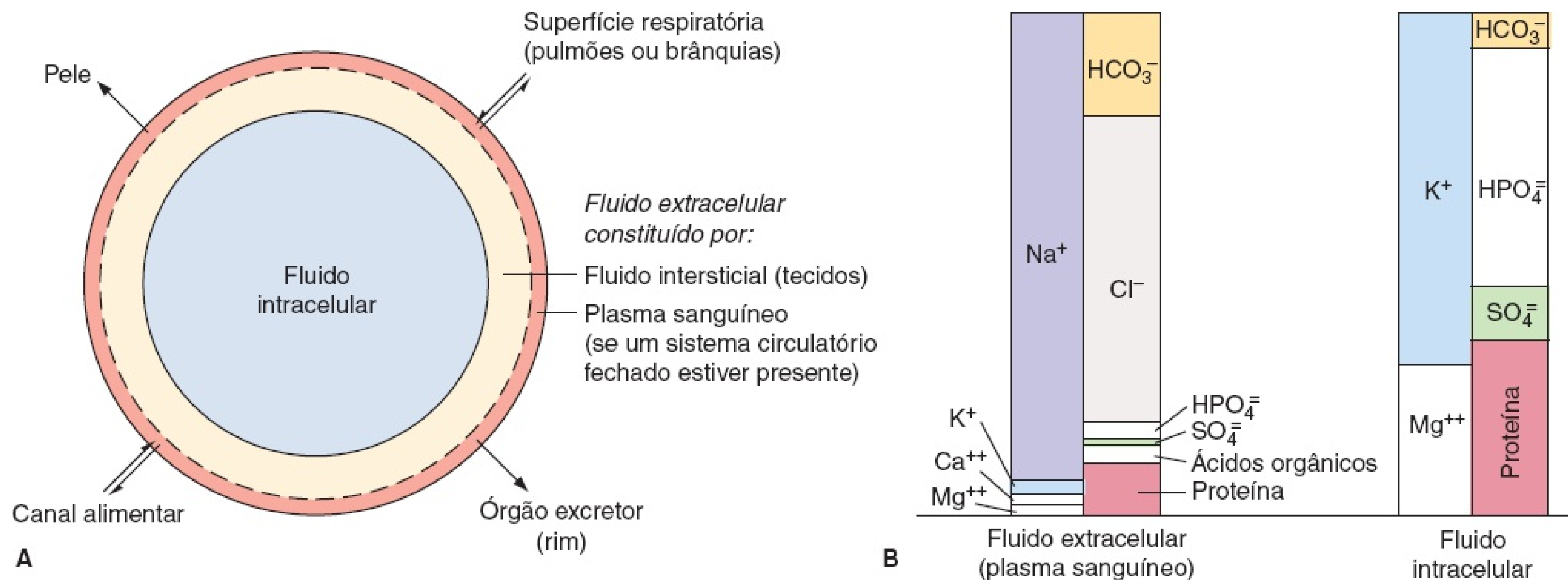


Figura 31.1 Compartimentos fluidos do corpo de um animal. **A.** Todas as células do corpo podem ser representadas como pertencentes a um grande compartimento fluido único que é completamente circundado e protegido pelo fluido extracelular (*milieu intérieur* – meio interno). Nos animais que têm um sistema circulatório fechado, esse fluido é ainda mais subdividido em plasma e fluido intersticial. Todas as trocas com o ambiente ocorrem através do compartimento do plasma. **B.** Composição típica de eletrólitos dos fluidos extra- e intracelular. A concentração total equivalente de cada constituinte principal é mostrada. Quantidades iguais de ânions (íons negativamente carregados) e cátions (íons positivamente carregados) existem em cada compartimento fluido. Note que o sódio e o cloro, os principais eletrólitos do plasma, estão virtualmente ausentes no fluido intracelular (na verdade, eles estão presentes em baixas concentrações). Note a concentração muito maior de proteínas no interior das células.

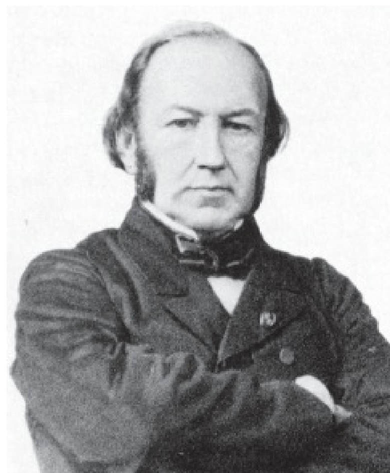


Figura 31.2 O cientista francês Claude Bernard (1813-1878), um dos fisiólogos mais influentes do século 19. Bernard acreditava na constância do *milieu intérieur* ("meio interno"), o fluido extracelular que banha as células. Ele enfatizava que é através desse *milieu intérieur* que os alimentos, os rejeitos e os gases são trocados e que, através dele, os mensageiros químicos são distribuídos. Ele escreveu: "O organismo vivo não existe realmente no meio externo (o ar ou a água exterior), mas no líquido *milieu intérieur*… que banha os elementos teciduais."

Composição dos fluidos corporais

Todos esses espaços fluidos – plasmático, intersticial e intracelular – diferem entre si na composição dos solutos, porém todos têm uma característica em comum: são compostos principalmente por água. A despeito da sua aparência sólida, os animais são constituídos por 70 a 90% de água. Os seres humanos, por exemplo, têm aproximadamente 70% de seu peso em água. Desses, 50% correspondem à água celular, 15% à água do fluido intersticial e os restantes 5% ao plasma sanguíneo. O plasma atua como a via para as trocas entre as células do corpo e o mundo exterior. Essa troca de gases respiratórios, nutrientes e resíduos é realizada por meio de órgãos especializados (p. ex., rim, pulmão, brânquia, canal alimentar), bem como pela pele (Figura

31.1A).

Os fluidos corporais contêm muitas substâncias inorgânicas e orgânicas em solução. Entre elas, as mais importantes são os eletrólitos inorgânicos e as proteínas. Os principais eletrólitos extracelulares são o **sódio**, o **cloro** e os **íons bicarbonato**, enquanto o **potássio**, o **magnésio** e os **íons fosfato** e as **proteínas** são os principais eletrólitos intracelulares (Figura 31.1B). Essas diferenças são consideráveis; elas são mantidas através de bombas iônicas de transporte ativo (ver Capítulo 3) apesar do fluxo contínuo de substâncias para dentro e para fora das células do corpo. As duas subdivisões do fluido extracelular – plasma e fluido intersticial – têm composição semelhante, porém o plasma tem mais proteínas, que são grandes demais para se moverem dos capilares para o fluido intersticial.

COMPOSIÇÃO DO SANGUE

Os invertebrados que não têm um sistema circulatório (como os platelmintos e cnidários) também não têm um "sangue" verdadeiro, mas sim um tecido fluido aquoso e claro que contém algumas células fagocitárias, um pouco de proteína e uma mistura de sais semelhante à água do mar. O "sangue" dos invertebrados com sistema circulatório aberto (ver adiante) é mais complexo e frequentemente é chamado de hemolinfa (Gr. *haimo*, sangue, + L. *lympha*, água). Os invertebrados com sistema circulatório fechado (mais adiante) mantêm uma clara separação entre o sangue contido nos vasos sanguíneos e o fluido tecidual (intersticial) que circunda os vasos sanguíneos e as células.

Nos vertebrados, o sangue é um tecido líquido complexo composto de plasma e componentes celulares em suspensão no plasma.

A composição do sangue dos mamíferos é a seguinte:

- **Plasma**: 55% do sangue
  1. Água 90%
  2. Sólidos dissolvidos, que consistem em proteínas plasmáticas (albumina, globulinas, fibrinogênio), glicose, aminoácidos, eletrólitos, várias enzimas, anticorpos, hormônios, excretas metabólicas e traços de muitas outras substâncias orgânicas e inorgânicas
  3. Gases dissolvidos, especialmente oxigênio, dióxido de carbono e nitrogênio
- **Componentes celulares** (Figura 31.3): 45% do sangue
  1. Glóbulos vermelhos (eritrócitos), contendo hemoglobina para o transporte de oxigênio e dióxido de carbono
  2. Glóbulos brancos (leucócitos), que atuam como necrófagos e células de defesa
  3. Fragmentos de células (plaquetas nos mamíferos) ou células (trombócitos nos demais vertebrados) que funcionam na coagulação do sangue.

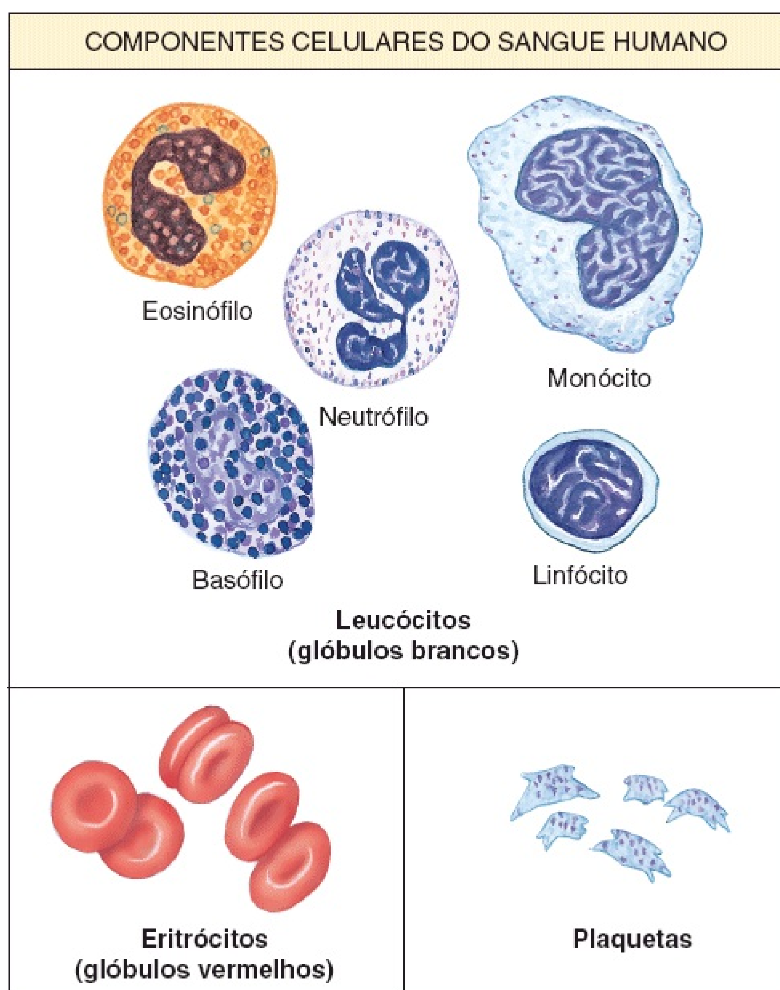


Figura 31.3 Componentes celulares do sangue humano. Os eritrócitos que contêm hemoglobina, ou as células vermelhas do sangue dos seres humanos e de outros mamíferos não têm núcleo, mas os de todos os demais vertebrados têm núcleo (Figura 31.4B). Os vários leucócitos, ou glóbulos brancos, proporcionam um sistema de proteção para o corpo. As plaquetas são fragmentos de células que participam do mecanismo de coagulação sanguínea.

As proteínas plasmáticas são um grupo diversificado de proteínas grandes e pequenas que desempenham inúmeras funções. Os principais grupos de proteínas são (1) **albuminas**, o grupo mais abundante, constituindo 60% do total, que ajudam a manter o plasma em equilíbrio osmótico com as células do corpo; (2) **globulinas**, um grupo diversificado de proteínas de alto peso molecular (35% do total), incluindo as imunoglobulinas, as quais funcionam na imunidade específica (ver Capítulo 35), e várias proteínas que se ligam a metais; e (3) **fibrinogênio**, uma proteína muito grande que atua na coagulação do sangue. O **soro** sanguíneo é o plasma sem as proteínas envolvidas na formação do coágulo.

Os glóbulos vermelhos, ou **eritrócitos**, ocorrem em números enormes no sangue, aproximadamente 5,4 milhões por mililitro de sangue em um homem adulto e 4,8 milhões em uma mulher adulta. Nos mamíferos e aves, os glóbulos vermelhos são formados continuamente de grandes **eritroblastos** nucleados na medula vermelha dos ossos (em outros vertebrados, os rins e o baço são os principais locais de produção dos glóbulos vermelhos). Durante a formação dos eritrócitos, a hemoglobina é sintetizada e as células precursoras dividem-se várias vezes. Nos mamíferos, o núcleo encolhe durante o desenvolvimento e torna-se não funcional, sendo por fim eliminado da célula por exocitose (Capítulo 3). A maioria das organelas celulares, como os ribossomos, as mitocôndrias e a maioria dos sistemas enzimáticos, também é perdida. O que resta é um disco bicôncavo, constituído por uma membrana em forma de saco, cheio de cerca de 280 milhões de moléculas do pigmento transportador do sangue, a hemoglobina. Aproximadamente 33% do peso de um eritrócito devem-se à hemoglobina. A forma bicôncava (Figuras 31.3 e 31.4A) é uma inovação dos mamíferos que proporciona maior superfície para a difusão de gases do que a forma achatada ou esférica. Outros vertebrados têm eritrócitos tipicamente nucleados que, normalmente, têm uma forma elíptica (Figura 31.4B).

Um eritrócito entra na circulação por um tempo médio de vida de aproximadamente 4 meses. Durante esse tempo, ele

pode percorrer 11.000 km, espremendo-se repetidamente através dos menores vasos sanguíneos, os capilares, que às vezes são tão estreitos que o eritrócito precisa se dobrar para atravessá-lo. No fim, ele se fragmenta e é rapidamente englobado por grandes necrófagos chamados de **macrófagos**, localizados no fígado, na medula óssea e no baço. O ferro do componente heme da hemoglobina é recuperado para ser reutilizado; o restante do componente heme é convertido em **bilirrubina**, um pigmento biliar. Estima-se que o corpo humano produza 10 milhões de eritrócitos e destrua outros 10 milhões a cada segundo.

Os glóbulos brancos, ou **leucócitos**, formam parte do sistema imunológico do corpo (ver Capítulo 35). Nos adultos, eles chegam apenas a aproximadamente de 50.000 a 100.000 por mililitro de sangue, uma proporção de um glóbulo branco para 500 a 1.000 glóbulos vermelhos. Existem diversos tipos de glóbulos brancos: **granulócitos** (subdivididos em **neutrófilos, basófilos** e **eosinófilos**) e **agranulócitos**, os **linfócitos** e **monócitos** (ver Figura 31.3).

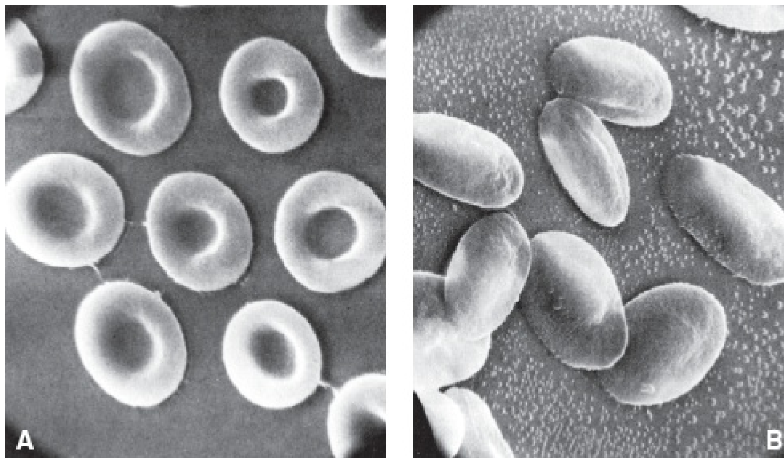


Figura 31.4 Eritrócitos de mamífero e anfíbio. **A.** Os eritrócitos de um roedor são discos bicôncavos contendo hemoglobina e que não têm núcleo. **B.** Os eritrócitos de uma rã são discos convexos, cada um contendo um núcleo, o qual é completamente visível na micrografia eletrônica de varredura como uma saliência no centro de cada célula (Aumentos: eritrócitos de mamíferos, 6.300×; eritrócitos de rã, 2.400×).

Hemostasia | Prevenção da perda do sangue

É essencial que os animais tenham meios de evitar a perda rápida de fluidos corporais após uma lesão. Nos animais com sistema circulatório fechado (ver adiante), o sangue flui sob uma considerável pressão hidrostática. Portanto, é especialmente vulnerável à perda por hemorragia.

Quando um vaso sanguíneo é danificado, a musculatura lisa (Capítulo 9) da parede desse vaso contrai-se causando o estreitamento do lúmen, às vezes tão forte que o fluxo sanguíneo é completamente interrompido. Esse meio simples, porém altamente eficiente de evitar hemorragias, é utilizado tanto pelos invertebrados como pelos vertebrados. Além dessa primeira defesa contra perda de sangue, todos os vertebrados, bem como alguns invertebrados grandes e ativos, com altas pressões sanguíneas, têm componentes celulares e proteínas especiais no sangue, capazes de formar tampões, ou coágulos, no local do ferimento.

Nos crustáceos (ver Capítulo 20), a hemolinfa contém um fator coagulante semelhante ao fibrinogênio, e células ameboides que liberam fatores coagulantes de modo explosivo, iniciando o processo de coagulação e a subsequente formação do coágulo em resposta a ferimentos menores.

Nos vertebrados, a **coagulação sanguínea** ocorre como uma série complexa de reações químicas que produzem uma rede entrelaçada de fibras de uma das proteínas plasmáticas, o **fibrinogênio**. A enzima trombina catalisa a transformação de fibrinogênio em uma malha de **fibrina** (Figura 31.5) na qual se enroscam células sanguíneas, formando um coágulo gelatinoso. A trombina normalmente está presente no sangue em uma forma inativa chamada **protrombina**, que precisa ser ativada para que a coagulação ocorra.

Nesse processo, as plaquetas (ver Figura 31.3) e as células danificadas dos vasos sanguíneos têm um papel fundamental. As plaquetas são formadas na medula vermelha dos ossos, a partir de grandes células multinucleadas que, regularmente, destacam pequenas porções de seus citoplasmas; portanto, as plaquetas são fragmentos de células. Existem cerca de 150.000 a 300.000 plaquetas por milímetro cúbico de sangue. Quando a superfície interna normalmente lisa de um vaso sanguíneo é danificada, seja devido a um rompimento ou a depósitos de substâncias lipídicas como o colesterol, as plaquetas aderem

rapidamente à superfície e liberam **tromboplastina** e outros fatores coagulantes. Esses fatores derivados das plaquetas, além de íons cálcio e tromboplastina e outros fatores liberados das células danificadas dos vasos sanguíneos e do tecido subjacente, dão início à conversão da protrombina em trombina ativa (Figura 31.6).

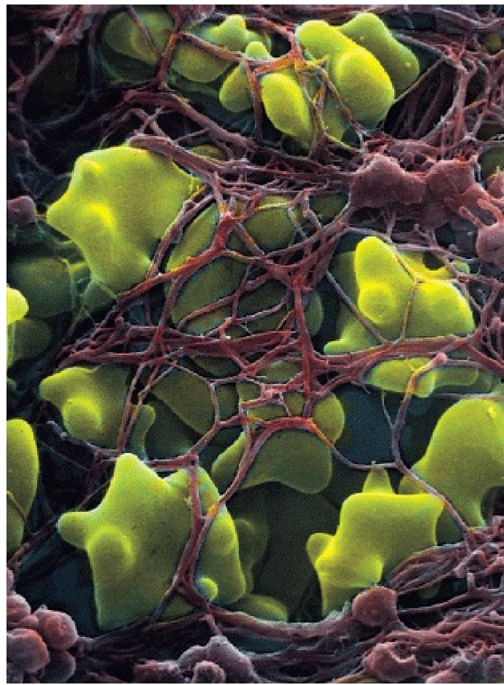


Figura 31.5 Glóbulos vermelhos humanos presos em um coágulo de fibrina. A coagulação é iniciada após um dano em um tecido pela desintegração das plaquetas no sangue, resultando em uma série complexa de reações intravasculares que terminam com a conversão de uma proteína plasmática, o fibrinogênio, em polímeros longos, resistentes e insolúveis de fibrina. A fibrina e os glóbulos vermelhos enroscados formam o coágulo sanguíneo que interrompe o sangramento.

A sequência catalítica nesse esquema envolve uma série de fatores proteicos do plasma, cada um normalmente inativo até ser ativado por um fator prévio na sequência. A sequência forma uma "cascata" amplificada, e cada reagente leva a um grande aumento na quantidade do reagente seguinte. Pelo menos 13 fatores de coagulação plasmáticos diferentes foram identificados. A deficiência de apenas um único fator pode retardar ou impedir o processo de coagulação. Por que um mecanismo de coagulação tão complexo teria evoluído? Uma vantagem é que a amplificação do sinal ocorre a cada passo da cascata; assim, mesmo ferimentos pequenos causam uma resposta rápida e efetiva. Provavelmente, essas proteínas evoluíram através de múltiplas mutações gênicas, já que as proteínas plasmáticas, na cascata, são todas proteases serina, intimamente relacionadas.

Ocorrem diversos tipos de anomalias na coagulação em humanos. Uma delas, a hemofilia, é uma condição caracterizada pela falha na coagulação do sangue, de modo que, mesmo ferimentos insignificantes podem causar graves sangramentos contínuos e a morte. Uma rara mutação (a condição ocorre em cerca de 1 em cada 10.000 homens) no cromossomo sexual X (ver Capítulo 5) causa a falta de um dos fatores formadores de plaquetas nos homens e em mulheres homozigotas. Conhecida como "doença dos reis", ela foi transmitida a diversas famílias reais europeias aparentadas, provavelmente tendo se originado de uma mutação em um dos pais da rainha Vitória.

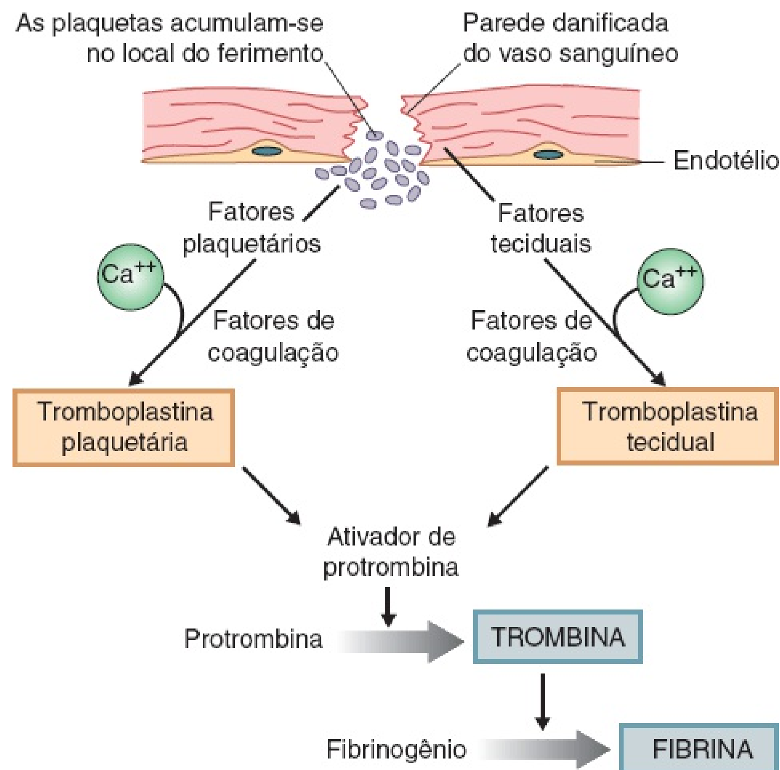


Figura 31.6 Estágios na formação da fibrina.

A hemofilia é um dos casos mais bem conhecidos de herança ligada ao sexo em humanos (Capítulo 5). Na verdade, estão envolvidos dois locos diferentes no cromossomo X. A hemofilia clássica (hemofilia A) é responsável por cerca de 80% dos afetados por essa anomalia; o restante é afetado pela doença de Christmas (hemofilia B). O alelo recessivo em cada loco causa a deficiência de um fator formador de plaquetas diferente.

CIRCULAÇÃO

A maioria dos animais desenvolveu mecanismos para transportar substâncias entre várias regiões de seu corpo. Para as esponjas (ver Figura 12.5, Capítulo 12) e os diblásticos (ver Capítulo 13), a água na qual vivem proporciona o meio para o transporte. A água, impulsionada por movimentos dos cílios, flagelos ou do corpo, passa através de canais ou compartimentos para facilitar o transporte do alimento, de gases respiratórios e de excretas. A forma do animal obviamente é importante. Os platelmintos acelomados, achatados ou em forma de folha (ver Capítulo 14), sobrevivem porque a distância de qualquer parte do corpo em relação à superfície é curta; os gases respiratórios e as excretas metabólicas são transferidos por simples difusão, mesmo que muitos deles sejam animais relativamente grandes. Os sistemas circulatórios verdadeiros – contendo vasos através dos quais o sangue flui – são essenciais para animais tão grandes ou tão ativos que apenas os processos de difusão não conseguem suprir as necessidades de oxigênio.

Um sistema circulatório que apresente um conjunto completo de componentes – bomba, sistema de distribuição arterial, capilares que fazem interface com as células, sistema venoso de reserva e retorno – é totalmente reconhecível nos anelídeos (ver Capítulo 17). Nas minhocas (Figura 31.7) existem dois vasos principais, um vaso dorsal, que carrega o sangue anteriormente, e um vaso ventral, que distribui o sangue posteriormente por todo o corpo através de vasos segmentados e uma densa rede de capilares. O vaso dorsal conduz o sangue para a região anterior por peristaltismo (ver Capítulo 32) e, portanto, funciona como um coração. Cinco arcos aórticos, que conectam os vasos dorsal e ventral lateralmente, são contráteis e atuam como corações acessórios para manter um fluxo constante de sangue para o vaso ventral e para a região cefálica, a qual tem seus próprios vasos sanguíneos aferentes e eferentes (Figura 31.7). Muitos vasos segmentares menores, que transportam o sangue para os capilares dos tecidos, também são efetivamente contráteis. Vemos, portanto, que não há uma bomba localizada impulsionando o sangue através de um sistema de tubos passivos; ao contrário, a força de contração está amplamente distribuída por todo o sistema vascular.

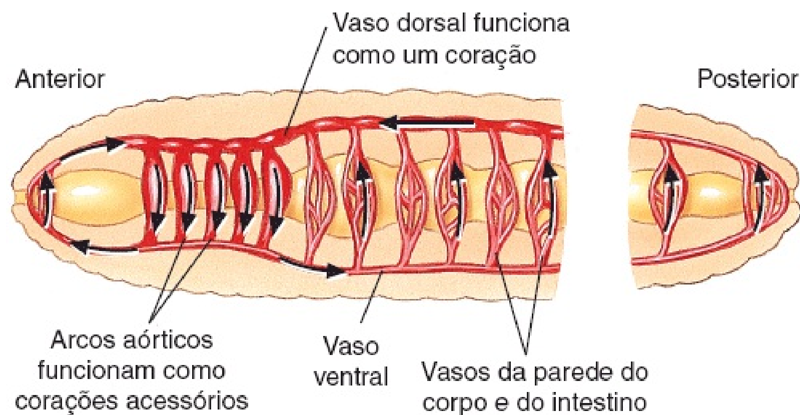


Figura 31.7 Fluxo sanguíneo através do sistema vascular fechado de uma minhoca.

Circulação aberta e fechada

O sistema que acabamos de descrever é o de uma **circulação fechada** porque o fluido circulante, o **sangue**, está confinado em vasos por todo o seu caminho através do sistema vascular. Muitos invertebrados têm uma **circulação aberta**, na qual não há pequenos vasos sanguíneos ou capilares fazendo interface com as células ou conectando as artérias com as veias. Nos insetos e outros artrópodes (ver Capítulo 20 e Capítulo 21), na maioria dos moluscos e em muitos pequenos grupos de invertebrados menores, os seios sanguíneos, coletivamente chamados de **hemocele**, substituem as redes capilares. Nesses grupos, durante o desenvolvimento da cavidade do corpo, a blastocele não é completamente obliterada pelo mesoderma (Figura 31.8) e se funde com as cavidades celomáticas embrionárias. Desse modo, a hemocele compreende a cavidade primária do corpo (blastocele persistente) e as cavidades celomáticas secundárias através das quais o sangue (também chamado de **hemolinfa**) circula livremente (diagramas inferiores da Figura 31.8). Uma vez que não há separação do fluido extracelular em plasma sanguíneo e linfa (como ocorre em uma circulação fechada), o volume sanguíneo é grande e pode constituir de 20 a 40% do volume corporal. Ao contrário, o volume sanguíneo em um animal com circulação fechada (vertebrados, por exemplo) representa apenas de 5 a 10% do volume corporal.

Nos artrópodes, o coração e todas as vísceras ficam na hemocele, banhados pelo sangue (Figura 31.8). O sangue entra no coração através de aberturas com válvulas, os óstios, e as contrações cardíacas, que lembram uma onda peristáltica movendo-se para frente, impulsionam o sangue para dentro de um sistema arterial limitado. O sangue vai para a cabeça e outros órgãos, depois flui para dentro da hemocele. Ele é conduzido pelo corpo e apêndices através de um sistema de membranas longitudinais (septos) antes de voltar para o coração (Figura 31.9). Como a pressão sanguínea é muito baixa nos sistemas abertos, raramente excedendo 4 a 10 mmHg, muitos artrópodes têm corações acessórios ou vasos contráteis para aumentar o fluxo sanguíneo.

Os insetos e muitos outros artrópodes terrestres não utilizam seu sistema circulatório para o transporte de gases respiratórios. Em vez disso, um sistema respiratório separado evoluiu para esse propósito: um sistema traqueal nos insetos (ver Figura 31.19) e alguns outros artrópodes terrestres (centopeias, diplópodes e algumas aranhas, Capítulo 21), pseudotraqueias nos tatuzinhos-de-jardim e pulmões foliáceos em algumas aranhas.

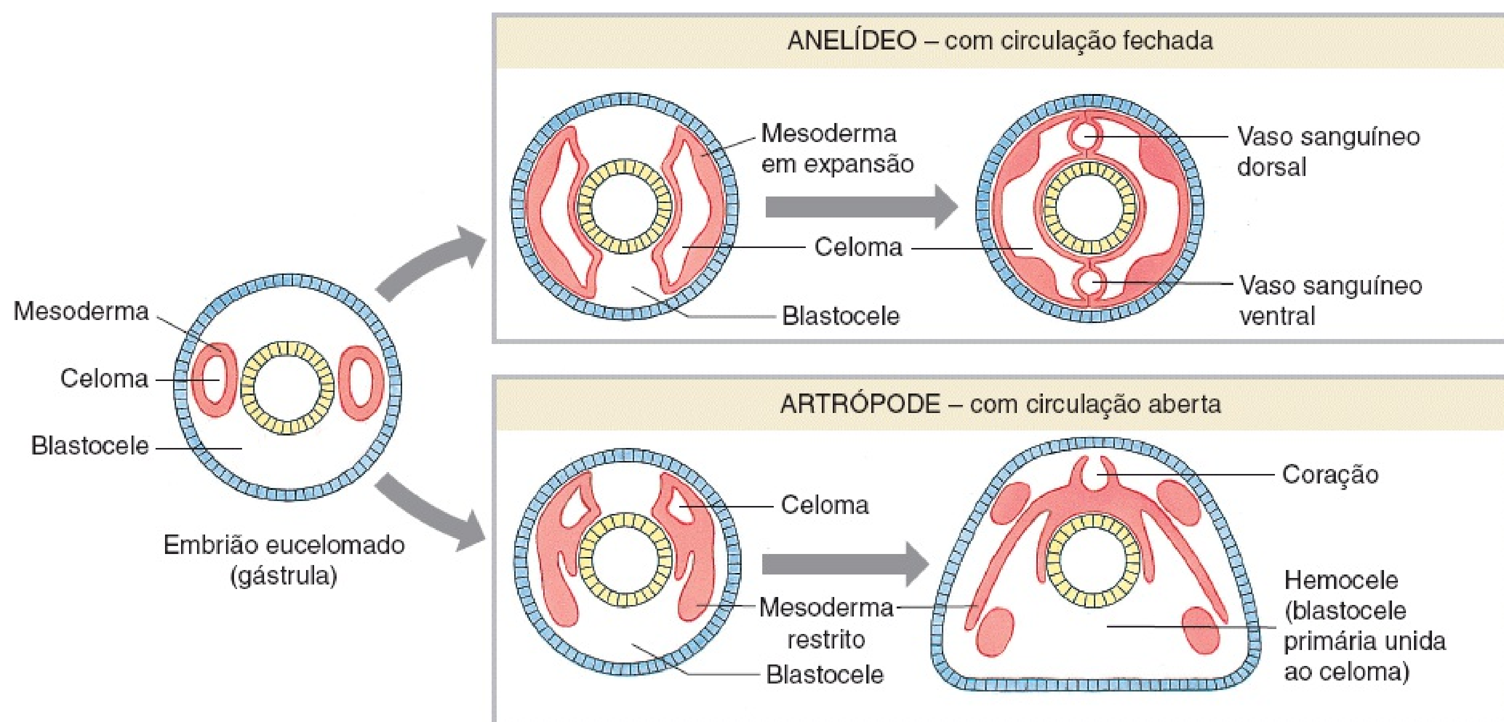


Figura 31.8 Diagramas mostrando como se desenvolvem os sistemas circulatórios aberto e fechado. A principal cavidade do corpo dos artrópodes é a hemocele, a qual é formada pela fusão da blastocele primária com o celoma.

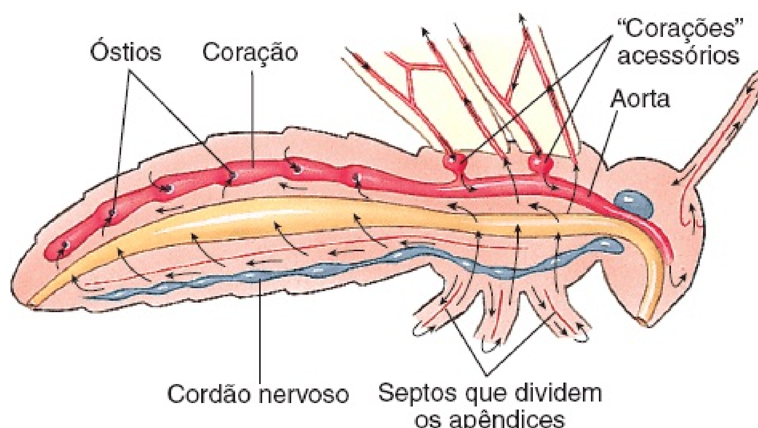


Figura 31.9 Sistema circulatório de um inseto. Embora o sistema circulatório seja aberto, o sangue é direcionado através dos apêndices em canais formados por septos longitudinais. As setas indicam a direção da circulação.

Nos animais com sistema circulatório fechado (a maioria dos anelídeos, moluscos cefalópodes e todos os vertebrados), o celoma aumenta de tamanho durante o desenvolvimento embrionário, obliterando a blastocele e formando uma cavidade corporal secundária (diagramas superiores na Figura 31.8). Um sistema de vasos sanguíneos continuamente conectados desenvolve-se no mesoderma. Os sistemas fechados têm certas características em comum. Um **coração** bombeia o sangue para as **artérias**, que se ramificam e se estreitam formando as **arteríolas**, e, depois, em um vasto sistema de **capilares**, que fazem interface com as células dos tecidos do corpo. O sangue que sai dos capilares flui para dentro de **vênulas** e, depois, para **veias** que devolvem o sangue para o coração. As paredes dos capilares são finas (com a espessura de apenas uma célula), permitindo a transferência rápida de substâncias entre o sangue e os tecidos. Os sistemas fechados são mais apropriados para animais grandes e ativos porque o sangue movimenta-se rapidamente para os tecidos mais ativos. Além disso, o fluxo para os vários órgãos pode ser reajustado para se adequar às diferentes necessidades através da variação no diâmetro dos vasos sanguíneos.

Como as pressões sanguíneas são muito maiores nos sistemas fechados em relação aos sistemas abertos, o fluido movimenta-se constantemente através das paredes dos capilares para os espaços do tecido circundante. A maior parte desse fluido é conduzida de volta para dentro dos capilares por osmose (ver adiante). O restante é recuperado por um **sistema linfático** (mais adiante), o qual evoluiu separadamente, porém em conjunto com o sistema de alta pressão dos vertebrados.

Organização dos sistemas circulatórios dos vertebrados

Nos vertebrados, as principais diferenças no sistema vascular sanguíneo envolvem a separação gradual do coração em duas bombas separadas conforme os vertebrados evoluíram da vida aquática, com respiração branquial, para a vida completamente terrestre, com respiração pulmonar. Essas mudanças são mostradas na Figura 31.10, que compara a circulação de peixes, anfíbios e mamíferos.

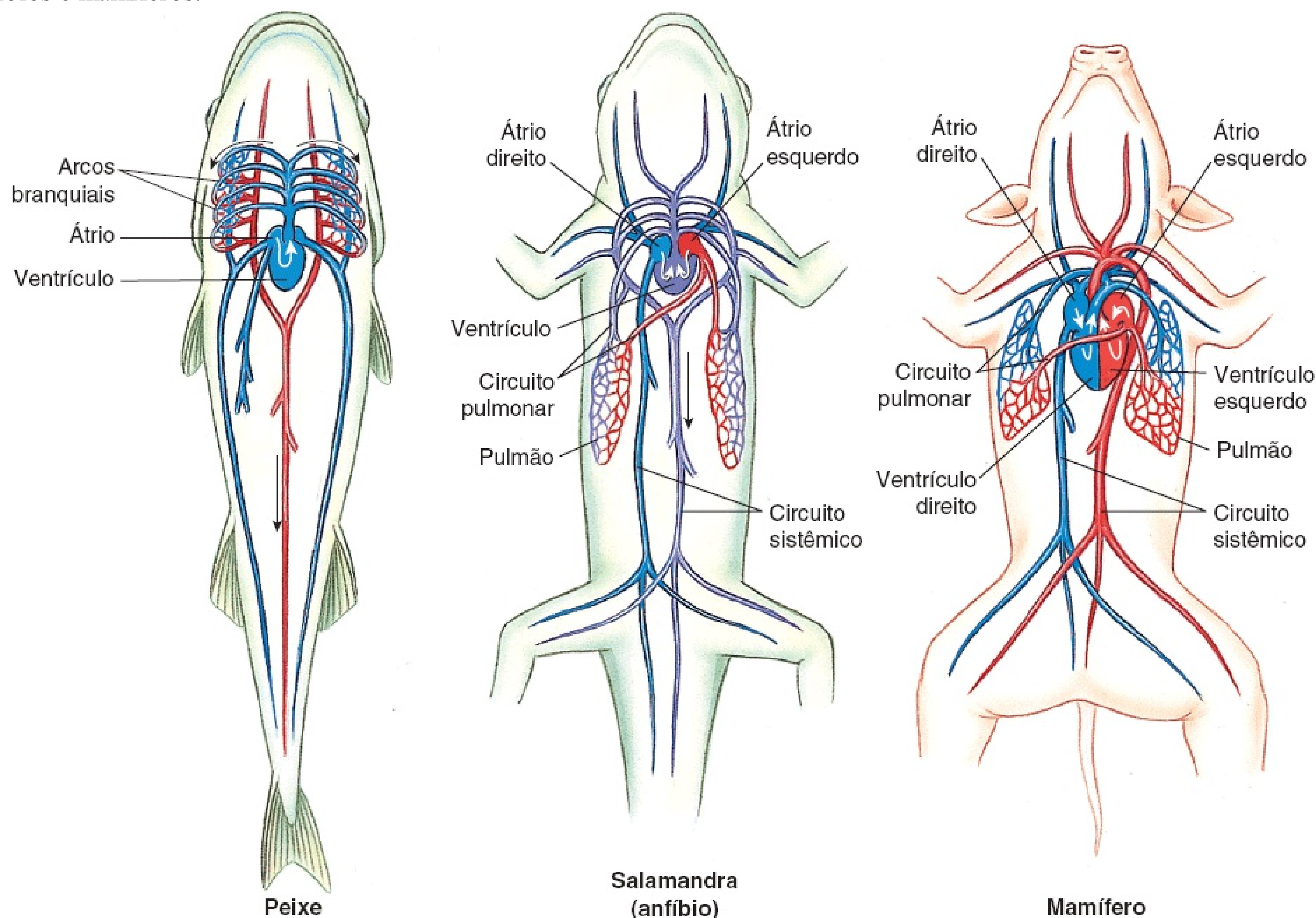


Figura 31.10 Sistemas circulatórios de peixe, anfíbio e mamífero, mostrando a evolução da separação dos circuitos sistêmico e pulmonar nos vertebrados com respiração pulmonar.

O coração dos peixes contém duas câmaras principais em série, um **átrio** e um **ventrículo**. O átrio é precedido por uma câmara dilatada, o **seio venoso**, o qual recolhe o sangue do sistema venoso e assegura uma transferência suave do sangue para o coração. Os elasmobrânquios têm uma quarta câmara, o **cone arterial**, o qual atenua as oscilações da pressão sanguínea antes de o sangue fluir para dentro dos delicados capilares sanguíneos. Os peixes teleósteos têm um **bulbo arterial** que desempenha a mesma função (ver Figura 24.15). O sangue faz um circuito único através do sistema vascular do peixe: ele é bombeado do coração para as brânquias, onde é oxigenado; depois flui para a aorta dorsal, para ser distribuído para os órgãos do corpo; e finalmente retorna para o coração através de veias. Nesse circuito, o coração tem de fornecer pressão suficiente para empurrar o sangue através de dois sistemas consecutivos de capilares: primeiro, o das brânquias e, depois, o do restante do corpo. A principal desvantagem do sistema de circuito único é que os capilares das brânquias oferecem tanta resistência ao fluxo sanguíneo que a pressão sanguínea para os tecidos do corpo fica muito reduzida.

Com a evolução dos pulmões em vez de brânquias entre o coração e a aorta, os vertebrados desenvolveram uma **circulação dupla** de alta pressão: um **circuito sistêmico**, que proporciona sangue oxigenado para as redes capilares dos órgãos do corpo; e um **circuito pulmonar**, que serve os pulmões. O início dessa importante mudança evolutiva provavelmente se assemelha com a condição vista nos peixes pulmonados e anfíbios. Nos anfíbios modernos (rãs, sapos, salamandras), o átrio é completamente separado em dois por uma divisão (Figura 31.11). O átrio direito recebe sangue venoso do corpo, além de sangue oxigenado da pele, enquanto o átrio esquerdo recebe sangue oxigenado dos pulmões. O ventrículo não é dividido, mas o sangue arterial e o sangue venoso permanecem, em grande parte, separados devido à dobra espiral do cone arterial, o

arranjo de septos ou dobras em vasos que deixam o coração (Figura 31.11), e diferentes pressões sanguíneas nos vasos. Um septo divide parcialmente o ventrículo na maioria dos répteis, e é completo nos crocodilianos, aves e mamíferos (Figuras 31.10 e 31.12). Os circuitos sistêmico e pulmonar agora são circulações separadas, cada qual servido por uma das metades de um coração duplo (Figuras 31.10 e 31.12).

Coração dos mamíferos

O coração dos mamíferos, com quatro câmaras (Figura 31.12) é um órgão muscular localizado no tórax e revestido por um saco fibroso resistente, o **pericárdio**. O sangue que volta dos pulmões flui através das **veias pulmonares** e é armazenado no **átrio esquerdo**, passa para o **ventrículo esquerdo** e é bombeado para a circulação do corpo (sistêmica) através da **aorta**. O sangue que volta do corpo flui através das **veias cavas inferior** (posterior) e **superior** (anterior) para o **átrio direito**, e passa para o **ventrículo direito**, que o bombeia para os pulmões através das **artérias pulmonares**. O refluxo do sangue de volta para o coração é evitado por dois conjuntos de válvulas, formadas como extensões da parede interna do coração, que se abrem e se fecham passivamente em resposta às diferenças de pressão entre as câmaras do coração. A **válvula atrioventricular esquerda** (bicúspide) e a **válvula atrioventricular direita** (tricúspide) separam as cavidades do átrio e ventrículo em cada uma das metades do coração. Nos locais em que as grandes artérias saem do coração, a **pulmonar** do ventrículo direito e a **aorta** do ventrículo esquerdo, as **válvulas semilunares** impedem o refluxo do sangue dessas artérias para os ventrículos.

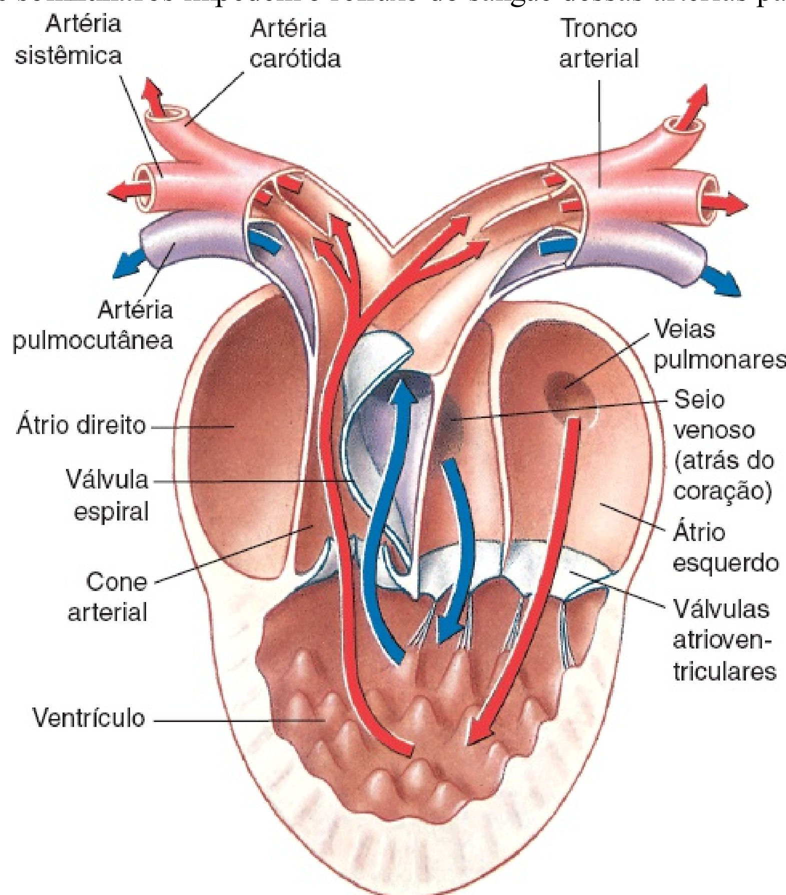


Figura 31.11 O percurso do sangue através do coração de uma rã. Os átrios são completamente separados e a dobra espiral no cone arterial ajuda a direcionar o sangue para os pulmões e para a circulação sistêmica.

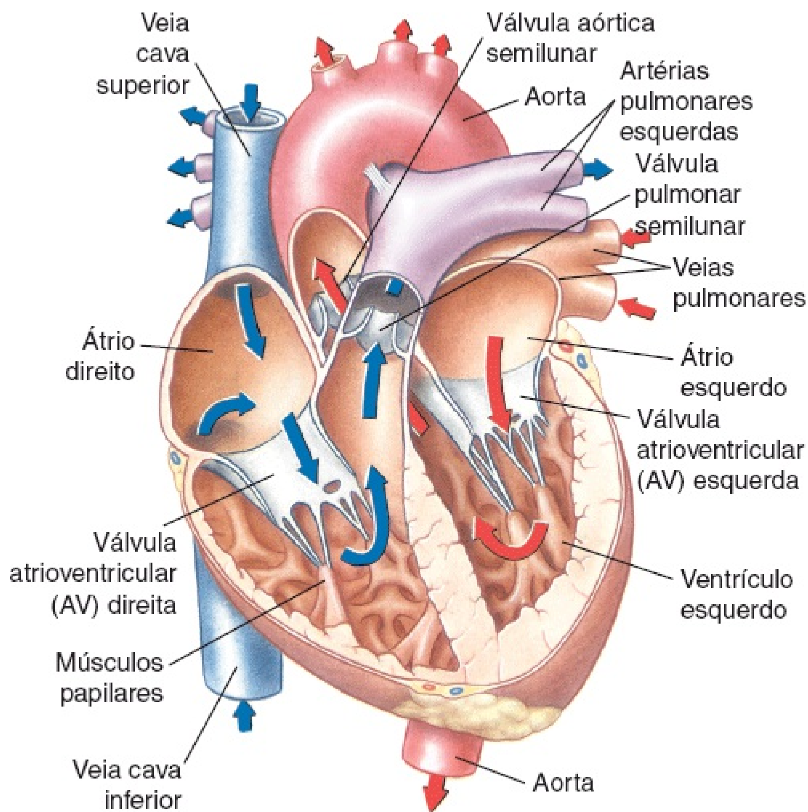
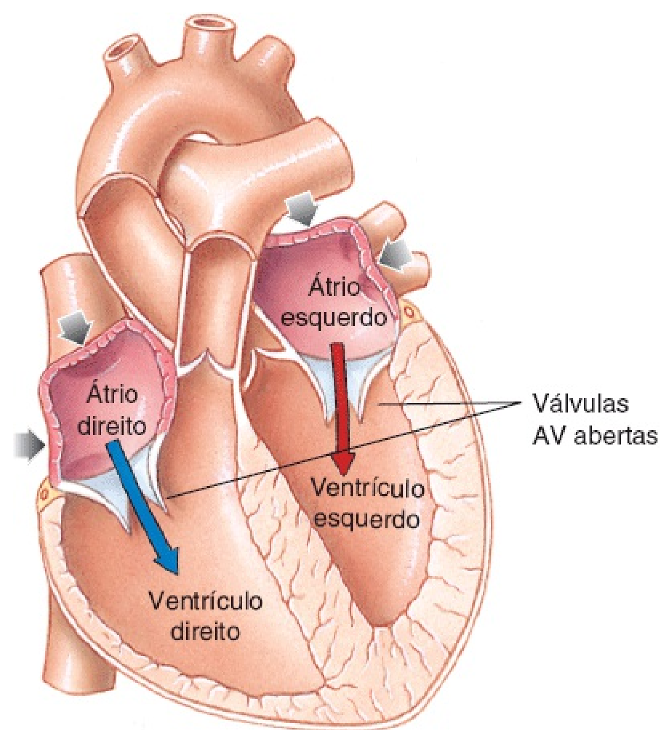


Figura 31.12 Coração humano. O sangue não oxigenado entra pelo lado direito do coração e é bombeado para os pulmões. O sangue oxigenado que volta dos pulmões entra no lado esquerdo do coração e é bombeado para o corpo. A parede ventricular direita é mais fina do que aquela do ventrículo esquerdo, resultado da menor força muscular para bombear o sangue para estruturas tão próximas como os pulmões.

A contração é chamada **sístole** e o relaxamento **diástole** (Figura 31.13). Quando os átrios se contraem (sístole atrial), os ventrículos relaxam (diástole ventricular) e se enchem com sangue. A sístole ventricular é acompanhada pelo enchimento atrial durante a diástole atrial. A taxa de contrações ou batimentos cardíacos depende da idade, sexo e, especialmente, exercícios. O exercício pode aumentar o **débito cardíaco** (volume de sangue que flui de cada ventrículo por minuto) em mais de 5 vezes devido ao aumento tanto na **frequência cardíaca** quanto no **volume sistólico** (volume de sangue que flui de cada ventrículo por batimento). Entre os vertebrados, as frequências cardíacas variam com o nível de metabolismo e tamanho corporal. O bacalhau, ectotérmico, tem uma frequência cardíaca de aproximadamente 30 batidas/min; os coelhos, endotérmicos com aproximadamente o mesmo peso, cerca de 200 bpm. Os animais pequenos têm frequências cardíacas mais altas do que os grandes, refletindo o aumento na taxa metabólica que ocorre com uma diminuição no tamanho do corpo (Capítulo 28). Por exemplo, a frequência cardíaca de um elefante é de 25 bpm, de um humano 70 bpm, de um gato 125 bpm e de um rato 400 bpm; no minúsculo musaranho, o menor dos mamíferos com apenas 4 g, a frequência cardíaca aproxima-se de 800 bpm.



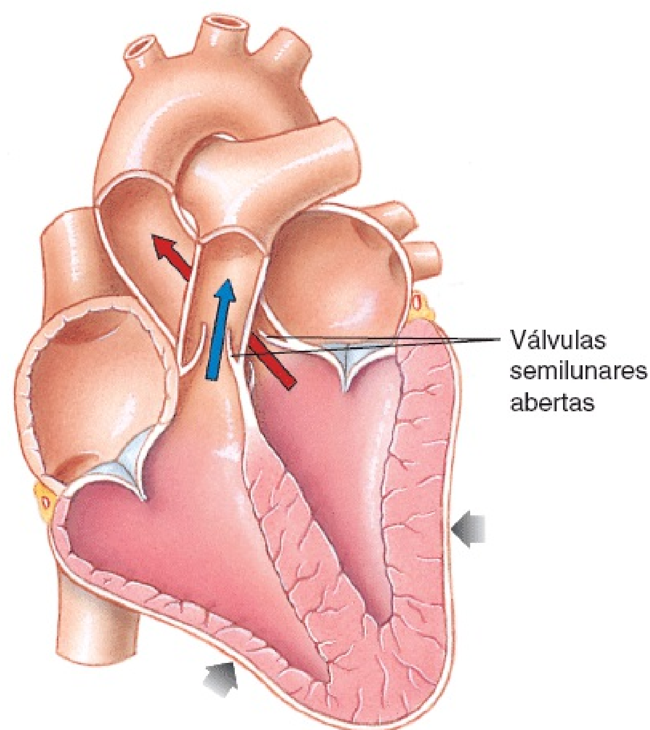


Figura 31.13 Coração humano em sístole e diástole.

Excitação e controle do coração

O coração dos vertebrados é uma bomba muscular composta de **músculo cardíaco**. O músculo cardíaco lembra o músculo esquelético – ambos são tipos de músculos estriados –, porém as células cardíacas são ramificadas e unidas nas extremidades por um complexo de conexões (discos intercalares), formando uma rede ramificada (ver Figura 29.13, Capítulo 29). Ao contrário do músculo esquelético, o músculo cardíaco dos vertebrados não depende da atividade nervosa para iniciar uma contração. Em vez disso, as contrações regulares são estabelecidas por células especializadas do músculo cardíaco, chamadas **células marca-passo**. No coração dos répteis, aves ou mamíferos, o marca-passo está no **nó sinoatrial (SA)**, um vestígio do ancestral seio venoso encontrado nos peixes e anfíbios (Figura 31.11). A atividade elétrica iniciada no marca-passo espalha-se pela musculatura dos dois átrios e, então, após um breve retardo, para o marca-passo secundário, o nó atrioventricular, na

parte superior dos ventrículos. Nesse ponto, a atividade elétrica é conduzida rapidamente através do **feixe de His** e dos feixes que se ramificam para a esquerda e direita até o ápice do ventrículo, e depois continua através de fibras especializadas (**fibras de Purkinje**) para o ápice ou "topo" dos ventrículos (Figura 31.14). A estimulação e a contração das células do músculo cardíaco começam nas células cardíacas no ápice dos ventrículos e se propagam para cima para impulsionar o sangue da maneira mais eficiente; ele também assegura que ambos os ventrículos se contraiam simultaneamente e com um atraso suficiente para permitir que os átrios se encham antes que a atividade elétrica se inicie novamente no nó SA. As especializações estruturais nas fibras de Purkinje, como discos intercalares bem desenvolvidos (ver Figura 29.13, Capítulo 29), e numerosas junções comunicantes facilitam a rápida condução através dessas fibras.

O **centro cardíaco**, localizado no bulbo (*medulla oblongata*), proporciona um controle externo para o coração (Capítulo 33). Ele se conecta ao coração através de dois conjuntos de nervos, o nervo **vago** parassimpático, o qual exerce uma ação de diminuir a frequência cardíaca quando ativado pelo encéfalo, e os nervos simpáticos, que aumentam a frequência cardíaca quando ativados. Ambos os conjuntos de nervos terminam no nó SA, regulando, assim, a taxa do marca-passo.

O centro cardíaco, por sua vez, recebe informação sensorial sobre diversos estímulos. Os receptores de pressão (sensíveis à pressão sanguínea) e receptores químicos (sensíveis principalmente ao dióxido de carbono e ao pH) ocorrem em pontos estratégicos no sistema vascular. O centro cardíaco utiliza essa informação para ajustar o batimento e o rendimento cardíaco em resposta à atividade ou mudanças na posição do corpo. Portanto, mecanismos de retroalimentação controlam o coração e mantêm sua atividade constantemente em sintonia com as necessidades do corpo.

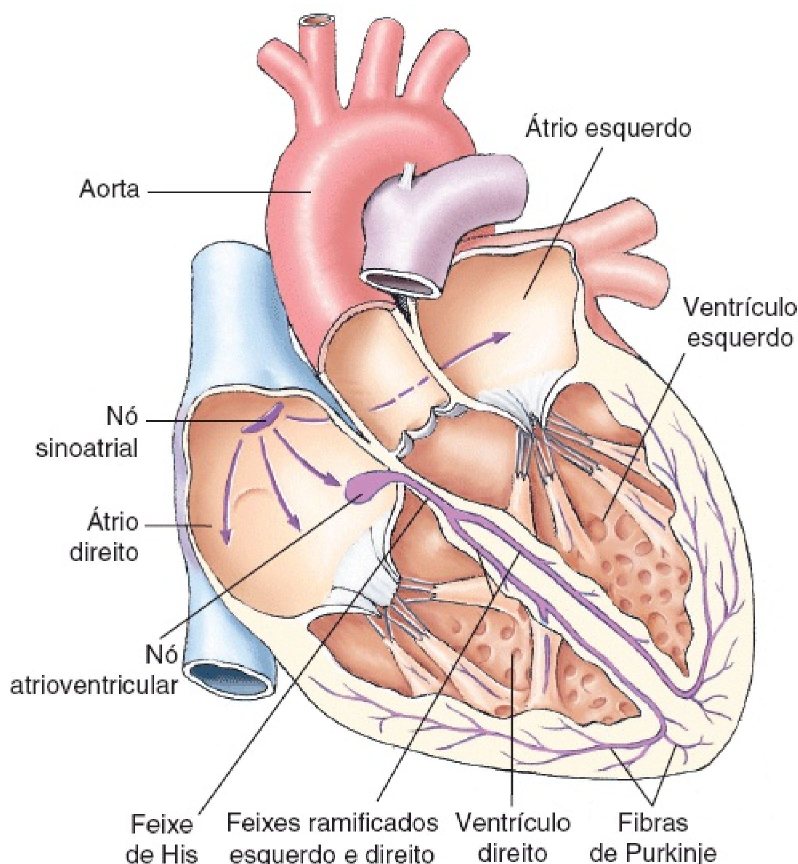


Figura 31.14 Mecanismos que controlam o batimento cardíaco. As setas indicam a propagação da excitação a partir do nó sinoatrial, através dos átrios, para o nó atrioventricular. A onda de excitação é, então, conduzida muito rapidamente para a musculatura ventricular através de feixes condutores especializados e pelo sistema das fibras de Purkinje.

Como os batimentos cardíacos são iniciados em células musculares especializadas, o coração dos vertebrados, juntamente com o coração de moluscos e vários outros invertebrados, é chamado de coração **miogênico** ("origem muscular"). Embora o sistema nervoso realmente altere a atividade do marca-passo, variando a frequência cardíaca, um coração miogênico bate espontânea e involuntariamente, mesmo se for removido completamente do corpo. Um coração isolado de tartaruga ou de rã bate durante horas, se colocado em uma solução balanceada de sais. A atividade miogênica de um coração humano permite que transplantes de coração sejam feitos com sucesso mesmo se o coração tiver sido removido do corpo há

várias horas, especialmente se a atividade cardíaca tiver sido diminuída por resfriamento. Alguns invertebrados, como crustáceos decápodes, por exemplo, têm corações **neurogênicos** ("origem nervosa"). Nesses corações, um gânglio cardíaco (grupo de corpos de células nervosas) localizados no coração atua como um marca-passo. Se esse gânglio for separado do coração, ele para de bater, embora o próprio gânglio continue ritmicamente ativo.

Circulação coronária

Não é de surpreender que um órgão tão ativo como o coração necessite de um generoso suprimento particular de sangue. O coração de pequenos peixes e rãs é pequeno, e o músculo é tão extensamente ocupado por canais, constituídos por espaços entre as fibras musculares, que a própria ação de bombeamento do coração proporciona sangue oxigenado suficiente para o músculo. Nos peixes e rãs maiores, bem como nos répteis, aves e mamíferos, entretanto, o maior tamanho do coração e a espessura do músculo cardíaco requerem que o coração tenha seu próprio suprimento vascular: a **circulação coronária**. As artérias coronárias são os primeiros ramos da aorta. Elas se dividem formando as artérias coronárias direita e esquerda, as quais alimentam uma extensa rede capilar que envolve as fibras musculares e fornece oxigênio e nutrientes. O músculo cardíaco tem uma demanda de oxigênio extremamente alta. Mesmo durante o repouso, o coração retira 70% do oxigênio do sangue, ao contrário da maioria dos demais tecidos do corpo, que retiram apenas cerca de 25%. Portanto, um aumento no nível de atividade do coração precisa ser acompanhado por um aumento maciço no fluxo sanguíneo coronário – do nível em repouso para até 9 vezes durante um exercício vigoroso. Qualquer redução na circulação coronária devido a um bloqueio parcial ou total (doenças arteriocoronárias) pode resultar em um ataque cardíaco (infarto do miocárdio), no qual as células cardíacas morrem devido à falta de oxigênio.

A doença arteriocoronária (CAD, do inglês *coronary artery disease*) é atualmente a primeira causa de morte nos EUA. Os fatores de risco podem ser divididos em fatores que não podem ser modificados e aqueles que podem ser modificados. Os fatores de risco que não podem ser modificados incluem um histórico familiar de doenças cardíacas, ser homem, ser mulher na pós-menopausa e ter mais de 45 anos. Os fatores de risco que podem ser modificados incluem o tabagismo, altos níveis de colesterol, pressão sanguínea alta, diabetes não controlado, estar com sobrepeso ou obeso, estresse, dietas ricas em gorduras saturadas e colesterol, e um estilo de vida sedentário. A redução dos fatores de risco modificáveis pode reduzir significativamente o risco de doenças coronárias.

Artérias

Todos os vasos que saem do coração são chamados de artérias, quer transportem sangue oxigenado (aorta), quer não oxigenado (artéria pulmonar). Para suportar as altas pressões dos batimentos geradas durante a sístole ventricular, as grandes artérias mais próximas do coração (**artérias elásticas**) são revestidas com camadas espessas de fibras elásticas, pouca musculatura lisa (Capítulo 9), e tecido conjuntivo resistente não elástico (Figura 31.15). A elasticidade dessas artérias permite que elas se estiquem conforme a onda de sangue deixa o coração durante a sístole ventricular e depois se encolham, comprimindo a coluna de fluido durante a diástole ventricular. Essa elasticidade mantém a alta pressão sanguínea, gerada por cada batimento cardíaco, e o sangue movimenta-se sempre para frente, devido às válvulas semilunares presentes nas aberturas dessas artérias impedindo o fluxo reverso (Figura 31.12). Portanto, a pressão arterial normal nos seres humanos varia apenas entre 120 mmHg (sístole) e 80 mmHg (diástole) (normalmente expresso como 120/80), em vez de cair a zero durante a diástole, como esperaríamos em um sistema fluido com uma bomba intermitente. As artérias que se encontram mais longe do coração têm mais músculos lisos e menos fibras elásticas. Essas artérias, chamadas de **artérias musculares**, podem aumentar ou diminuir seu diâmetro, o que atenua a alta pressão associada ao batimento e às oscilações do fluxo antes que o sangue chegue aos órgãos do corpo.

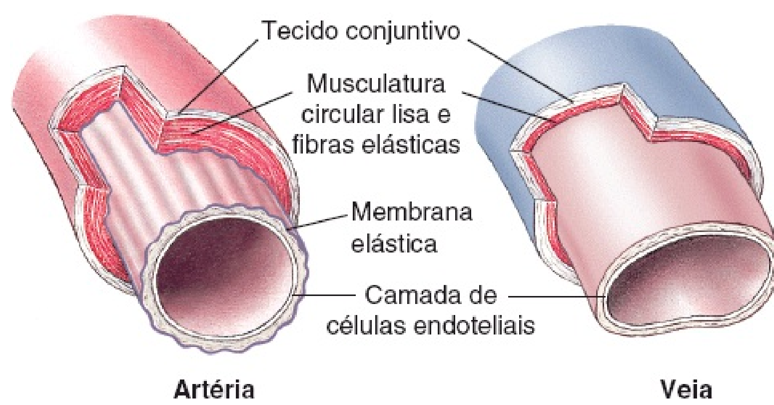


Figura 31.15 Artéria e veia, mostrando as camadas de tecido. Note a maior espessura da camada muscular na artéria. Essa camada tem mais fibras elásticas nas artérias elásticas e mais músculo liso nas artérias musculares.

A *arteriosclerose* é a condição de espessamento e perda da elasticidade nas artérias. Quando a arteriosclerose é caracterizada por depósitos lipídicos de colesterol nas paredes das artérias, a condição é conhecida como aterosclerose. A inflamação precede o acúmulo de gordura nas artérias. Irregularidades nas paredes dos vasos sanguíneos frequentemente fazem com que o sangue coagule ao seu redor, formando um trombo. Quando um fragmento do trombo destaca-se e é carregado pelo sangue, alojando-se em outro local, ele se torna um êmbolo. Se o êmbolo bloquear uma das artérias coronárias, a pessoa vai sofrer um ataque cardíaco ("coronário"). A região do músculo cardíaco suprida pelo ramo bloqueado da artéria coronária torna-se anóxica. Se a pessoa sobreviver, as células musculares mortas serão substituídas por tecido de cicatrização. Um trombo também pode se formar dentro de uma artéria coronária, e essa é a causa mais comum de ataques cardíacos.

À medida que as artérias ramificam-se e estreitam-se, formando as **arteríolas**, as paredes são compostas principalmente por apenas uma ou duas camadas de músculo liso ao redor de uma camada epitelial (Figura 31.16). A contração desse músculo estreita as arteríolas e reduz o fluxo de sangue para alguns órgãos, enquanto o relaxamento simultâneo do músculo liso arteriolar aumenta o fluxo sanguíneo para outros órgãos, desviando o sangue para onde for mais necessário. O sangue precisa ser bombeado com uma pressão hidrostática suficiente para superar a resistência das estreitas passagens por onde ele tem de fluir. Consequentemente, animais maiores tendem a apresentar pressões sanguíneas mais elevadas do que os menores.

A pressão sanguínea foi medida pela primeira vez em 1733 por Stephan Hales, um clérigo inglês com criatividade e curiosidade incomuns. Ele amarrou sua égua, a qual deveria "ser sacrificada por não mais prestar-se ao trabalho" pelo dorso e expôs a artéria femoral. Ele passou uma cânula na artéria com um tubo de latão conectado a um longo tubo de vidro, utilizando a traqueia de um ganso. A utilização da traqueia foi tanto criativa como prática; ela conferiu flexibilidade ao aparelho "para evitar as inconveniências que poderiam surgir caso a égua se debatesse". O sangue subiu por 8 pés (234,84 cm) no tubo de vidro, oscilando para cima e para baixo de acordo com os movimentos de sístole e diástole do coração. O peso da coluna de sangue de 8 pés era equivalente à pressão sanguínea. Atualmente, expressamos a pressão sanguínea como a altura de uma coluna de mercúrio (Hg), que é 13,6 vezes mais pesado do que a água. Os dados de Hales, expressos em milímetros de mercúrio, indicam que ele mediu uma pressão sanguínea de 180 a 200 mmHg, próxima da normal para um cavalo.

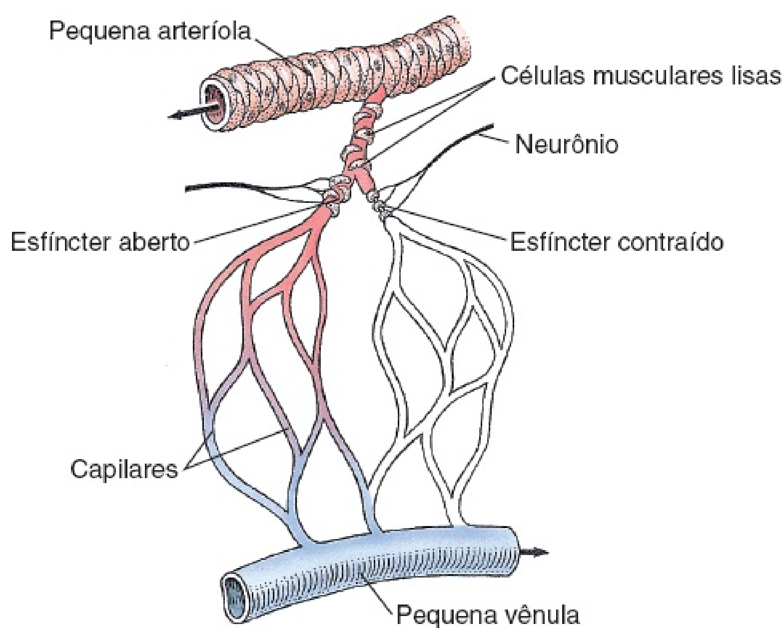


Figura 31.16 Rede capilar. Esfíncteres pré-capilares (músculos lisos que circundam uma abertura) controlam o fluxo de sangue através dos capilares.

Hoje, a pressão sanguínea é medida nos humanos com um instrumento chamado de **esfigmomanômetro**. Uma braçadeira é inflada com ar no antebraço até atingir uma pressão suficiente para fechar as artérias do braço. Mantendo um estetoscópio sobre a artéria braquial (na curva do cotovelo) e liberando vagarosamente o ar da braçadeira, podemos ouvir os primeiros esguichos de sangue passando através da artéria à medida que ela se abre ligeiramente. Isso equivale à pressão sistólica. Conforme a pressão na braçadeira diminui, o som turbulento acaba por desaparecer à medida que o sangue flui suavemente pela artéria. A pressão na qual o som desaparece equivale à pressão diastólica. Os esfigmomanômetros digitais atualmente são mais comumente utilizados.

Capilares

O italiano Marcello Malpighi foi o primeiro a descrever os capilares em 1661, confirmando, assim, a existência das diminutas ligações entre os sistemas arterial e venoso que Harvey sabia que deveriam existir, mas não conseguia ver. Malpighi estudou os capilares do pulmão de uma rã viva, o que ainda é uma das preparações mais simples e vívidas para a demonstração do fluxo sanguíneo capilar.

Os capilares estão presentes em grande número, formando extensas redes em quase todos os tecidos (Figura 31.16). Nos músculos existem mais de 2.000 por mm^2, mas não permanecem abertos ao mesmo tempo. Na verdade, talvez menos de 1% deles ficam abertos no músculo esquelético em repouso. Porém, quando o músculo está ativo, todos os capilares podem se abrir para trazer oxigênio e nutrientes para as fibras musculares em atividade e para levar os resíduos metabólicos.

Os capilares são extremamente estreitos, com cerca de 8 μm de diâmetro, em média, nos mamíferos, o que é apenas um pouco mais largo do que os glóbulos vermelhos que devem passar por eles. Suas paredes são formadas por uma única camada de finas células **endoteliais**, mantidas unidas por uma delicada membrana basal e poucas fibras de tecido conjuntivo.

Trocas capilares

Os capilares são bastante permeáveis a íons pequenos, nutrientes e água. A pressão sanguínea no interior de um capilar tende a forçar os fluidos através de ou entre as células endoteliais para dentro do espaço intersticial circundante (ver anteriormente). O fluido pode passar entre as células endoteliais através de fendas preenchidas por água (aproximadamente 4 nm de largura) ou através das células endoteliais em vesículas de pinocitose (Capítulo 3) que transportam substâncias de um lado para o outro da célula epitelial. As substâncias solúveis em lipídios podem se difundir facilmente através das membranas plasmáticas das células endoteliais para dentro do fluido intersticial. As moléculas maiores no sangue, como as proteínas plasmáticas, contribuem para a pressão osmótica coloidal do sangue. Como essas proteínas não podem passar através das fendas das células endoteliais, um filtrado praticamente sem proteínas é forçado para fora. Esse movimento do fluido é importante na irrigação do espaço intersticial, abastecendo as células dos tecidos com oxigênio, glicose, aminoácidos e outros nutrientes. Para que as trocas realizadas nos capilares sejam efetivas, os fluidos que deixam os capilares precisam entrar

novamente na circulação em algum ponto e trazer com eles os resíduos metabólicos celulares. Caso contrário, o fluido irá acumular-se rapidamente nos espaços teciduais, causando inchaço ou edema. O delicado equilíbrio das trocas de fluidos através das paredes dos capilares é alcançado por duas forças opostas: a pressão hidrostática (do sangue) e a pressão osmótica coloidal (Figura 31.17).

Em um capilar, a pressão osmótica que força as moléculas de água e solutos através das fendas das células endoteliais dos capilares é maior na extremidade onde o capilar se une a uma arteríola e diminui ao longo de sua extensão conforme a pressão sanguínea cai (Figura 31.17). Em oposição à pressão hidrostática do sangue há uma pressão osmótica (Capítulo 3) criada pelas proteínas que não podem passar através das fendas das células endoteliais. Essa pressão osmótica coloidal, com cerca de 25 mmHg no plasma dos mamíferos, tende a puxar a água de volta do fluido tecidual para o interior dos capilares. O resultado dessas duas forças opostas é que a água e os solutos tendem a ser filtrados para fora da extremidade do capilar próximo à arteríola, onde a pressão hidrostática excede a pressão osmótica coloidal, e a ser reconduzidos para seu interior na extremidade venosa, onde a pressão osmótica coloidal excede a pressão hidrostática.

A quantidade de fluido filtrado através das células endoteliais dos capilares flutua muito entre os diferentes capilares. Normalmente, o efluxo excede o influxo, e o excesso de fluido permanece nos espaços intersticiais entre as células. Esse excesso é recolhido e removido pelos **capilares linfáticos** do **sistema linfático** e, no fim, esse fluido, denominado **linfa**, retorna ao sistema circulatório através dos vasos linfáticos maiores.

Veias

As vênulas e veias para as quais o sangue dos capilares se dirige na sua viagem de volta para o coração têm paredes mais finas, menos elásticas e de diâmetro consideravelmente maior do que as artérias e arteríolas correspondentes (ver Figura 31.15). A pressão sanguínea no sistema venoso é baixa, variando de aproximadamente 10 mmHg, onde os capilares drenam para as vênulas, até quase zero no átrio direito. Como a pressão sanguínea é tão baixa, o retorno venoso precisa ser auxiliado por válvulas nas veias, por músculos esqueléticos corporais que circundam as veias, pela sucção criada durante a diástole do coração e pela ação rítmica dos pulmões durante a respiração. Sem esses mecanismos, o sangue poderia acumular-se nas extremidades inferiores de um animal parado em pé. As veias que trazem o sangue desde as extremidades até o coração contêm válvulas que dividem a longa coluna de sangue em segmentos. As válvulas são formadas como dobras internas da camada de células endoteliais subjacente ao tecido conjuntivo. Quando os músculos esqueléticos se contraem, mesmo quando em uma atividade leve, as veias são comprimidas e o sangue dentro delas se move em direção ao coração porque as válvulas presentes dentro das veias evitam que o sangue flua para trás. O risco bem conhecido de desmaios, quando alguém fica em pé em uma posição rígida em dias quentes, normalmente pode ser evitado contraindo-se deliberadamente a musculatura das pernas. A pressão negativa no tórax, criada pelos movimentos de inspiração dos pulmões e pela sístole ventricular, também acelera o retorno venoso devido à sucção do sangue para o coração pela grande veia cava.

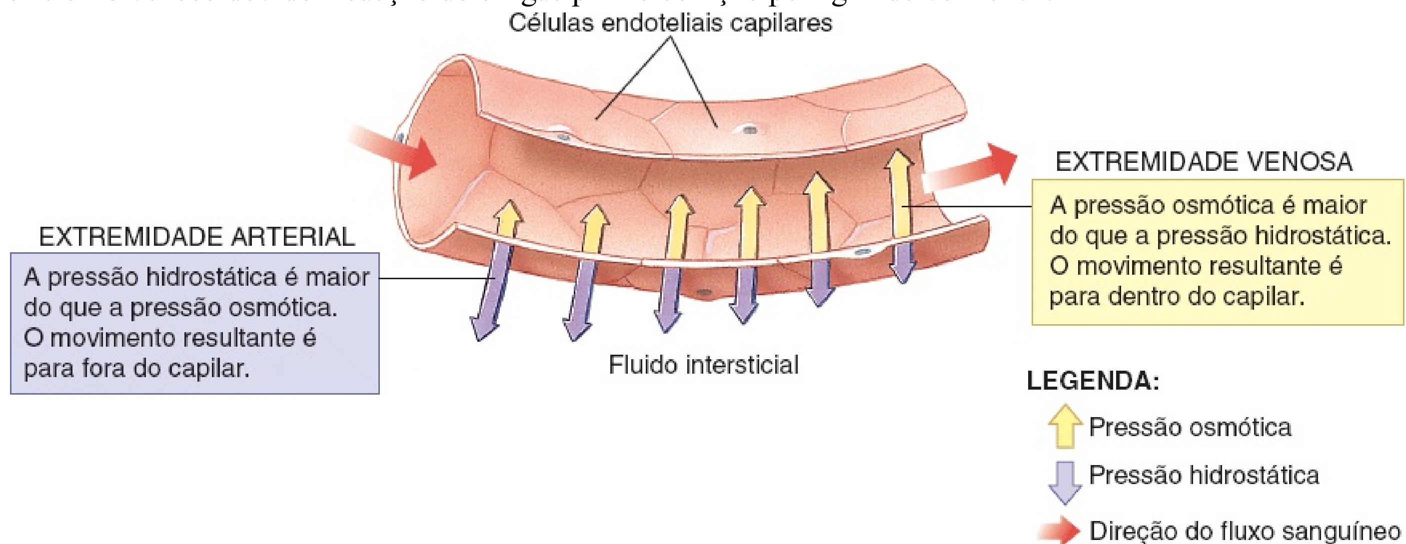


Figura 31.17 Movimento dos fluidos através das fendas das células endoteliais de um capilar. Na extremidade arterial do capilar, a pressão hidrostática (do sangue) excede a pressão osmótica coloidal, para a qual contribuem as proteínas plasmáticas, e um filtrado do plasma é forçado para fora do capilar. Na extremidade venosa, a

pressão osmótica coloidal excede a pressão hidrostática e o fluido é drenado para o interior do capilar. Desse modo, os nutrientes plasmáticos são carregados para o espaço intersticial de onde eles podem entrar nas células, e os resíduos metabólicos das células são transportados para o plasma e levados embora.

Sistema linfático

O sistema linfático dos vertebrados é uma rede extensa de vasos de paredes finas que surgem como capilares linfáticos em fundo cego na maioria dos tecidos do corpo. Eles se unem para formar uma estrutura arborescente de vasos linfáticos cada vez maiores, que finalmente drenam para o interior de veias na região inferior do pescoço (Figura 31.18). Uma função do sistema linfático é devolver ao sangue o excesso de fluido (linfa) filtrado através das células endoteliais dos capilares para os espaços intersticiais. Esse filtrado do fluido, chamado de linfa, é semelhante ao plasma, porém tem uma concentração muito menor de proteínas. As moléculas grandes, especialmente as gorduras absorvidas no intestino, também chegam ao sistema circulatório por meio do sistema linfático quando passam pelos ductos lácteos presentes nos vilos do intestino delgado (ver Capítulo 32 e Figura 32.13). A taxa do fluxo linfático é muito baixa, uma fração diminuta do fluxo sanguíneo, e os vasos linfáticos maiores possuem válvulas semelhantes em estrutura e função àqueles encontrados nas veias.

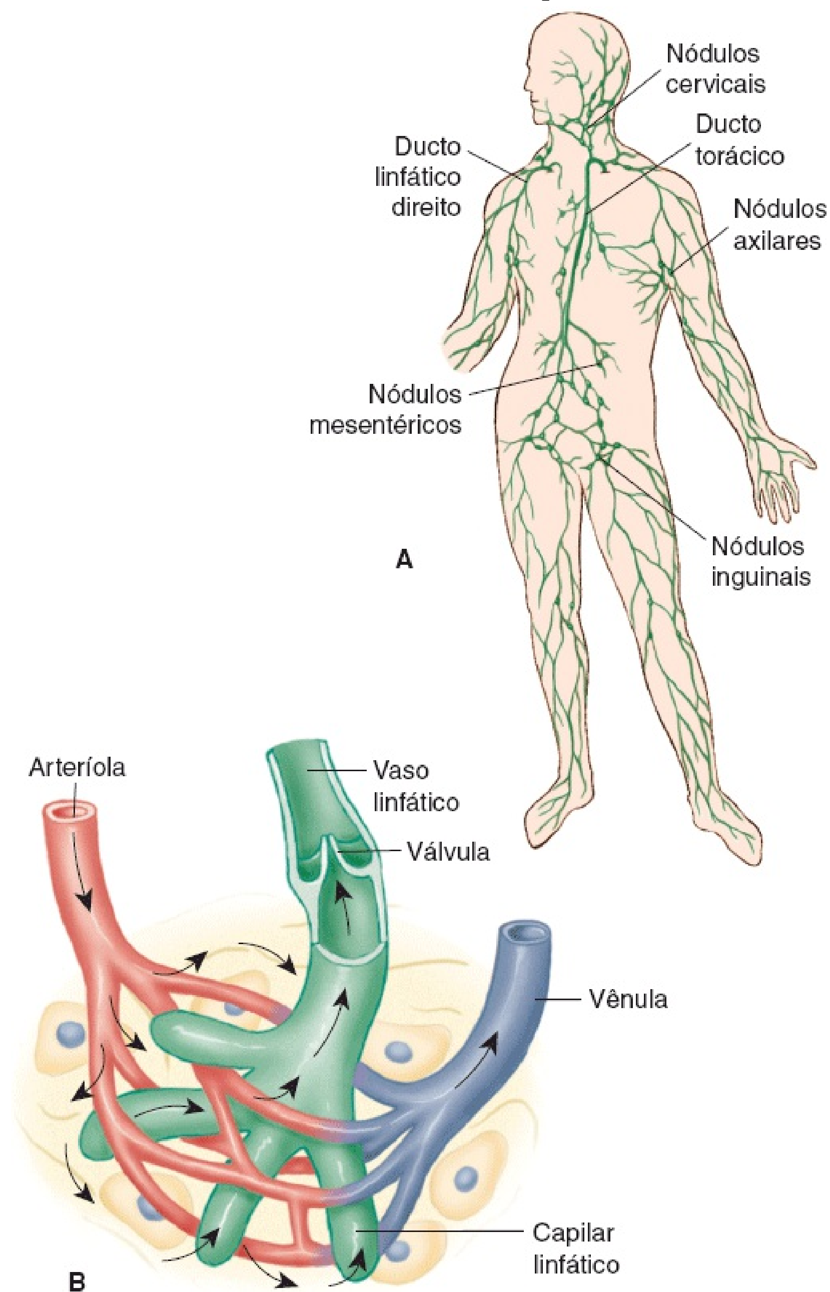


Figura 31.18 Sistema linfático humano, mostrando os vasos principais (**A**), e um detalhe da íntima associação entre os capilares sanguíneos e linfáticos (**B**).

O sistema linfático também desempenha um papel central nas defesas do corpo. Localizados a intervalos ao longo dos vasos linfáticos estão os **nódulos linfáticos** (Figura 31.18) que exercem diversas funções relacionadas com a defesa (ver

Capítulo 35). As células das glândulas linfáticas, como os macrófagos, removem partículas estranhas, especialmente bactérias, que, de outra forma, poderiam entrar na circulação geral. Elas também atuam (juntamente com a medula óssea e o timo) como centros de produção, manutenção e distribuição de linfócitos – componentes essenciais dos mecanismos de defesa do corpo.

RESPIRAÇÃO

A energia presente nos alimentos é liberada através de processos oxidativos, normalmente com o oxigênio molecular atuando como o receptor final de elétrons. Os fisiólogos distinguem dois processos respiratórios separados, porém inter-relacionados: a **respiração celular**, o processo oxidativo que ocorre dentro das células (Capítulo 4), e a **respiração externa**, a troca de oxigênio e dióxido de carbono entre o organismo e seu ambiente através de uma superfície respiratória. Nesta seção descrevemos a respiração externa e o transporte de gases das superfícies respiratórias para os tecidos do corpo.

Problemas da respiração aquática e aérea

O mecanismo de respiração externa de um animal é determinado, em grande parte, pela natureza de seu ambiente. As duas grandes arenas da evolução animal – a água e a terra – são muito diferentes quanto às suas características físicas. A diferença mais óbvia é que o ar contém muito mais oxigênio do que a água – pelo menos 20 vezes mais. Por exemplo, a água totalmente saturada de ar a 5°C contém aproximadamente 9 mℓ de oxigênio por litro (0,9%); em comparação, o ar contém 209 mℓ de oxigênio por litro (21%). A densidade e a viscosidade da água são aproximadamente 800 e 50 vezes maiores, respectivamente, do que aquelas do ar. Além disso, as moléculas de gás difundem-se 10.000 vezes mais rápido no ar do que na água. Essas diferenças significam que os animais aquáticos tiveram que evoluir mecanismos muito eficientes para retirar o oxigênio da água – ainda assim, peixes com brânquias altamente eficazes e mecanismos bombeadores podem gastar até 20% da sua energia apenas para extrair o oxigênio da água. Em comparação, o custo respiratório dos mamíferos é apenas 1 a 2% da energia produzida durante o metabolismo de repouso.

As superfícies respiratórias devem ser finas e mantidas umedecidas por um delgado filme de fluido para permitir a difusão dos gases através de uma fase líquida entre o ambiente e a circulação subjacente. Isso dificilmente é um problema para os animais aquáticos, uma vez que permanecem imersos na água, mas é um desafio para aqueles que respiram ar. Para manter as membranas respiratórias úmidas e protegidas contra ferimentos, os animais que respiram ar desenvolveram, em geral, invaginações da superfície do corpo e, depois, adicionaram mecanismos bombeadores de modo a movimentar o ar para dentro e para fora da região respiratória. O pulmão é o melhor exemplo de uma estrutura adaptada para a respiração em terra. Em geral, as **evaginações** da superfície do corpo, como as brânquias, são mais adequadas para a respiração aquática; as **invaginações**, como os pulmões e traqueias, são melhores para a respiração aérea.

Órgãos respiratórios

Troca gasosa por difusão direta

Os protozoários, esponjas, cnidários e muitos vermes respiram por difusão direta dos gases entre o organismo e o ambiente. Como mencionamos no começo deste capítulo, esse tipo de **respiração cutânea** não é adequado quando a massa celular excede, aproximadamente, 1 mm de diâmetro. Entretanto, aumentando muito a superfície do corpo em relação à sua massa, muitos animais multicelulares podem suprir parcial ou totalmente sua necessidade de oxigênio através de difusão direta. Os platelmintos ilustram essa estratégia.

A respiração cutânea, frequentemente, complementa a respiração branquial ou pulmonar em animais maiores, como os anfíbios e peixes. Uma enguia, por exemplo, pode trocar 60% do oxigênio e dióxido de carbono através da sua pele altamente vascularizada. Durante a hibernação de inverno, rãs e mesmo tartarugas trocam todos os gases respiratórios através de sua pele enquanto estão submersas em lagoas e riachos. A maioria das espécies de salamandras não apresenta pulmões. Algumas salamandras sem pulmões têm larvas com brânquias, e estas persistem nos adultos de algumas espécies (ver Figura 25.9), porém os adultos da maioria das espécies não têm nem pulmões nem brânquias.

Trocas gasosas através de tubos | Sistemas traqueais

Os insetos e alguns outros artrópodes terrestres (centopeias, diplópodes e algumas aranhas) têm um tipo altamente especializado de sistema respiratório, o qual, sob muitos aspectos, é o mais simples, direto e eficiente sistema respiratório de animais ativos. Ele consiste em um sistema ramificado de tubos (**traqueias**) que se estendem para todas as partes do corpo (Figura 31.19). As menores terminações desses canais são **traquéolas** preenchidas por fluido, com menos de 1 μm de

diâmetro, as quais terminam em associação íntima com as membranas plasmáticas das células. O ar entra e sai do sistema traqueal através de aberturas em forma de válvulas (**espiráculos**) que podem ser fechados para reduzir a perda de água. Um filtro também pode reduzir a entrada de água, sedimentos ou parasitos (ver Figura 21.18, Capítulo 21). Alguns insetos podem ventilar o sistema traqueal com movimentos do corpo; o familiar movimento telescópico do abdome das abelhas em dias quentes de verão é um exemplo. Ocorrem pigmentos respiratórios no sangue dos insetos; porém, como as células têm acesso direto ao exterior através do sistema traqueal, trazendo oxigênio para dentro e levando dióxido de carbono para fora, a respiração do inseto é independente de seu sistema circulatório. Consequentemente, o sangue dos insetos desempenha um papel secundário no transporte de oxigênio.

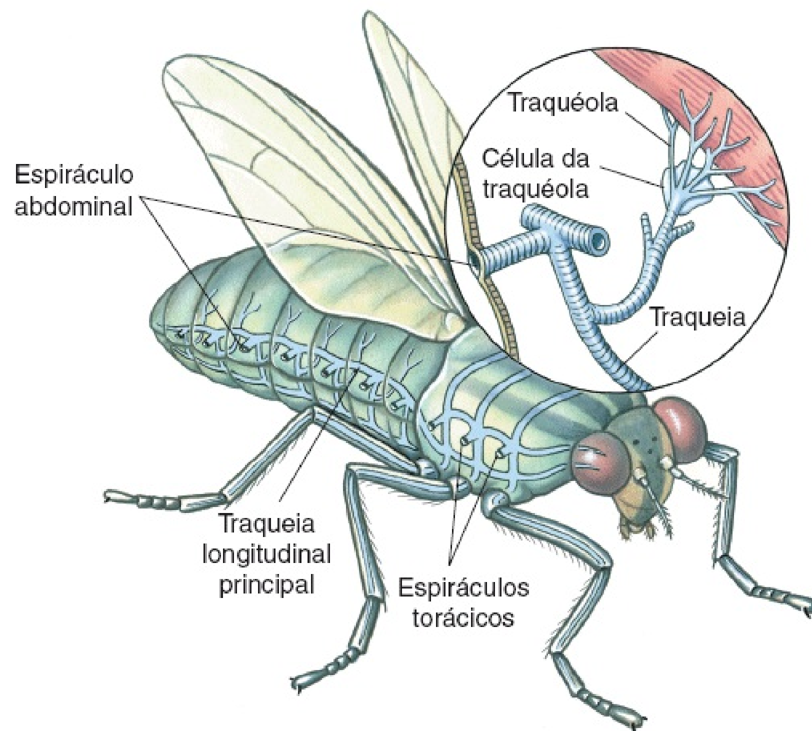


Figura 31.19 Sistema traqueal dos insetos. O ar entra através dos espiráculos e depois percorre as traqueias atingindo os tecidos através das traquéolas.

Trocas eficientes na água | Brânquias

Brânquias de vários tipos são estruturas respiratórias eficientes para a vida na água. As brânquias podem ser simples extensões **externas** da superfície do corpo, como as **papilas dérmicas** das estrelas-do-mar (Capítulo 22) ou os **tufos branquiais** (brânquias) dos vermes marinhos (Capítulo 17) e anfíbios aquáticos (Capítulo 25). O lobo dorsal de apêndices em forma de remo, chamados **parapódios**, também atua como uma superfície respiratória externa para alguns poliquetas marinhos cujos vasos sanguíneos ramificam-se pela superfície do parapódio para aumentar a troca gasosa (Capítulo 17). As **brânquias internas** dos peixes (Capítulo 24), moluscos (ver Figuras 16.5 e 16.17) e artrópodes são mais eficientes. As brânquias dos peixes e moluscos são estruturas filamentosas delgadas, ricamente irrigadas com vasos sanguíneos dispostos de tal forma que o fluxo sanguíneo é oposto ao fluxo de água através das brânquias. Esse arranjo, denominado de **fluxo contracorrente** (Capítulos 24 e 30), proporciona a maior extração possível de oxigênio da água. Nos moluscos, a água é movimentada sobre os filamentos branquiais através de cílios. Nos peixes, a água flui sobre as brânquias em um fluxo constante, empurrada e puxada por uma eficiente bomba branquial com duas válvulas, composta pela boca e cavidades operculares (Figura 31.20). A ventilação das brânquias frequentemente é auxiliada pelo movimento do peixe para frente através da água com sua boca aberta (ventilação ram).

Pulmões

As brânquias não são adequadas para a vida aérea porque, quando retiradas do meio aquático que as faz flutuar, os filamentos branquiais colapsam, secam e aderem uns aos outros; um peixe fora da água asfixia-se rapidamente, apesar da abundância de oxigênio ao seu redor. Consequentemente, a maioria dos vertebrados com respiração aérea possui cavidades internas altamente vascularizadas chamadas de pulmões. As estruturas chamadas de pulmões ocorrem nos invertebrados, como os gastrópodes pulmonados (Capítulo 16), escorpiões, algumas aranhas (Figura 19.9) e alguns crustáceos pequenos, mas essas

estruturas não são homólogas aos pulmões dos vertebrados e, normalmente, não são ventiladas eficientemente.

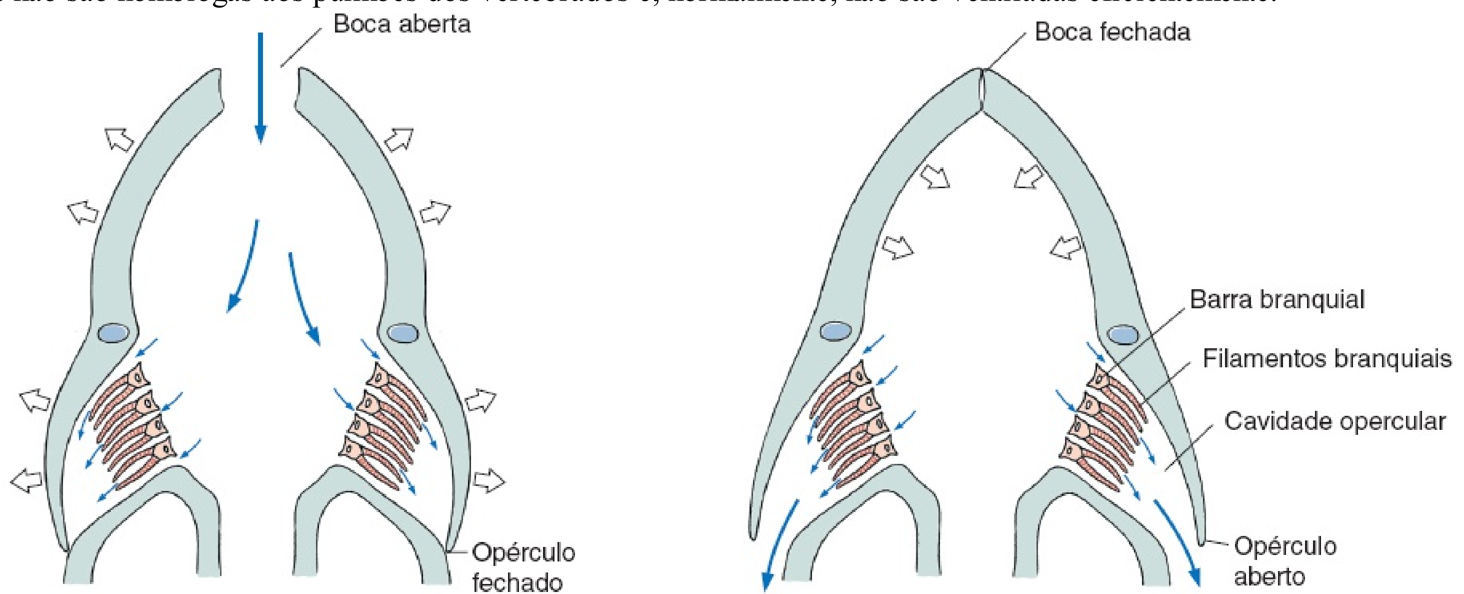


Figura 31.20 Como um peixe ventila suas brânquias. Através da ação de duas bombas de musculatura esquelética, uma na cavidade bucal e a outra na cavidade opercular, a água é puxada para dentro da boca, passa sobre as brânquias e sai pelos opérculos (fendas operculares).

Os pulmões que podem ser ventilados por movimentos musculares para produzir uma troca rítmica de ar caracterizam a maioria dos vertebrados terrestres. Os pulmões mais rudimentares dos vertebrados são aqueles dos peixes pulmonados (Capítulo 24), que os utilizam para complementar, ou mesmo substituir, a respiração branquial durante períodos de seca. Apesar da construção simples, o pulmão de um peixe pulmonado tem uma rede capilar que percorre suas paredes praticamente lisas, uma conexão em forma de tubo com a faringe, e um sistema de ventilação primitivo que movimenta o ar para dentro e para fora do pulmão.

Os pulmões dos anfíbios variam desde os pulmões mais simples, com paredes lisas e em forma de saco, de algumas salamandras, até os pulmões subdivididos das rãs e sapos (Figura 31.21). A superfície total disponível para as trocas gasosas é bastante aumentada nos pulmões dos répteis, subdivididos em numerosos sacos interconectados. Os mais elaborados de todos são os pulmões dos mamíferos, contendo milhões de pequenos sacos denominados **alvéolos** (Figuras 31.21 e 31.23), cada um intimamente associado a uma rica rede vascular. Os pulmões dos seres humanos têm uma área superficial total de 50 a 90 m^2 – 50 vezes a área da superfície da pele – e contêm 1.000 km de capilares. Uma grande área superficial é essencial para uma alta assimilação de oxigênio necessário para suprir a elevada taxa metabólica dos mamíferos endotérmicos.

Uma desvantagem dos pulmões é que o gás é trocado entre o sangue e o ar apenas nos alvéolos e ductos alveolares, localizados nas extremidades de uma árvore ramificada de tubos aéreos (traqueias, brônquios e bronquíolos [Figuras 31.21 e 31.23]). O volume de ar presente nas vias pulmonares onde a troca gasosa não ocorre é chamado de “espaço morto”. Ao contrário do eficiente fluxo unidirecional da água através das brânquias dos peixes, o ar precisa entrar e sair do pulmão pelo mesmo canal. Após a expiração, os tubos aéreos são preenchidos por ar “usado” proveniente dos alvéolos, o qual, durante a inalação seguinte, é novamente puxado para o interior dos pulmões junto com o ar fresco. Esse ar viaja para frente e para trás a cada respiração, diminuindo a eficiência da troca gasosa. A ventilação pulmonar é tão ineficiente nos seres humanos que, em uma respiração normal, apenas aproximadamente 16% do ar pulmonar é substituído a cada inspiração. Mesmo após uma inspiração forçada, 20 a 35% do ar permanecem nos pulmões.

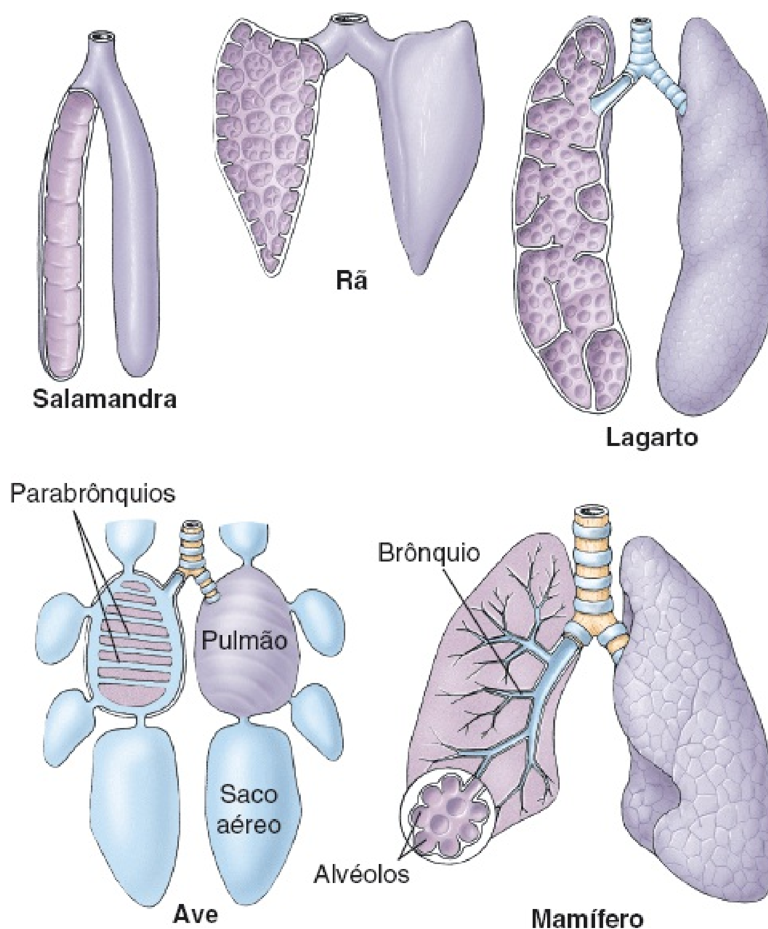


Figura 31.21 Variações entre as estruturas internas dos pulmões entre os grupos de vertebrados, desde sacos simples com pouca superfície de troca entre o sangue e os espaços aéreos, nos anfíbios, até as estruturas lobulares, cada qual com complexas divisões e extensas superfícies de troca, nas aves e mamíferos.

Nas aves, a eficiência pulmonar é aumentada enormemente pela aquisição de um extenso sistema de sacos aéreos (Figura 31.21 e Capítulo 27) que atuam como reservatórios de ar durante a ventilação. Na inspiração, cerca de 25% do ar inalado passam pelos **parabrônquios** pulmonares (capilares aéreos de espessura unicelular), onde a troca gasosa ocorre. Os restantes 75% do ar inalado são desviados dos pulmões entrando nos sacos aéreos (a troca gasosa não ocorre aqui). Na expiração, uma parte desse ar renovado passa diretamente através das vias pulmonares e para o interior dos parabrônquios pulmonares. Dessa forma, os parabrônquios recebem ar praticamente renovado tanto na inspiração quanto na expiração. O belo projeto do pulmão das aves atende às altas demandas metabólicas do voo.

Os anfíbios e peixes pulmonados empregam uma ação de **pressão positiva** para forçar o ar para dentro de seus pulmões, ao contrário da maioria dos répteis, aves e mamíferos, que ventilam seus pulmões através de **pressão negativa**, na qual a expansão da cavidade torácica puxa o ar para dentro dos pulmões. As rãs ventilam os pulmões aspirando o ar primeiramente para dentro da boca, através das **narinas** (aberturas nasais externas). Depois, fechando as narinas e elevando o assoalho da boca, ou cavidade bucal, elas conduzem o ar para os pulmões (Figura 31.22). Na maior parte do tempo, no entanto, as rãs ventilam ritmicamente apenas a cavidade bucal, uma superfície respiratória bem vascularizada que complementa a respiração cutânea e pulmonar.

Estrutura e função do sistema respiratório dos mamíferos

O ar entra no sistema respiratório dos mamíferos pelas narinas (aberturas nasais externas) e passa por uma **câmara nasal** revestida por um epitélio secretor de muco e, depois, pelas **narinas internas**, aberturas nasais conectadas à **faringe**. Nesse ponto, onde as vias respiratória e digestiva se cruzam, o ar inalado deixa a faringe passando por uma abertura estreita, a **glote**, enquanto o alimento vai para o esôfago para chegar ao estômago (ver Figura 32.10). A glote abre-se na **laringe**, ou aparelho vocal, e depois na **traqueia**. A traqueia divide-se em dois **brônquios**, um para cada pulmão (Figura 31.23A). Nos pulmões, cada brônquio divide-se e subdivide-se em tubos menores (**bronquíolos**) que levam aos sacos aéreos (**alvéolos**) através dos **ductos alveolares** (Figura 31.23B). As paredes endoteliais uniestratificadas dos alvéolos e ductos alveolares são finas e úmidas a fim de facilitar as trocas gasosas entre o ar e os capilares sanguíneos adjacentes. As vias respiratórias são revestidas

tanto por células secretoras de muco como por epitélio ciliado que desempenha um importante papel na limpeza do ar antes que ele atinja os alvéolos. Os anéis parciais de cartilagem presentes nas paredes da traqueia, brônquios e até mesmo em alguns dos bronquíolos maiores evitam que elas colapsem.

No seu percurso até os sacos aéreos, o ar tem a maior parte da poeira e de outras substâncias estranhas filtrada, é aquecido até a temperatura do corpo e saturado de umidade.

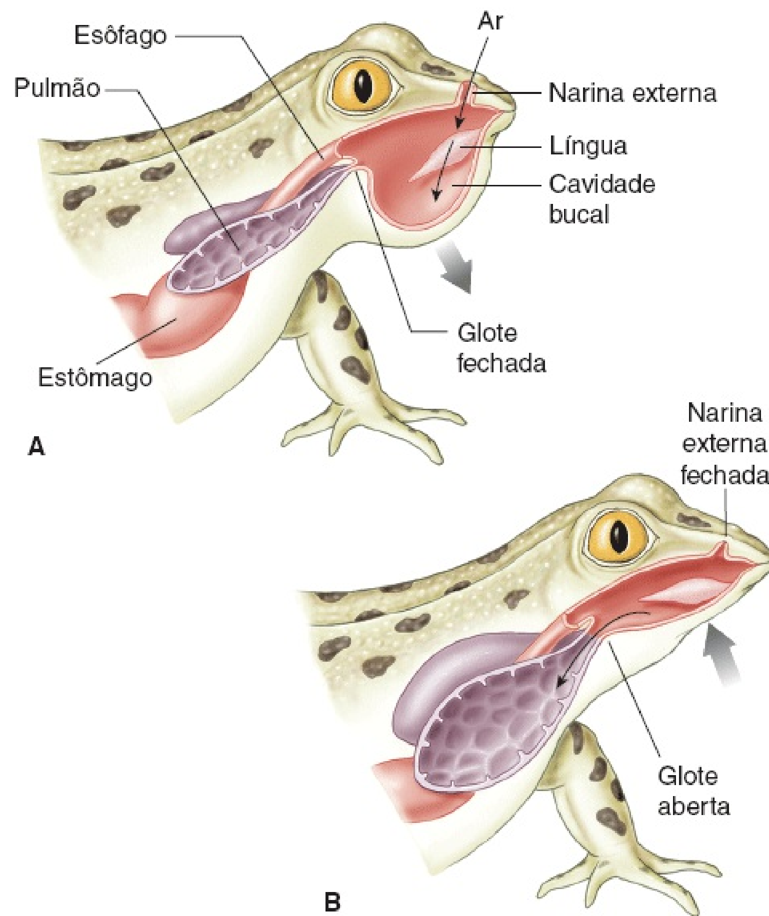


Figura 31.22 Respiração em rãs. As rãs, que utilizam o mecanismo de pressão positiva, enchem os pulmões forçando o ar para seu interior. **A.** O assoalho da cavidade bucal é rebaixado, puxando o ar para dentro através das narinas. **B.** Com as narinas fechadas e a glote aberta, as rãs forçam o ar para dentro dos pulmões através da elevação do assoalho da cavidade bucal. A cavidade bucal pode ser ventilada ritmicamente por um certo período antes de os pulmões serem esvaziados pela contração da musculatura da parede do corpo e pela retração elástica dos pulmões.

Uma grande parte do pulmão contém tecido conjuntivo elástico. Os pulmões são revestidos por uma fina camada de epitélio flexível chamada de **pleura visceral**. Contínuo a essa camada, existe uma camada semelhante, a **pleura parietal**, que reveste a superfície interna das paredes do tórax (Figura 31.23A). As duas camadas pleurais estão em contato e deslizam uma sobre a outra conforme os pulmões expandem-se e contraem-se. O espaço entre as pleuras, chamado de **cavidade pleural**, mantém um vácuo parcial, ou **pressão intrapleural** negativa, que ajuda a manter os pulmões expandidos. A cavidade torácica é delimitada pela coluna vertebral, pelas costelas e pelo esterno e tem como assoalho o **diafragma**, um músculo em forma de domo que separa a cavidade torácica do abdome. O diafragma muscular ocorre apenas nos mamíferos.

Ventilação dos pulmões

A cavidade torácica é uma câmara hermética. Durante a inspiração, as costelas são puxadas para cima pela contração dos músculos intercostais externos, e o diafragma contrai-se e achata-se. O aumento resultante no volume da cavidade torácica (Figura 31.24) faz a pressão intrapleural cair para um valor ainda mais negativo e a pressão do ar nos pulmões, a **pressão intrapulmonar**, cair abaixo da pressão atmosférica: o ar entra velozmente pelas vias respiratórias para igualar a pressão. O **volume corrente** é a quantidade de ar (mℓ) movimentado durante esse processo. A **expiração** normal é um processo menos ativo do que a inspiração, ocorrendo principalmente pela retração elástica de tecidos conjuntivos e pelo relaxamento dos

músculos. Quando isso ocorre, as costelas e o diafragma voltam à posição original, a cavidade torácica diminui de tamanho, as pressões intrapulmonar e intrapleural aumentam, os pulmões elásticos desinflam e o ar sai (Figura 31.24). Durante a expiração forçada, que ocorre durante o exercício, as costelas são puxadas para baixo e para dentro mais fortemente do que durante a expiração normal por um conjunto adicional de músculos localizados entre as costelas (músculos intercostais internos). A contração simultânea dos músculos abdominais força o diafragma para cima em um grau maior, à medida que relaxa devido à pressão para cima dos órgãos abdominais abaixo dele, especialmente o fígado. Em conjunto, esses mecanismos expelem mais ar e também aumentam o volume inspiratório durante a próxima respiração.

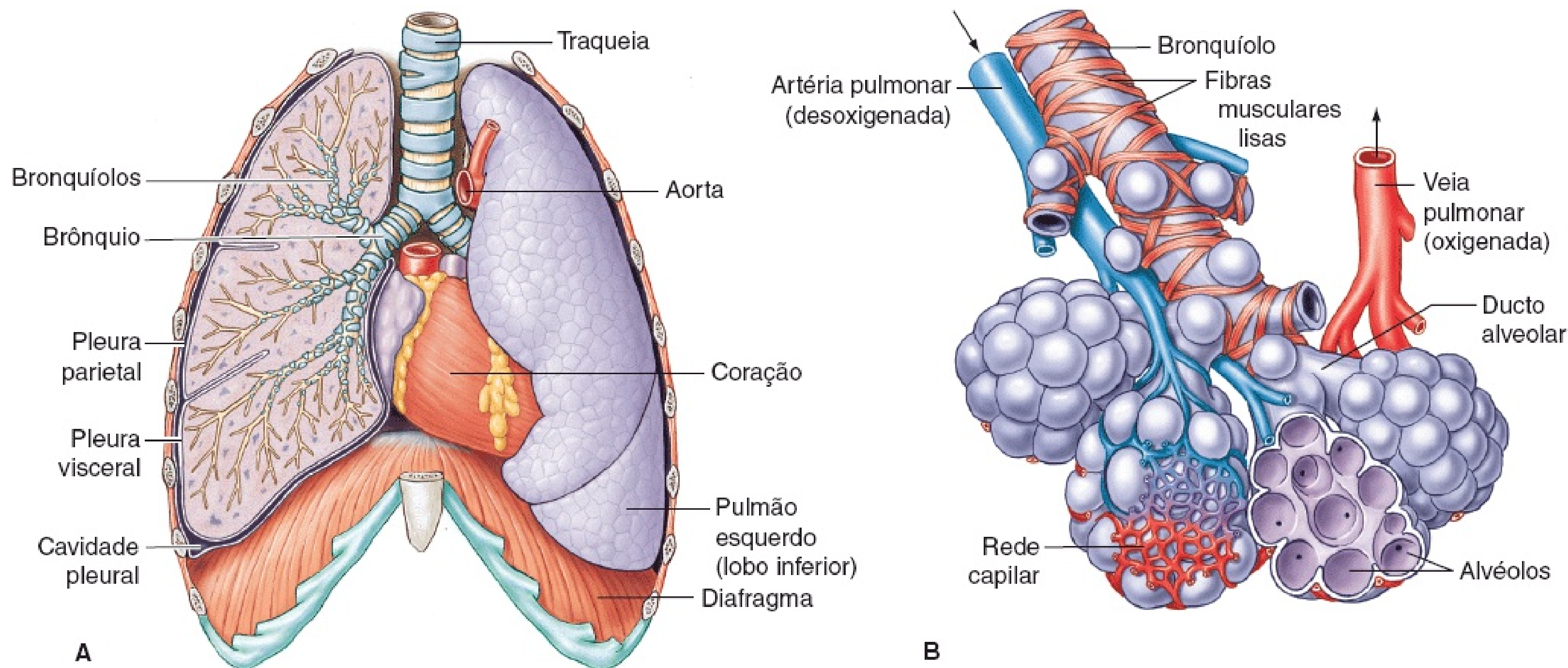


Figura 31.23 A. Pulmões de um ser humano, com o pulmão direito mostrado em corte. **B.** Porção terminal do bronquíolo mostrando os sacos aéreos com seu suprimento de sangue. As setas indicam a direção do fluxo sanguíneo.

Figura 31.24 Mecanismo de respiração nos seres humanos. As pressões (mmHg) referem-se à pressão atmosférica.

Coordenação da respiração

Normalmente, a respiração é involuntária e automática, mas pode ser controlada voluntariamente. Os neurônios localizados no bulbo (*medulla oblongata*) (Capítulo 33) regulam a respiração normal de repouso. Eles produzem espontaneamente surtos rítmicos que estimulam a contração do diafragma e dos músculos intercostais externos durante a inspiração. No entanto, a respiração deve se ajustar às mudanças nas necessidades do corpo por oxigênio. O dióxido de carbono, em vez do oxigênio, tem um efeito maior na taxa respiratória porque receptores químicos (**quimiorreceptores**) localizados centralmente no bulbo e perifericamente no sistema vascular são mais sensíveis a níveis elevados de dióxido de carbono do que a níveis baixos de oxigênio. Mesmo um pequeno aumento no nível de dióxido de carbono no sangue tem um efeito poderoso na atividade respiratória. De fato, o efeito estimulante do dióxido de carbono é devido, em parte, ao aumento na concentração do íon hidrogênio no líquido cefalorraquidiano que banha o encéfalo ou no plasma sanguíneo que banha os receptores periféricos.



$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$$

Essa reação mostra que o dióxido de carbono combina-se com a água formando ácido carbônico. O ácido carbônico dissocia-se, então, liberando íons hidrogênio, tornando o líquido cefalorraquidiano mais ácido e estimulando os quimiorreceptores respiratórios no bulbo. Tanto a taxa quanto a intensidade da respiração aumentam. Os quimiorreceptores vasculares periféricos, localizados próximo ao coração e na região do pescoço, monitoram alterações periféricas nos níveis sanguíneos de dióxido de carbono e íons hidrogênio e enviam sinais de estimulação para os centros respiratórios no bulbo se esses níveis aumentarem.

Os mergulhadores podem permanecer submersos por muito mais tempo sem respirar se eles, primeiramente, hiperventilarem vigorosamente para eliminar o dióxido de carbono dos pulmões, diminuindo os níveis de dióxido de carbono no sangue e adiando, dessa forma, o poderoso impulso de respirar. Essa prática é perigosa porque o oxigênio do sangue é consumido durante a natação tão rapidamente quanto antes da hiperventilação, porém isso não irá estimular os centros respiratórios, e o nadador pode perder a consciência quando o suprimento de oxigênio do cérebro cair abaixo de um ponto crítico. Diversos afogamentos

documentados entre nadadores que tentavam recordes de longa permanência debaixo d’água foram causados por essa prática.

Trocas gasosas nos pulmões e nos tecidos corporais | Difusão e pressão parcial

O ar (a atmosfera) é uma mistura de gases: cerca de 71% de nitrogênio, 20,9% de oxigênio, além de porcentagens fracionadas de outros gases, como dióxido de carbono (0,03%). A gravidade atrai os gases atmosféricos para a Terra. Ao nível do mar, a atmosfera exerce uma pressão devido à gravidade igual a 760 mmHg (pressão atmosférica: 1 atm). Como o ar é uma mistura de gases, *parte* da pressão de 760 mmHg é devida a cada um dos gases e é denominada **pressão parcial**. Por exemplo, a pressão parcial do oxigênio é 0,209 × 760 = 159 mm, e a do dióxido de carbono é 0,0003 × 760 = 0,23 mm, no ar seco (o ar atmosférico nunca está completamente seco, e a quantidade variável de vapor de água presente exerce uma pressão proporcional à sua concentração, assim como ocorre com os outros gases).

Assim que o ar entra nas vias respiratórias, sua composição muda (Quadro 31.1, Figura 31.25). O ar inspirado torna-se saturado com vapor de água conforme percorre as vias respiratórias em direção aos alvéolos. Quando o ar inspirado chega nos alvéolos, ele se mistura com o ar residual remanescente do ciclo respiratório anterior. A pressão parcial de oxigênio cai e a do dióxido de carbono sobe. Na expiração, o ar dos alvéolos mistura-se com o ar no espaço morto, produzindo uma mistura diferente (Quadro 31.1). Embora não ocorra uma troca gasosa significativa no espaço morto, o ar que ele contém é o primeiro ar a sair do corpo quando começa a expiração.

Como a pressão parcial de oxigênio no alvéolo pulmonar é maior (100 mmHg) do que a do sangue que entra nos capilares pulmonares (40 mmHg), o oxigênio difunde-se para os capilares. De modo semelhante, o dióxido de carbono no sangue dos capilares pulmonares tem uma concentração maior (46 mmHg) do que nos alvéolos pulmonares (40 mmHg); portanto, o dióxido de carbono difunde-se dos capilares sanguíneos para os alvéolos.

Nos tecidos, os gases respiratórios também se movimentam de acordo com o gradiente de concentração (Figura 31.25). As células continuamente utilizam e produzem oxigênio e dióxido de carbono, respectivamente; de tal forma, a pressão parcial de oxigênio no sangue arterial (100 mmHg) que entra no leito tecidual é maior do que a existente nos tecidos (0 a 30 mmHg), e a pressão parcial do dióxido de carbono nos tecidos (45 a 68 mmHg) é maior do que aquela do sangue (40 mmHg). Em cada caso, os gases difundem-se de um ponto onde a concentração é maior para outro onde ela é menor.

Quadro 31.1 **Pressões parciais e concentrações dos gases no ar e nos fluidos corporais.**

	Nitrogênio (N_2)	Oxigênio (O_2)	Dióxido de carbono (CO_2)	Vapor de água (H_2O)
Ar inspirado (seco)	600 (79%)	159 (20,9%)	0,2 (0,03%)	–
Ar alveolar (saturado)	573 (75,4%)	100 (13,2%)	40 (5,2%)	47 (6,2%)
Ar expirado (saturado)	569 (74,8%)	116 (15,3%)	28 (3,7%)	47 (6,2%)
Sangue arterial	573	100	40	
Tecidos periféricos	573	0 a 30	45 a 68	
Sangue venoso	573	40	46	

Nota: Valores expressos em milímetros de mercúrio (mmHg). As porcentagens indicam a proporção em relação à pressão atmosférica total ao nível do mar (760 mmHg). O ar inspirado é apresentado como seco, embora o ar atmosférico sempre contenha quantidades variáveis de água. Se, por exemplo, o ar atmosférico a 20°C estiver meio saturado (50% de umidade relativa), as pressões parciais e porcentagens seriam N_2 593,5 (78,1%); O_2 157 (20,6%); CO_2 0,2 (0,03%); e H_2O 8,75 (1,1%).

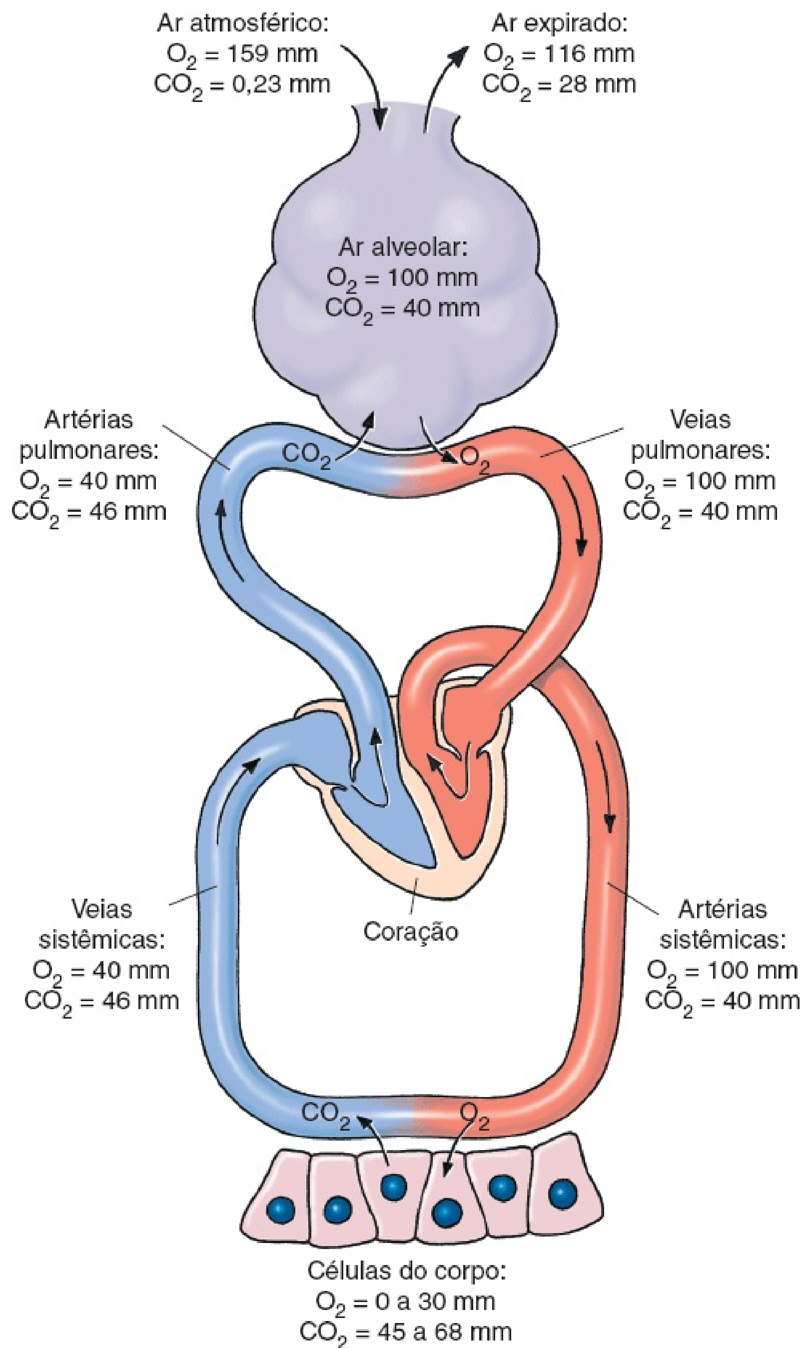


Figura 31.25 Troca de gases respiratórios no pulmão e nas células dos tecidos. Os números representam a pressão parcial em milímetros de mercúrio (mmHg).

Devido ao peso da água, a pressão aumenta o equivalente a 1 atm para cada 10 m de profundidade na água do mar, e a pressão do ar fornecida a um mergulhador deve aumentar de forma correspondente a fim de possibilitar a entrada de ar nos pulmões. Sob uma pressão crescente, mais ar dissolve-se no sangue; a quantidade depende da profundidade e do tempo de permanência naquela profundidade. Se um mergulhador subir lentamente, o gás sai da solução imperceptivelmente e é eliminado pelos pulmões. Entretanto, se a ascensão for muito rápida, o ar sai da solução e forma bolhas no sangue e em outros tecidos, uma condição chamada *doença descompressiva* ou *mal dos mergulhadores*. O resultado é doloroso e, nos casos graves, pode causar paralisia ou morte.

Como os gases respiratórios são transportados

Em alguns invertebrados, os gases respiratórios são simplesmente transportados dissolvidos nos fluidos corporais. No entanto, a solubilidade do oxigênio na água é tão baixa que esse modo de transporte é adequado apenas para animais com baixas taxas metabólicas. Por exemplo, apenas cerca de 1% do oxigênio necessário para um ser humano pode ser transportado dessa maneira. Consequentemente, em muitos invertebrados e em virtualmente todos os vertebrados, quase todo o oxigênio e uma quantidade significativa do dióxido de carbono são transportados por proteínas pigmentadas especiais, ou **pigmentos respiratórios**, no sangue. Em todos os vertebrados, esses pigmentos respiratórios estão contidos em glóbulos vermelhos.

O pigmento respiratório mais difundido no reino animal é a **hemoglobina**, uma proteína vermelha que contém ferro presente em todos os vertebrados e muitos invertebrados. Cada molécula de hemoglobina é constituída por 5% de **heme**, um composto que contém ferro e que confere ao sangue a cor vermelha, e 95% de **globina**, uma proteína incolor. A porção heme da hemoglobina tem uma grande afinidade pelo oxigênio; cada grama de hemoglobina pode carregar um máximo de aproximadamente 1,3 mℓ de oxigênio. Como há aproximadamente 15 g de hemoglobina em cada 100 mℓ de sangue, o sangue completamente oxigenado contém aproximadamente 20 mℓ de oxigênio por 100 mℓ. É claro que, para a hemoglobina ser útil ao organismo, ela deve manter o oxigênio em uma combinação química reversível, de modo que ele seja liberado para os tecidos. A quantidade real de oxigênio que se combina com a hemoglobina depende da forma ou conformação da molécula de hemoglobina, a qual é afetada por diversos fatores, incluindo a própria concentração de oxigênio. Quando a concentração de oxigênio é alta, como nos capilares dos alvéolos pulmonares, a hemoglobina liga-se ao oxigênio; nos tecidos, onde a pressão parcial de oxigênio predominante é baixa, a hemoglobina libera suas reservas de oxigênio (Figura 31.26).

Nós expressamos a capacidade de transporte de oxigênio pela hemoglobina em relação à concentração de oxigênio circundante como **curvas de saturação de hemoglobina** (também chamadas de curvas de dissociação do oxigênio [Figura 31.26]). Como mostram essas curvas, quanto menor a pressão parcial de oxigênio circundante, maior a quantidade de oxigênio liberada da hemoglobina. Essa importante característica da hemoglobina permite que mais oxigênio seja liberado para aqueles tecidos que têm um nível maior de respiração celular aeróbica (Capítulo 4) e, portanto, necessitam mais dele (aqueles que têm a menor pressão parcial de oxigênio).

A anemia falciforme é uma doença hereditária sem cura até o momento (Capítulo 5), na qual um único aminoácido (ácido glutâmico) da hemoglobina normal (HbA) é substituído por uma valina na hemoglobina dos glóbulos falciformes (HbS). A capacidade da HbS de transportar oxigênio é gravemente comprometida, e os eritrócitos tendem a se dobrar durante períodos de demandas altas de oxigênio (p. ex., durante exercícios). Os capilares ficam entupidos por glóbulos vermelhos deformados; a área afetada é muito dolorida, e o tecido pode morrer. Cerca de 1 em 10 afro-americanos é portador da característica (heterozigoto). Os heterozigotos não têm anemia falciforme e têm vidas normais; porém, se ambos os pais forem heterozigotos, cada filho tem 25% de chances de herdar a doença.

Um outro fator que afeta as curvas de saturação de hemoglobina e, portanto, de liberação de oxigênio para os tecidos é a sensibilidade da **oxi-hemoglobina** (hemoglobina ligada ao oxigênio) ao dióxido de carbono. O dióxido de carbono desloca a curva de saturação da hemoglobina para a direita (Figura 31.26B), um fenômeno chamado de **efeito Bohr**, em homenagem ao cientista dinamarquês que primeiro o descreveu. Conforme o dióxido de carbono entra no sangue, vindo da respiração tecidual, faz com que a hemoglobina descarregue mais oxigênio. O evento oposto ocorre nos pulmões; conforme o dióxido de carbono difunde-se do sangue para o espaço alveolar, a curva de saturação da hemoglobina desloca-se novamente para a esquerda, permitindo que a hemoglobina seja carregada com mais oxigênio. Maior quantidade de dióxido de carbono no sangue abaixa o pH sanguíneo, assim como também o faz a adição de um ácido ao sangue (p. ex., o ácido láctico dos músculos em exercício, Capítulo 29). Um pH baixo também desloca a curva de saturação da hemoglobina para a direita e causa a liberação de oxigênio para os tecidos ativos (Figura 31.26B).

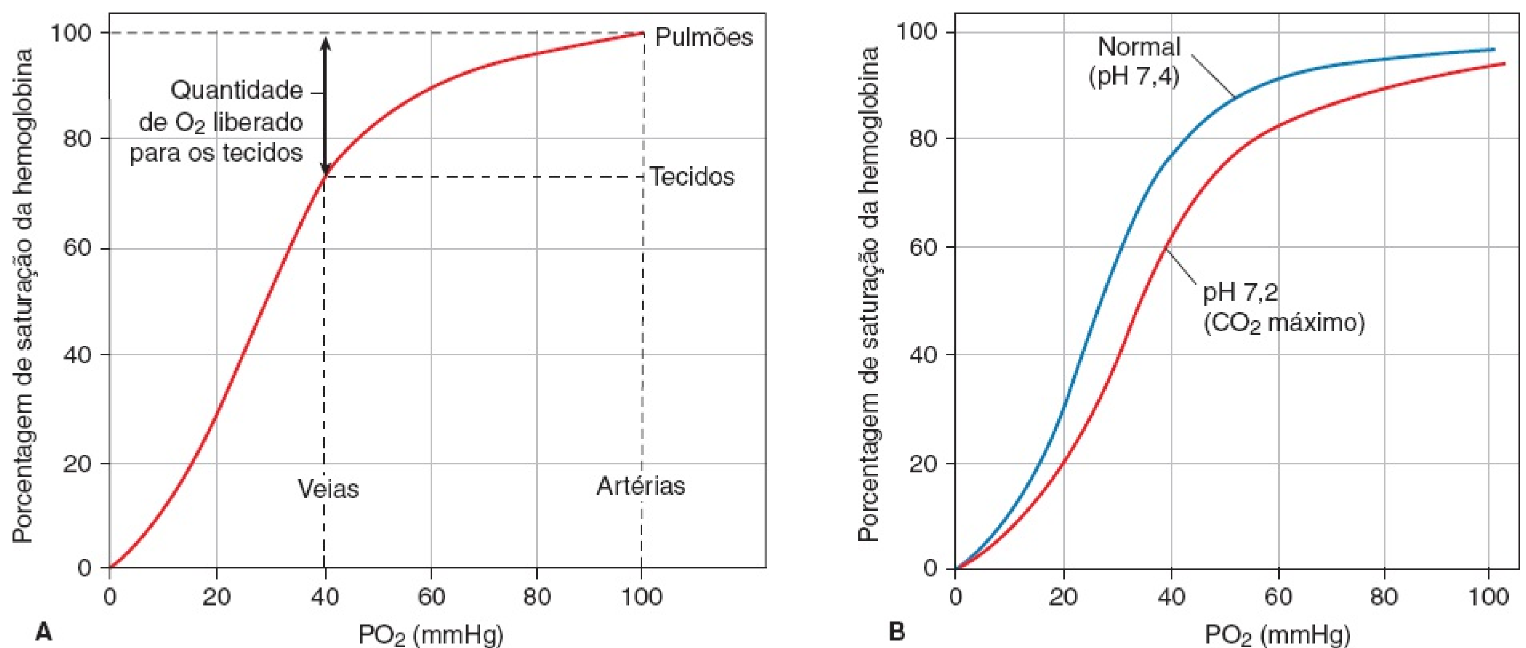


Figura 31.26 Curvas de saturação da hemoglobina. As curvas mostram a relação entre a pressão parcial de oxigênio (PO2) e a quantidade de oxigênio que pode combinar-se à hemoglobina. **A.** Em uma pressão parcial mais alta, nos pulmões, a hemoglobina pode se ligar a mais oxigênio. Nos tecidos, a concentração de oxigênio é menor, portanto a hemoglobina liga-se menos e, assim, descarrega mais oxigênio. **B.** A hemoglobina também é sensível à pressão parcial de dióxido de carbono (efeito Bohr) e ao pH. Conforme o dióxido de carbono entra no sangue a partir dos tecidos, ele desloca a curva para a direita, diminuindo a afinidade da hemoglobina por oxigênio. Portanto, a hemoglobina descarrega mais oxigênio nos tecidos, onde a concentração de dióxido de carbono é mais alta ou onde o pH é menor.

Embora a hemoglobina seja o único pigmento respiratório dos vertebrados, vários outros pigmentos respiratórios ocorrem entre os invertebrados. A *hemocianina*, uma proteína azul que contém cobre, ocorre nos crustáceos e na maioria dos moluscos. Entre outros pigmentos está a *clorocruorina*, um pigmento verde que contém ferro, encontrado em quatro famílias de poliquetas tubícolas. Sua estrutura e capacidade de transportar oxigênio são muito semelhantes àquelas da hemoglobina, mas é transportada livremente no plasma, em vez de estar encerrada em células sanguíneas. A *hemoeritrina* é um pigmento vermelho encontrado em alguns poliquetas. Embora contenha ferro, esse metal não está presente em um grupo heme (apesar do nome do pigmento!) e sua capacidade de transportar oxigênio é bem menor, comparada à da hemoglobina.

O mesmo sangue que transporta oxigênio dos pulmões para os tecidos precisa transportar dióxido de carbono de volta para os pulmões na sua viagem de volta. Entretanto, ao contrário do oxigênio, que é transportado quase exclusivamente combinado com a hemoglobina, o dióxido de carbono é transportado de três formas diferentes. Uma pequena fração do dióxido de carbono presente no sangue, apenas cerca de 5%, ocorre como gás fisicamente dissolvido no plasma. O restante difunde-se para dentro dos glóbulos vermelhos. No glóbulo vermelho, a maior parte do dióxido de carbono, aproximadamente 70%, torna-se ácido carbônico pela ação da enzima anidrase carbônica. O ácido carbônico dissocia-se imediatamente em íons hidrogênio e bicarbonato. Podemos resumir a reação inteira da seguinte forma:



$$CO_2 + H_2O \overset{\text{anidrase carbônica}}{\rightleftarrows} H_2CO_3 \rightleftarrows H^+ + HCO_3^-$$

Os íons hidrogênio combinam-se com a hemoglobina formando a **desoxi-hemoglobina**, evitando, portanto, uma séria diminuição do pH sanguíneo e liberando, simultaneamente, oxigênio. Os íons bicarbonato são transportados para fora dos glóbulos vermelhos em troca de íons cloro (a **troca por cloro**). Os íons bicarbonato permanecem em solução no plasma porque, ao contrário do dióxido de carbono, o bicarbonato é extremamente solúvel (Figura 31.27).

Uma outra fração do dióxido de carbono, aproximadamente 25%, combina-se de modo reversível com a hemoglobina. O dióxido de carbono não se combina com o grupo heme, mas com grupos amina de diversos aminoácidos, formando um composto chamado de **carbamino-hemoglobina**.

Todas essas reações são reversíveis. Quando o sangue venoso chega nos pulmões, o bicarbonato é transportado de volta para dentro dos glóbulos vermelhos (o transportador da troca de cloro inverte a direção), ele reage com os íons hidrogênio, que são liberados da hemoglobina conforme o oxigênio é preferencialmente carregado, e é convertido de volta em dióxido de carbono. O dióxido de carbono difunde-se do interior dos glóbulos vermelhos para o plasma, junto com o dióxido de carbono liberado da hemoglobina conforme ela se combina com o oxigênio. Esse dióxido de carbono difunde-se, enfim, do plasma para o ar dos alvéolos.

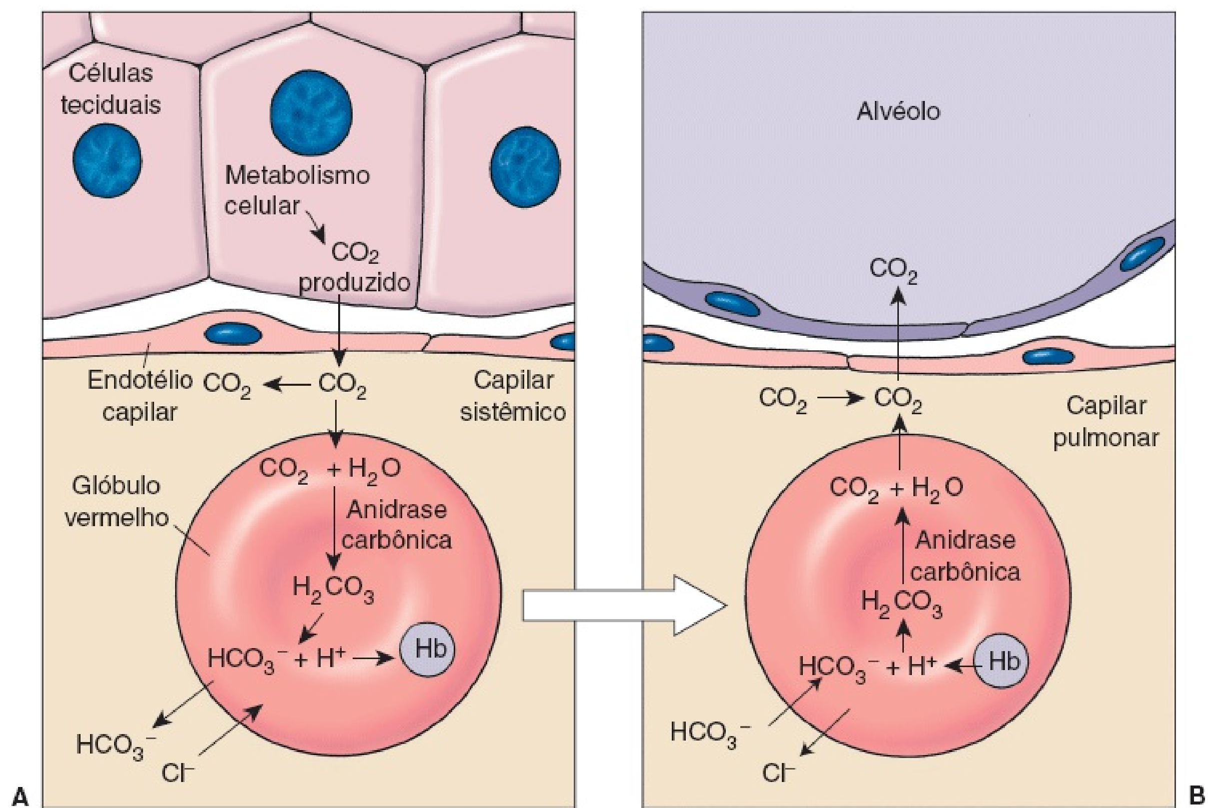


Figura 31.27 O transporte do dióxido de carbono no sangue. **A.** O dióxido de carbono produzido pela respiração celular difunde-se a partir dos tecidos para dentro do plasma e dos glóbulos vermelhos. A anidrase carbônica presente nos glóbulos vermelhos catalisa a conversão de dióxido de carbono em ácido carbônico e, depois, bicarbonato e íons hidrogênio. O bicarbonato difunde-se para fora das células, e a difusão para dentro de íons cloro mantém o equilíbrio elétrico. Os íons hidrogênio associam-se com a hemoglobina. **B.** A menor pressão parcial de dióxido de carbono nos alvéolos dos pulmões favorece a reversão dessas reações.

Infelizmente, para os seres humanos e muitos outros animais, a hemoglobina tem uma afinidade por monóxido de carbono, um poluente atmosférico devido à industrialização, que é cerca de 200 vezes maior do que sua afinidade por oxigênio. Consequentemente, mesmo quando o monóxido de carbono ocorre na atmosfera em concentrações menores do que o oxigênio, ele tende a deslocar o oxigênio da hemoglobina, formando um composto estável chamado de carboxi-hemoglobina. O ar que contém apenas 0,2% de monóxido de carbono pode ser fatal. Devido à sua taxa respiratória mais elevada, as crianças e os animais pequenos são envenenados mais rapidamente do que adultos.

Resumo

Os fluidos corporais, seja intracelular, plasma ou intersticial, são compostos principalmente por água, mas contêm muitas substâncias dissolvidas, incluindo eletrólitos e proteínas. O sangue dos vertebrados é constituído por plasma fluido e componentes celulares, incluindo glóbulos vermelhos e brancos, e plaquetas. O plasma contém muitos sólidos e gases dissolvidos. Os glóbulos vermelhos dos mamíferos perdem o núcleo durante seu desenvolvimento e contêm um pigmento transportador de oxigênio, a hemoglobina. Os glóbulos brancos são importantes na função imunológica. As plaquetas são vitais para o processo de coagulação, que é necessário para evitar uma perda excessiva de sangue quando um vaso sanguíneo é danificado. As plaquetas liberam uma série de fatores que convertem a protrombina em trombina, uma enzima que faz o fibrinogênio mudar para uma forma insolúvel, a fibrina, formando as fibras do coágulo.

Nos sistemas circulatórios abertos, como aqueles dos artrópodes e da maioria dos moluscos, o sangue sai das artérias para o interior de uma hemocele, a qual é uma cavidade do corpo derivada da blastocele e cavidades celomáticas embrionárias. Nos sistemas circulatórios fechados, como aquele dos anelídeos, vertebrados e moluscos cefalópodes, o coração bombeia o sangue para as artérias, depois para as arteríolas de menor diâmetro, através de uma rede de finos capilares, através das vênulas e, finalmente, através das veias, as quais o conduzem de volta para o coração. Nos peixes, que têm um único átrio e um único ventrículo, o sangue é bombeado para as brânquias e, depois, diretamente para os capilares sistêmicos por todo o corpo sem retornar, antes, para o coração. Com a evolução dos pulmões, os vertebrados desenvolveram uma circulação dupla, consistindo em um circuito sistêmico, que supre o corpo, e em um circuito pulmonar, que supre os pulmões. Para ser totalmente eficiente, essa mudança exigiu a divisão tanto do átrio como do ventrículo, formando uma bomba dupla. A divisão parcial ocorre nos peixes pulmonados e anfíbios, que têm dois átrios, mas apenas um ventrículo indiviso, e é completa nos crocodilianos, aves e mamíferos, que têm dois ventrículos.

O fluxo unidirecional do sangue durante a contração do coração (sístole ventricular) e o relaxamento (diástole ventricular) é garantido por válvulas presentes entre os átrios e ventrículos, e entre os ventrículos e as artérias pulmonares e a aorta. Embora o coração possa bater espontaneamente, devido à presença de células marca-passo, sua taxa de batimento é controlada por hormônios e por nervos do sistema nervoso autônomo. Os músculos cardíacos utilizam muito oxigênio e têm uma circulação sanguínea coronária bem desenvolvida. As paredes das artérias são mais espessas do que as das veias, e o tecido conjuntivo elástico presente nas paredes das artérias maiores permite a sua expansão, durante a sístole ventricular, e seu encolhimento, durante a diástole ventricular. A pressão sanguínea arterial (hidrostática) normal dos seres humanos, durante a sístole, é de 120 mmHg; na diástole, é de 80 mmHg. Como as células endoteliais dos capilares têm estreitas fendas entre si, preenchidas por água, um filtrado sem proteínas atravessa as paredes, e seu movimento é determinado pelo equilíbrio entre forças opostas de pressão hidrostática e pressão osmótica devido às proteínas. Substâncias também saem e entram no sangue através de vesículas de pinocitose e difusão (moléculas solúveis em lipídios) através das células endoteliais. O fluido tecidual que não retorna ao sistema capilar (agora chamado de linfa) é recolhido pelo sistema linfático e é devolvido ao sangue através dos ductos linfáticos.

Os animais muito pequenos podem depender da difusão entre o ambiente externo e seus tecidos ou citoplasma para o transporte de gases respiratórios, porém os animais maiores necessitam de órgãos especializados, como brânquias, traqueias ou pulmões, para essa função. As brânquias e os pulmões proporcionam uma área superficial maior para a troca de gases respiratórios entre o sangue e o ambiente. Muitos animais têm pigmentos respiratórios especiais e outros mecanismos para ajudar a transportar o oxigênio e o dióxido de carbono no sangue. O pigmento respiratório mais difundido no reino animal, a hemoglobina, tem uma alta afinidade por oxigênio em altas concentrações desse gás, mas o libera em baixas concentrações. A hemoglobina dos vertebrados, que está acondicionada nos glóbulos vermelhos, combina-se prontamente com o oxigênio nas brânquias ou pulmões, depois o libera nos tecidos corporais ativos, onde a pressão parcial de oxigênio é baixa. O sangue transporta o dióxido de carbono dos tecidos para os pulmões como íons bicarbonato e gás dissolvido no plasma e, em combinação com a hemoglobina, nos glóbulos vermelhos.

Questões de revisão

1. Nomeie os principais eletrólitos intracelulares e os principais eletrólitos extracelulares.
2. Qual é o destino dos eletrólitos utilizados no corpo?
3. Esquematize ou descreva brevemente a sequência de eventos que leva à coagulação sanguínea.
4. Dois estilos distintamente diferentes de sistemas circulatórios evoluíram entre os animais: abertos e fechados. O que se entende por “aberto” em um sistema circulatório aberto? Sistemas fechados, às vezes, são citados como uma adaptação para animais que se movem ativamente com altas demandas metabólicas (pelo menos, em parte do tempo). Você pode sugerir possíveis razões para essa afirmação?
5. Coloque os seguintes termos na ordem correta a fim de descrever o circuito do sangue através do sistema vascular de um peixe: ventrículo, capilares branquiais, seio venoso, capilares teciduais, átrio, aorta dorsal.
6. Trace o fluxo do sangue através do coração de um mamífero, nomeando as quatro câmaras e suas válvulas e explicando de onde vem o sangue que entra em cada átrio e para onde vai o sangue que sai de cada ventrículo. Quando o ventrículo

se contrai, o que impede o sangue de entrar novamente no átrio? Que fatores fazem o sangue movimentar-se para a frente em alta pressão na aorta?

7. Explique a origem e a condução da excitação que leva à contração cardíaca. Por que o coração dos vertebrados é chamado de miogênico? Se o coração é miogênico, a que você atribui as alterações na frequência de batimento cardíaco?
8. Defina os termos sístole e diástole. Diferencie sístole atrial e ventricular e diástole atrial e ventricular.
9. Explique o movimento dos fluidos através das células endoteliais dos capilares. De que forma o equilíbrio da pressão hidrostática e da pressão osmótica coloidal determina a direção do fluxo total de fluido?
10. A pressão sanguínea na extremidade arterial dos capilares é de cerca de 40 mmHg nos humanos. Se a pressão sanguínea na extremidade venosa for de cerca de 15 mmHg e a pressão osmótica coloidal for uniforme e de cerca de 25 mmHg, qual será o efeito resultante no movimento de fluido entre os capilares e os espaços teciduais?
11. Faça uma breve descrição do sistema linfático. Quais são suas principais funções? Por que o movimento da linfa pelo sistema linfático é muito lento?
12. Descreva uma vantagem da brânquia de um peixe para a respiração aquática e uma desvantagem para a respiração terrestre.
13. Descreva o sistema traqueal dos insetos. Qual é a vantagem de um sistema como esse para um animal pequeno?
14. Trace o caminho do ar inspirado nos seres humanos desde as narinas até as menores câmaras dos pulmões. O que é o “espaço aéreo morto” do pulmão dos mamíferos e como ele afeta a pressão parcial de oxigênio que chega nos alvéolos? Como esse problema é parcialmente resolvido pelo sistema respiratório das aves?
15. O tempo durante o qual um mergulhador autônomo pode permanecer submerso é limitado por diversos fatores, incluindo o tempo necessário para consumir o suprimento de ar de seus tanques. Para fazer com que eles durem mais tempo, mergulhadores novatos podem ser instruídos a respirar lentamente e exalar tanto quanto possível a cada respiração. Você pode sugerir uma razão pela qual esse comportamento poderia aumentar o suprimento de ar de um mergulhador?
16. De que forma uma rã ventila seus pulmões? Compare a respiração por pressão positiva de uma rã com a respiração por pressão negativa de um mamífero.
17. Qual o papel do dióxido de carbono no controle da taxa e da intensidade da respiração de um mamífero?
18. A pressão do ar que um mergulhador autônomo utiliza deve igualar aquela exercida pela água do mar circundante e, para cada aumento de 10 m na profundidade, a pressão da água do mar circundante aumenta 1 atm. Considerando que a pressão parcial de oxigênio no ar no nível do mar (1 atm) seja $0{,}209 \times 760$ mmHg (= 159 mmHg), qual a pressão parcial de oxigênio que um mergulhador estaria respirando a 30 m de profundidade?
19. Explique como o oxigênio é transportado no sangue, incluindo especificamente o papel da hemoglobina. Responda à mesma pergunta com relação ao transporte de dióxido de carbono.
20. A capacidade da hemoglobina de se combinar com o oxigênio diminui com a queda na concentração do oxigênio, e também com o aumento na concentração de dióxido de carbono. Que efeitos tais fenômenos têm na liberação do oxigênio para os tecidos?

Para aprofundar seu raciocínio. Em altas altitudes, a pressão parcial de oxigênio é baixa. De que forma você esperaria que esse nível de oxigênio menor fosse afetar a capacidade do sangue de transportar gases respiratórios, e qual seria o efeito nos tecidos ativos?

Referências selecionadas

Bartecchi, C. E. 1998. If you don’t have a defibrillator. Sci. Am. **278:**91. *Descreve as técnicas de “tosse” e “batida” que podem ser usadas em vez da reanimação cardiopulmonar.*

Brusca, R., and G. Brusca. 2003. Invertebrates, ed. 2. Sunderland, MA, Sinauer Associates. *Boa discussão sobre a origem das cavidades no corpo dos invertebrados.*

Burggren, W. W. 1997. Identifying and evaluating patterns in cardiorespiratory physiology. Am. Zool. **37:**109–115. *Um dos muitos artigos dessa publicação que abordam a fisiologia cardiorrespiratória.*

Eisenberg, M. S. 1998. Defibrillation: The spark of life. Sci. Am. **278:**86–90. *Quando o marca-passo perde o ritmo, o músculo cardíaco realiza contrações descoordenadas. Geralmente o breve choque elétrico de um desfibrilador,*

aparelho que tem salvado muitas vidas, é suficiente para "reiniciar" o marca-passo.

Glass, M. L., and S. C. Wood (eds.). 2009. Cardio-respiratory control in vertebrates. Berlin, Germany, Springer. *Revisa vários aspectos da respiração dos vertebrados sob uma perspectiva evolucionista.*

Hardison, R. 1999. The evolution of hemoglobin. Am. Sci. **87:**126–137. *A comparação das sequências de aminoácido nas hemoglobinas de animais, plantas, eucariotas unicelulares e eubactérias sugere que todos eles compartilharam o mesmo ancestral no início da evolução dos organismos.*

Hill, R. W., G. A. Wyse, and A. Anderson. 2012. Animal Physiology, ed. 3. Sunderland, MA, Sinauer Associates, Inc. Publishers. *Capítulos bem escritos sobre os sistemas respiratório e circulatório.*

Jain, R. K., and P. F. Carmeliet. 2001. Vessels of death or life. Sci. Am. **285:**38–43. *Visão geral do desenvolvimento dos vasos sanguíneos (angiogênese) e sua relação com muitas doenças graves.*

Kiberstis, P., and J. Marx. 1996. Cardiovascular medicine. Science **272:**663. *Introduz uma série de artigos sobre desenvolvimento do coração, genética da pressão arterial, genética das doenças cardiovasculares, modelos de aterosclerose em camundongos, terapias moleculares para doenças vasculares e medicamentos para infarto.*

Libby, P. 2002. Atherosclerosis: the new view. Sci. Am. **286:**47–55 (May). *Descreve os dados sobre o desenvolvimento da aterosclerose.*

Lillywhite, H. B. 1988. Snakes, blood circulation and gravity. Sci. Am. **259:**92–98 (Dec.). *Explica como o sistema vascular das cobras é desenvolvido para combater os efeitos da gravidade.*

Nucci, M. L., and A. Abuchowski. 1998. The search for blood substitutes. Sci. Am. **278:**73–77. *A escassez de suprimentos de sangue e os riscos de contaminação tornaram mais urgente a procura por substitutos.*

Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2002. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Company. *Uma clara abordagem comparativa da fisiologia animal.*

CAPÍTULO 32

Digestão e Nutrição



Antílopes e zebras na savana africana.

Uma cornucópia consumidora

Sir Walter Raleigh observou que a diferença entre um homem rico e um pobre é que o primeiro come quando quer, enquanto o segundo come quando consegue comida. Ao contrário dos opulentos, para quem a aquisição de alimentos requer apenas a escolha de itens pré-embalados em um supermercado bem abastecido, os pobres do mundo percebem que, para eles, assim como para o resto do reino animal, a busca por alimento é o principal desafio para a sobrevivência.

O alimento em potencial está em todo o lugar, e pouca coisa resta sem ser explorada. Os animais mordem, mastigam, mordiscam, trituram, pastam, rasgam, raspam, filtram, engolem, enredam, sugam e absorvem uma variedade incrível de alimentos. O que um animal come, e como ele o faz, afeta profundamente a especialização alimentar dele, seu comportamento, fisiologia e anatomia externa e interna – em resumo, tanto a forma do seu corpo como seu papel na teia da vida. O interminável confronto evolutivo entre predador e presa produziu adaptações para comer e para evitar ser comido. Seja qual for o modo de conseguir alimento, existe muito menos variação entre os animais no que se refere à subsequente digestão dos alimentos em produtos úteis mais simples. Tanto vertebrados quanto invertebrados utilizam enzimas digestivas semelhantes. Ainda mais parecidas são as vias bioquímicas finais para a utilização dos nutrientes e para a transformação em energia (ver Capítulo 4). A alimentação dos animais é como uma cornucópia na qual os alimentos fluem para dentro em vez de para fora. Uma grande diversidade de alimentos, obtidos por incontáveis adaptações alimentares, entra pela abertura dessa cornucópia, é

simplificada e, finalmente, utilizada para a sobrevivência e reprodução do organismo.

Todos os organismos necessitam de energia para manter suas estruturas altamente organizadas e complexas. Essa energia é de natureza química, liberada através da transformação de compostos complexos, adquiridos do ambiente e compostos mais simples.

A grande fonte de energia para a vida na Terra é o Sol. A luz do Sol é capturada pelas moléculas de clorofila presentes nas plantas verdes, que transformam parte dessa energia em energia de ligação química (energia trófica). As plantas verdes são organismos **autótrofos**, que precisam apenas de compostos inorgânicos absorvidos do meio circundante, que proporcionam a matéria-prima para a síntese e o crescimento. A maioria dos organismos autótrofos é constituída de **fotótrofos** portadores de clorofila, embora alguns, como as bactérias quimiossintetizantes, sejam **quimiotróficos** que obtêm energia das reações químicas inorgânicas.

Quase todos os animais são **organismos heterótrofos** que dependem de compostos orgânicos já sintetizados, das plantas e de outros animais, para obter as substâncias que eles irão utilizar para crescimento, manutenção e reprodução. Normalmente, os alimentos de um animal são os complexos tecidos de outros organismos, que precisam ser digeridos em moléculas solúveis suficientemente pequenas para serem absorvidas como nutrientes por suas células corporais.

Os animais são divididos em categorias com base nos seus hábitos alimentares. Os **herbívoros** alimentam-se principalmente de vegetais. Os **carnívoros** alimentam-se principalmente de outros animais. Os **onívoros** comem plantas e animais. Os **saprófagos** alimentam-se de matéria orgânica em decomposição.

A **ingestão** do alimento e sua redução através da **digestão** são apenas os passos iniciais da nutrição. Os alimentos reduzidos pela digestão a formas moleculares solúveis mais simples são **absorvidos** e **transportados** para os tecidos do corpo. Lá eles são **assimilados** na estrutura das células, **oxidados** para produzir energia e calor ou, se não forem usados imediatamente, **armazenados** para a utilização futura. Os resíduos produzidos pela oxidação precisam ser **excretados**. Os produtos alimentares que não são digeridos e absorvidos são **evacuados** como fezes.

MECANISMOS PARA OBTENÇÃO DE ALIMENTO

Poucos animais conseguem absorver nutrientes diretamente do meio externo. As exceções são alguns parasitos do sangue (Capítulo 11), certos parasitos intestinais amebozoários (Capítulo 11), os platelmintos (Capítulo 14) e os acantocéfalos (Capítulo 15) que se nutrem de moléculas orgânicas primárias absorvidas diretamente através da superfície do corpo. Esses nutrientes já foram digeridos pelo organismo hospedeiro. A maioria dos animais precisa trabalhar por suas refeições. Eles se alimentam ativamente e evoluíram numerosas especializações para obter alimento. Com a procura por alimento sendo uma das forças motivadoras mais poderosas na evolução animal, a seleção natural atribuiu uma grande prioridade às adaptações relacionadas com a exploração de novos recursos alimentares e aos meios necessários para captura e ingestão desse alimento.

Alimentação por material particulado

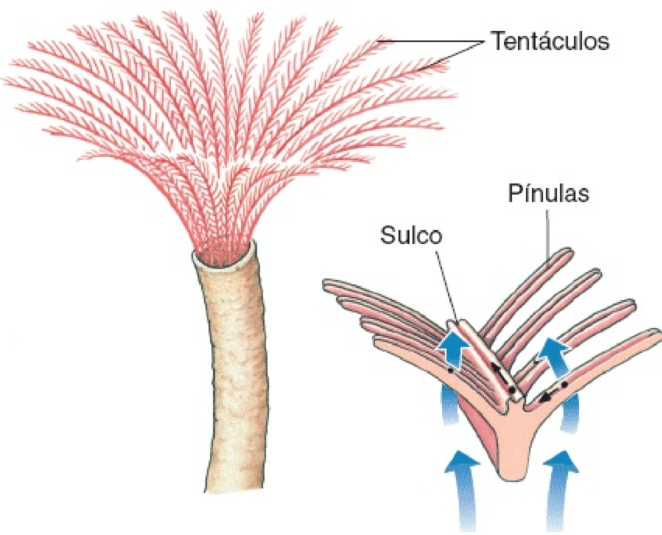
As partículas microscópicas à deriva são abundantes nos primeiros 100 m dos oceanos. A maior parte dessa massa é formada por **plâncton**, organismos pequenos demais que se deixam levar pelas correntes oceânicas. O restante são detritos orgânicos, restos de plantas e animais mortos em desintegração. Embora essa agregação oceânica de plâncton forme um rico domínio vivo, ela não é uniformemente distribuída. A mais intensa proliferação de plâncton ocorre nos estuários e nas áreas de ressurgência, onde há um abundante suprimento de nutrientes. Ele é consumido por muitos animais maiores, invertebrados e vertebrados, que utilizam uma grande diversidade de mecanismos de alimentação.

Um dos métodos mais importantes e amplamente empregados para obtenção de alimento é a alimentação de suspensão (Figura 32.1). A maioria dos **comedores de suspensão** utiliza superfícies ciliadas para produzir correntes que arrastam partículas de alimento à deriva para dentro de sua boca. A maioria dos invertebrados suspensívoros, como os poliquetas sedentários, moluscos bivalves, hemicordados (ver as Figuras 22.34 e 22.35) e a maioria dos protocordados (ver as Figuras 23.4 e 23.8), capturam o alimento particulado em lâminas de muco que levam o alimento para dentro do intestino. Outros, como as artêmias (ver Figura 20.17), as pulgas-d'água e as cracas, usam movimentos de varredura das suas pernas franjadas com cerdas para criar correntes de água e capturar alimento, que é transferido para sua boca. Os estágios de desenvolvimento na água doce de certas ordens de insetos usam arranjos de cerdas em forma de leque ou tecem redes de seda para capturar o alimento.

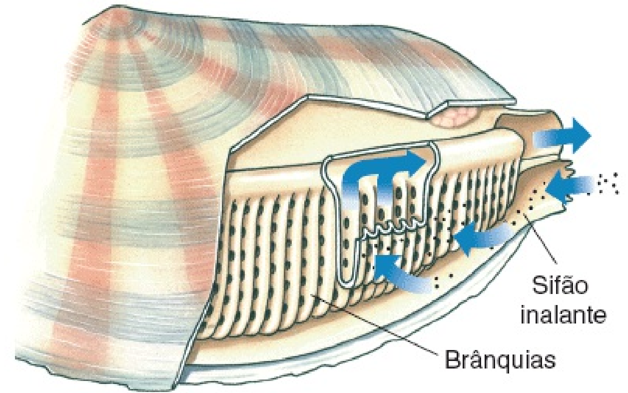
Uma forma de se alimentar de partículas em suspensão, muitas vezes chamada de **alimentação por filtração**, frequentemente evoluiu como uma modificação secundária entre os representantes de grupos que eram, originalmente, seletivos quanto à alimentação. Esses animais são dotados de aparelhos para filtração que coam o alimento da água conforme ela passa por eles. Exemplos incluem muitos microcrustáceos, peixes, como os arenques, manjubas e tubarões peregrinos, algumas aves, como os flamingos, e o maior de todos os animais: as baleias de barbatana (misticetos) (Figura 32.1). A importância vital de um dos componentes do plâncton, as diatomáceas, em sustentar uma grande pirâmide de animais suspensívoros é enfatizada por N. J. Berrill:[1]

> Uma baleia-jubarte precisa de 1 tonelada de arenque no estômago para sentir-se confortavelmente satisfeita – cerca de 5.000 peixes. Cada arenque, por sua vez, pode ter entre 6.000 e 7.000 pequenos crustáceos no seu próprio estômago, cada um dos quais contém até 130.000 diatomáceas. Em outras palavras, cerca de 400 bilhões de diatomáceas amarelo-esverdeadas sustentam uma única baleia de tamanho médio por, no máximo, umas poucas horas.

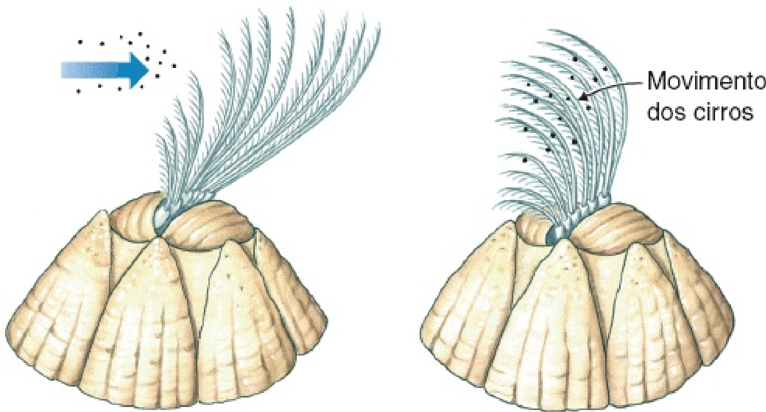
Outro tipo de alimentação de material particulado explora os depósitos de material orgânico desintegrado (detritos) que se acumulam sobre ou no substrato; esses animais são chamados de **detritívoros**. Alguns detritívoros, como muitos anelídeos e alguns hemicordados, simplesmente passam o substrato através de seus corpos, retirando os nutrientes dele (ver Capítulo 17). Outros, como os moluscos escafópodes, certos moluscos bivalves e alguns poliquetas tubícolas sedentários, usam os apêndices para recolher detritos orgânicos a alguma distância do corpo e movê-los em direção à boca (Figura 32.2).



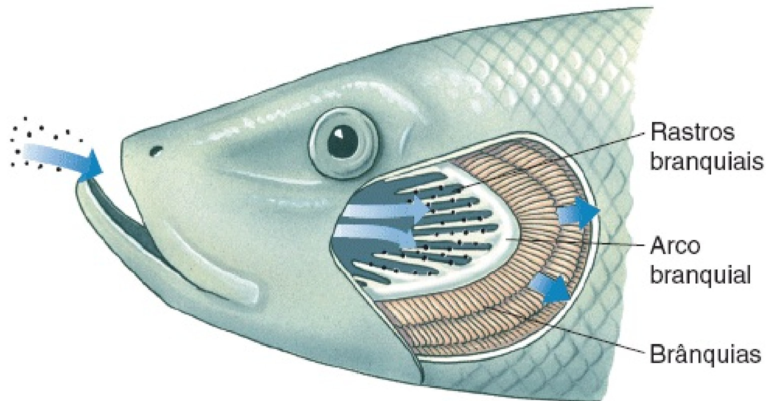
A Vermes marinhos com estruturas em forma de leque (classe Sedentaria, filo Annelida) têm uma coroa de tentáculos. Numerosos cílios presentes nas margens dos tentáculos puxam a água (*setas azuis*) entre as pínulas, onde as partículas de alimento são capturadas pelo muco; as partículas são, então, transportadas por uma "canaleta" no centro do tentáculo até a boca (*setas pretas*).



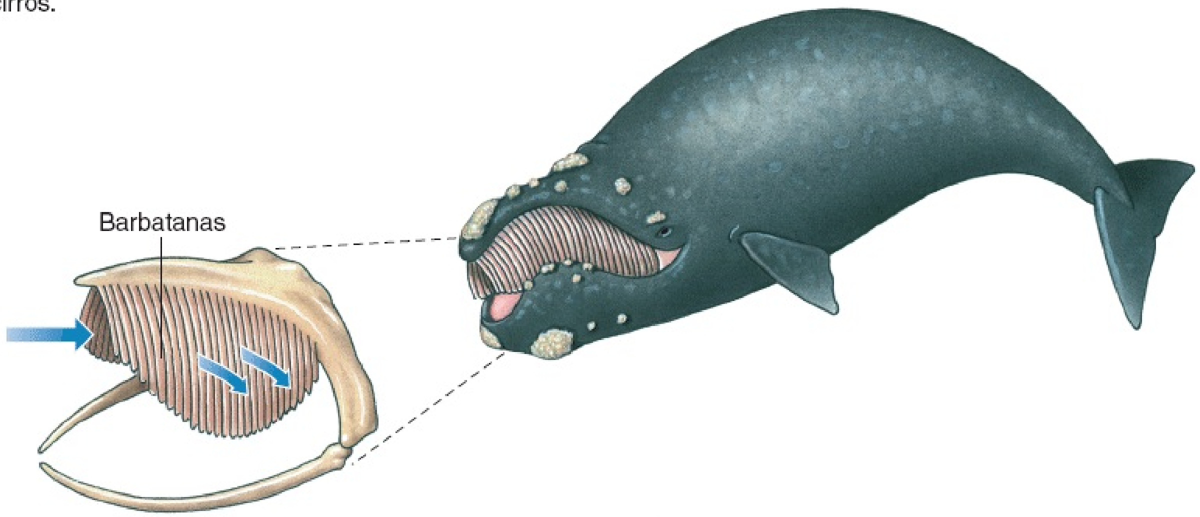
B Os moluscos bivalves (classe Bivalvia, filo Mollusca) utilizam suas brânquias como estruturas alimentares, bem como para a troca de gases respiratórios. Correntes de água criadas pelos cílios das brânquias transportam as partículas alimentares para dentro do sifão inalante e entre as fendas branquiais, onde são retidas em uma lâmina de muco que recobre a superfície da brânquia. Os sulcos alimentares ciliados transportam, então, as partículas para a boca (não mostrado). As setas indicam a direção do movimento da água.



C As cracas (classe Maxillopoda, subfilo Crustacea, filo Arthropoda) movimentam seus apêndices torácicos (cirros) estendidos pela água para capturar plâncton e outras partículas orgânicas em finas cerdas que margeiam os cirros. O alimento é transferido para a boca da craca pelos primeiros e menores cirros.



D Os arenques e outros peixes filtradores (classe Actinopterygii, filo Chordata) utilizam rastros branquiais, que se projetam para a frente a partir dos arcos branquiais para dentro da cavidade faríngea, a fim de filtrar o plâncton. Os arenques nadam quase constantemente, forçando a água e o alimento suspenso para dentro de sua boca; o alimento é filtrado pelos rastros branquiais, e a água passa através das aberturas branquiais.

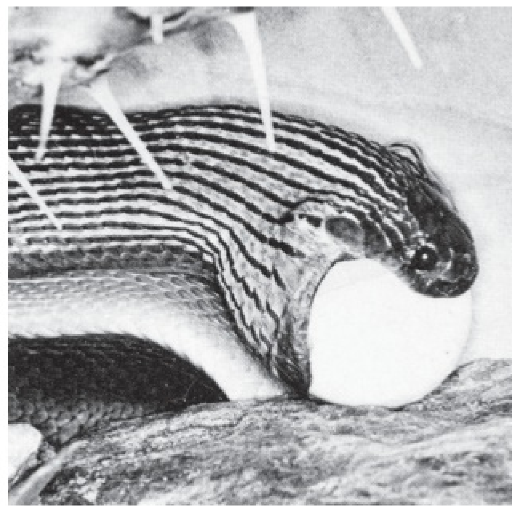


E As baleias de barbatana (classe Mammalia, filo Chordata) filtram o plâncton, principalmente grandes crustáceos chamados krill, com as barbatanas. A água entra pela boca aberta da baleia enquanto ela nada, como resultado da força do movimento do animal para a frente, e é filtrada pelas mais de 300 placas de barbatanas queratinizadas que pendem como uma cortina do céu da boca. O krill e demais organismos planctônicos capturados nas barbatanas são periodicamente recolhidos pela enorme língua e deglutidos.

Figura 32.1 Alguns animais suspensívoros e filtradores e seus mecanismos de alimentação.



Figura 32.2 O anelídeo *Amphitrite* é um detritívoro que vive em uma toca revestida por muco e estende longos tentáculos alimentares em todas as direções pela superfície. O alimento capturado pelo muco é recolhido ao longo dos tentáculos até a boca.



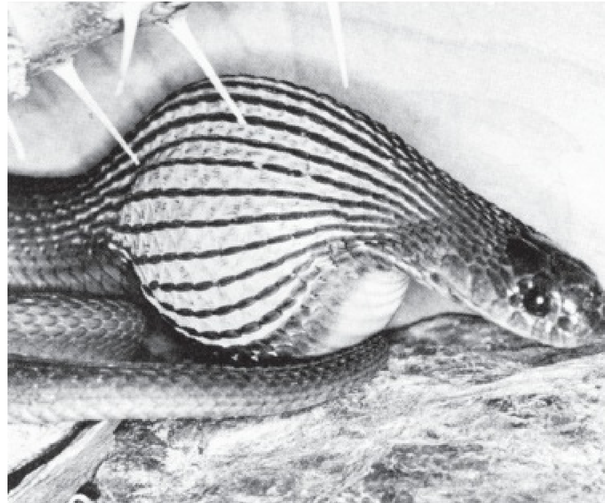


Figura 32.3 Essa cobra africana comedora de ovos, *Dasypeltis*, sobrevive exclusivamente à base de ovos de aves com cascas duras, que ela engole inteiros. As suas adaptações especiais são dentes de tamanho e número reduzido, mandíbulas consideravelmente expansíveis munidas com ligamentos elásticos e vértebras com projeções em forma de dentes que perfuram a casca. Pouco depois de a segunda foto ter sido tirada, a cobra perfurou e colapsou o ovo, deglutiu seu conteúdo e regurgitou a casca esmagada.

Alimentação por sólidos

Entre as adaptações animais mais interessantes estão aquelas que evoluíram para a procura e manipulação de alimento sólido. Tais adaptações e os animais que as apresentam são moldados principalmente por aquilo que o animal come.

Os predadores devem localizar, capturar, segurar e engolir as presas. Muitos animais carnívoros simplesmente agarram o alimento e o engolem intacto, enquanto alguns empregam toxinas que paralisam ou matam a presa no momento da captura. Embora não apareçam dentes verdadeiros entre os invertebrados, muitos têm estruturas semelhantes a bicos ou dentes para morder e segurar. Um exemplo familiar é o poliqueta errante e carnívoro *Nereis*, dotado de uma faringe muscular com mandíbulas quitinosas que pode ser evertida velozmente para agarrar a presa (ver Figura 17.2, Capítulo 17). Uma vez que a captura tenha sido feita, a faringe é retraída e a presa deglutida. Os peixes, anfíbios e répteis utilizam seus dentes principalmente para agarrar a presa e impedir que ela escape até que consigam engoli-la inteira. As cobras e alguns peixes podem engolir refeições enormes. A ausência de membros indica que métodos alternativos para capturar e engolir presas evoluíram. Os dentes curvos agarram e seguram a presa, e as mandíbulas e estômagos distensíveis acomodam as grandes e raras refeições (Figura 32.3). As aves não têm dentes, porém seus bicos frequentemente dispõem de margens serrilhadas, ou a parte superior do bico tem a forma de um gancho para agarrar e dilacerar a presa (ver Figura 27.11, no Capítulo 27).

Muitos invertebrados diminuem o tamanho do alimento através de estruturas que fragmentam em pedaços (como as peças bucais de muitos crustáceos) ou por meio de estruturas que rasgam em pedaços (como as mandíbulas em forma de bico dos moluscos cefalópodes; ver Figura 16.38 e Figura 16.40, no Capítulo 16). Os insetos têm três pares de apêndices na cabeça que desempenham diversas funções, como mandíbulas, dentes quitinosos, cinzéis, língua ou tubos sugadores (ver Figura 21.17, no

Capítulo 21). Normalmente, o primeiro par atua como dentes para esmagar; o segundo, como mandíbulas para agarrar; e o terceiro, como uma língua para provar e experimentar.

A mastigação verdadeira, ou seja, a ação de triturar ou esmagar o alimento em vez de rasgá-lo, é praticamente restrita aos mamíferos. Em geral, os mamíferos têm quatro tipos diferentes de dentes, cada um adaptado para funções específicas. Os **incisivos** são projetados para morder e cortar; os **caninos** servem para segurar, perfurar e rasgar; os **pré-molares** e **molares**, na parte de trás das mandíbulas, são para moer e esmagar (Figura 32.4). Frequentemente, esse padrão básico é bastante modificado em animais com hábitos alimentares especializados (Figura 32.5; ver também Figura 28.10, Capítulo 28). Os herbívoros normalmente não têm caninos, mas têm molares bem desenvolvidos, com cristas de esmalte para triturar. Os incisivos bem desenvolvidos e sempre afiados dos roedores crescem durante toda a vida e precisam ser desgastados pela ação de roer para acompanhar o crescimento. Alguns dentes tornaram-se tão modificados que não são mais úteis para morder ou mastigar o alimento. As presas de um elefante (Figura 32.6) são os incisivos superiores modificados usados para defesa, ataque e para arrancar plantas, e o macho do javali tem caninos modificados para serem usados como armas. Muitas especializações alimentares dos mamíferos estão descritas no Capítulo 28.

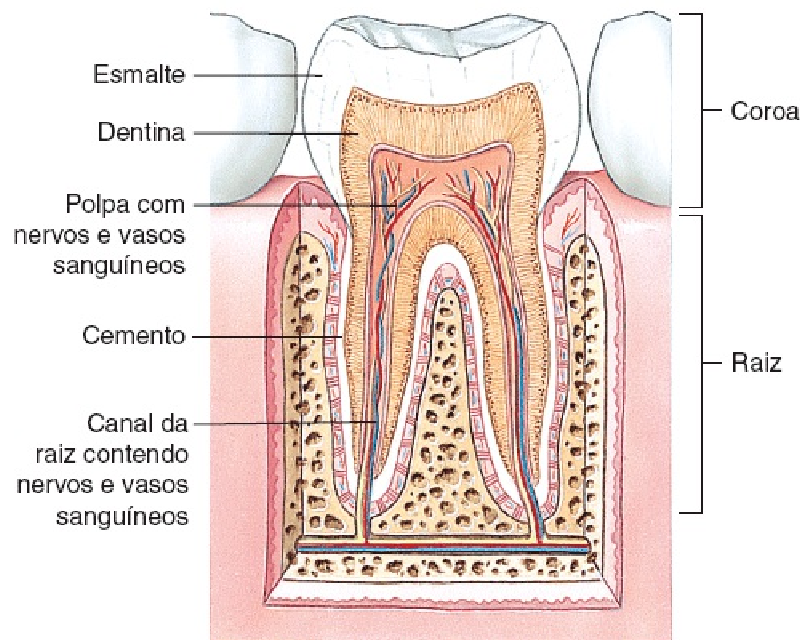


Figura 32.4 Estrutura do dente molar humano. Um dente é formado por três camadas de tecido calcificado de revestimento: o esmalte, que é 98% mineral e o material mais duro do corpo; a dentina, que compõe a maior parte do dente e é aproximadamente 75% mineral; e o cemento, que forma uma fina camada de revestimento sobre a dentina na raiz do dente e é muito semelhante aos ossos densos na composição. A cavidade da polpa contém tecido conjuntivo frouxo, vasos sanguíneos, nervos e células formadoras do dente.

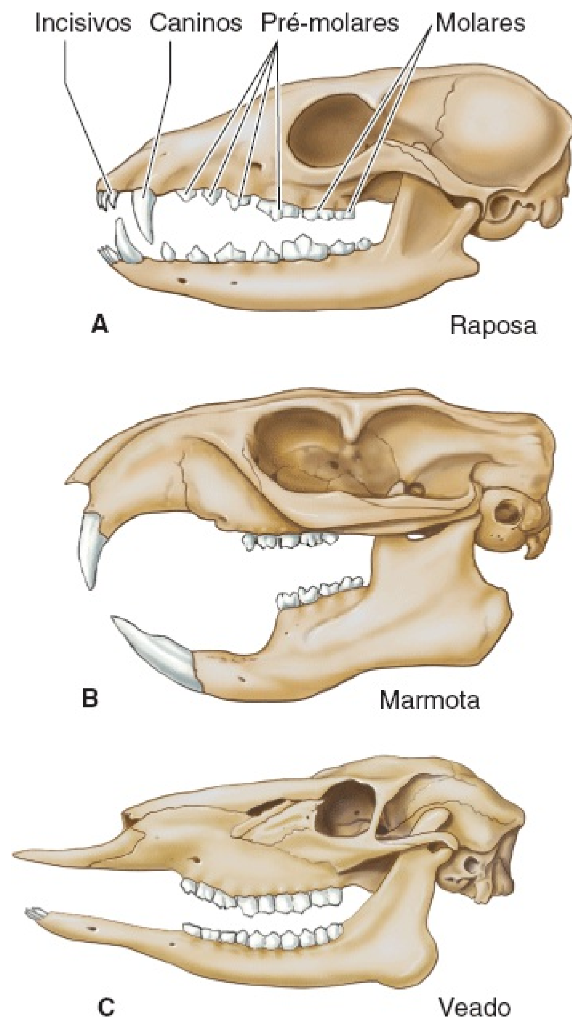


Figura 32.5 Dentição dos mamíferos. **A.** Dentes de uma raposa-cinzenta, um carnívoro, mostrando os quatro tipos de dentes. **B.** As marmotas, incluídas entre os roedores, com incisivos em forma de cinzel que continuam a crescer por toda a vida conforme se desgastam. **C.** O veado-de-cauda-branca, um ungulado que pasta, com pré-molares e molares achatados com cristas complexas, apropriadas para moer.



Figura 32.6 Um elefante africano revirando o solo com as presas em um depósito de sal. Os elefantes utilizam seus poderosos incisivos modificados de muitas maneiras para conseguir alimento e água: arando o solo em busca de raízes, rompendo os galhos para atingir o câmbio comestível e perfurando leitos secos de rios em busca de água.

Os herbívoros, ou animais que se alimentam de plantas, desenvolveram estruturas especiais para cortar e esmagar matéria

vegetal. Alguns invertebrados têm peças bucais raspadoras, como a rádula dos caracóis (ver Figura 16.4, no Capítulo 16). Os insetos, como os gafanhotos, têm mandíbulas cortantes e trituradoras; mamíferos herbívoros, como os cavalos e bois, utilizam molares largos e corrugados para triturar. Todos esses mecanismos rompem a resistente parede de celulose das células vegetais, a fim de acelerar a digestão efetuada por microrganismos intestinais, bem como para liberar o conteúdo dessas células para a decomposição enzimática direta. Portanto, os herbívoros digerem alimentos que os carnívoros não conseguem e, fazendo isso, convertem matéria vegetal em componentes orgânicos para seu próprio uso e, em última instância, para o consumo dos carnívoros e onívoros.

Alimentação por fluidos

A alimentação à base de fluidos é especialmente característica nos parasitos, porém também é praticada por muitas formas de vida livre. Alguns parasitos internos (endoparasitas) simplesmente absorvem os nutrientes circundantes, oferecidos involuntariamente pelo hospedeiro. Outros mordem e rasgam o tecido do hospedeiro, sugam o sangue e alimentam-se do seu conteúdo intestinal. Os parasitos externos (ectoparasitas), como as sanguessugas, lampreias (ver Figura 24.6, no Capítulo 24), crustáceos parasitos e insetos, utilizam diversas peças bucais perfuradoras e sugadoras eficientes para alimentarem-se de sangue ou outros fluidos corporais. Existem muitos artrópodes que se alimentam de fluidos, como, por exemplo, pulgas, mosquitos, piolhos, percevejos, carrapatos e outros ácaros, para citar alguns dos mais incômodos. Muitos são vetores de sérias doenças da espécie humana e, portanto, podem ser considerados mais do que irritantes amolações.

Infelizmente, para os seres humanos e outros animais de sangue quente, o onipresente mosquito sobressai no seu hábito de sugar sangue. Pousando delicadamente, o mosquito perfura sua presa com um conjunto de seis peças bucais em forma de agulha (Figura 21.17B e C, no Capítulo 21). Uma delas injeta uma saliva anticoagulante, que causa a irritante coceira que se segue à “mordida” e serve de vetor para os microrganismos causadores da malária, febre amarela, encefalite e outras doenças. Outra peça bucal é um canal através do qual o sangue é sugado. Apenas as fêmeas alimentam-se de sangue para obter os nutrientes necessários para formar seus ovos.

DIGESTÃO

No processo de digestão, que significa, literalmente, “despedaçar”, os alimentos orgânicos são degradados mecânica e quimicamente em unidades menores para absorção. Embora o alimento sólido consista, principalmente, em carboidratos, proteínas e gorduras, que são os verdadeiros componentes formadores do corpo do consumidor, esses componentes devem, primeiramente, ser reduzidos às suas unidades moleculares mais simples antes que possam ser assimilados. Cada animal reagrupa algumas dessas unidades digeridas e absorvidas em compostos orgânicos do seu próprio padrão único.

Nos eucariotas unicelulares e esponjas, a digestão é completamente **intracelular** (Figura 32.7). Uma partícula alimentar é englobada em um vacúolo digestivo por fagocitose (ver Capítulo 3). As enzimas digestivas são adicionadas, e os produtos da digestão, os açúcares, aminoácidos e outras moléculas simples são absorvidos pelo citoplasma onde podem ser usados diretamente ou, no caso dos animais multicelulares, podem ser transferidos para outras células. Os resíduos alimentares são simplesmente eliminados da célula por exocitose (Capítulo 3).

Existem limitações importantes para a digestão intracelular. Apenas as partículas suficientemente pequenas para serem fagocitadas podem ser englobadas, e cada célula deve ser capaz de secretar todas as enzimas necessárias e de absorver os produtos em seu citoplasma. Essas limitações foram resolvidas com a evolução de um **sistema alimentar** no qual ocorre a digestão **extracelular** de grandes quantidades de alimento. Na digestão extracelular, certas células que revestem o **lúmen** (cavidade) de um canal alimentar especializaram-se para produzir várias secreções digestivas, como as enzimas, enquanto outras células funcionam, parcial ou inteiramente, na absorção. Muitos animais simples, como os radiados, platelmintos turbelários e nemertinos, utilizam tanto a digestão intracelular como a extracelular. Com a evolução de maior complexidade e o surgimento de sistemas alimentares completos da boca ao ânus, a digestão extracelular foi enfatizada, junto com maior especialização de regiões do intestino. Para os artrópodes e vertebrados, a digestão é quase completamente extracelular. O alimento ingerido é exposto a vários tratamentos mecânicos, químicos e bacterianos, a diferentes regiões ácidas e alcalinas, e a sucos digestivos que são adicionados em estágios apropriados, conforme o alimento passa através do canal alimentar.

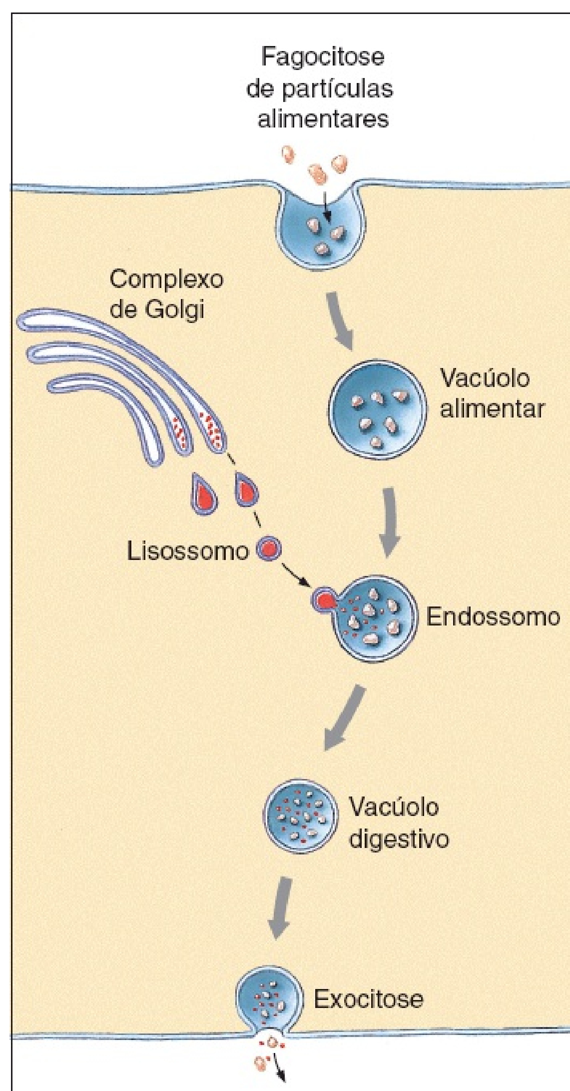


Figura 32.7 Digestão intracelular. Lisossomos contendo enzimas digestivas (lisozimas) são produzidos no interior da célula pelo complexo de Golgi. Lisossomos fundem-se aos vacúolos digestivos e liberam enzimas que digerem o alimento encapsulado. Os produtos úteis da digestão são absorvidos no citoplasma e os resíduos não digeridos são expelidos.

Ação das enzimas digestivas

Os processos mecânicos de cortar e triturar com os dentes e a ação de misturar o alimento pelos músculos do intestino são importantes para a digestão. No entanto, a redução dos alimentos em unidades menores e absorvíveis requer, principalmente, a degradação química feita pelas **enzimas**, discutida no Capítulo 4). As enzimas digestivas são enzimas **hidrolíticas**, ou **hidrolases**, assim chamadas porque as moléculas de alimento são separadas pelo processo de **hidrólise**, ou seja, a quebra da ligação química pela adição de água aos componentes:



$$R—R + H_2O \xrightarrow[\text{digestiva}]{\text{enzima}} R—OH + H—R$$

Nessa reação enzimática geral, R—R representa uma molécula maior de alimento dividida em dois produtos, R—OH e H—R. Normalmente, os produtos dessa reação devem, por sua vez, dividir-se repetidamente até que a molécula original seja reduzida às suas múltiplas subunidades. As proteínas, por exemplo, são compostas por centenas, ou mesmo milhares, de aminoácidos interligados, que precisam ser separados antes que cada aminoácido ou dipeptídio (dois aminoácidos interligados) possa ser absorvido. Similarmente, os carboidratos complexos precisam ser reduzidos a açúcares simples. As gorduras (lipídios) são reduzidas a moléculas de glicerol, ácidos graxos e monoglicerídios (ver Digestão no intestino delgado dos vertebrados para exemplos específicos de enzimas, adiante). Existem enzimas específicas para a digestão de cada classe de composto orgânico. Essas enzimas estão localizadas em regiões específicas do canal alimentar em uma "cadeia enzimática", na qual uma enzima pode completar a digestão iniciada por enzimas precedentes na cadeia. Algumas gorduras, ao contrário das proteínas e carboidratos, podem ser absorvidas sem antes serem completamente hidrolisadas, uma vez que elas podem se difundir através da membrana plasmática das células que revestem o canal alimentar.

Mobilidade no canal alimentar

O alimento é deslocado ao longo do intestino por meio de **cílios** ou por uma **musculatura** especializada e, frequentemente, por ambos. Normalmente, o movimento é realizado por cílios nos animais acelomados e pseudocelomados, que não têm musculatura intestinal derivada do mesoderma encontrada nos celomados (ver Figura 9.4 para lembrar desses planos corporais). Os cílios também movimentam os fluidos e materiais intestinais em alguns eucelomados, como a maioria dos moluscos, nos quais o celoma é pouco desenvolvido. Nos animais com celoma bem desenvolvido, o intestino geralmente é revestido por duas camadas opostas de musculatura lisa: uma camada longitudinal, na qual as fibras musculares lisas correm paralelas à extensão do intestino, e uma camada circular, na qual as fibras musculares circundam o intestino (Figura 32.13). Um movimento intestinal característico é a **segmentação**, a constrição alternada dos anéis de musculatura lisa do intestino que constantemente dividem e comprimem o conteúdo para frente e para trás (Figura 32.8A). Walter B. Canon, famoso pelo termo homeostase (Capítulo 30), enquanto ainda era um estudante de medicina em Harvard, em 1900, foi o primeiro a utilizar raios X para observar a segmentação em animais de laboratório alimentados com uma suspensão de sulfato de bário. A segmentação atua misturando o alimento, mas não o desloca ao longo do intestino. Outro tipo de ação muscular, chamado de **peristalse**, movimenta o alimento para frente no intestino por meio de ondas de contração da musculatura circular por trás da massa de alimento (bolo) e de relaxamento à frente desta (Figura 32.8B).

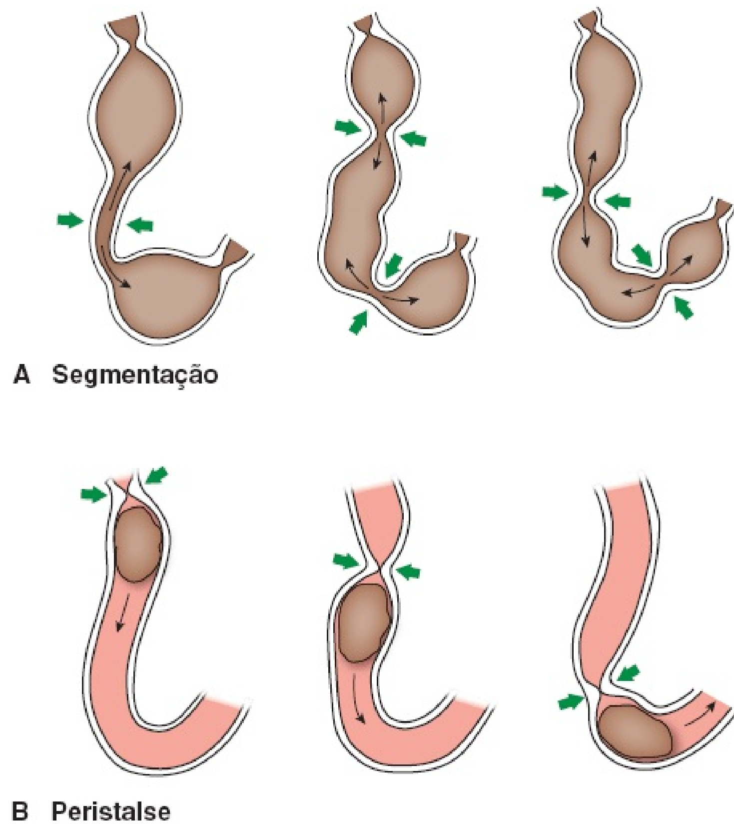


Figura 32.8 Movimento do conteúdo intestinal através da segmentação e da peristalse. **A.** Movimentos de segmentação do alimento, mostrando como as contrações comprimem o alimento para frente e para trás, misturando-o com as enzimas. Os movimentos sequenciais de mistura ocorrem a intervalos de cerca de 1 s. **B.** Movimento peristáltico, mostrando como o alimento é impulsionado através do canal alimentar por uma onda de contração, em deslocamento, localizada atrás da massa de alimento (bolo).

ORGANIZAÇÃO E FUNÇÃO REGIONAL DOS CANAIS ALIMENTARES

Os canais alimentares podem ser divididos em cinco regiões principais: (1) recepção; (2) condução e armazenamento; (3) trituração e início da digestão; (4) digestão final e absorção; e (5) absorção da água e concentração dos sólidos. O alimento progride de uma região para a outra, permitindo que a digestão prossiga em estágios sequenciais (Figuras 32.9 e 32.10; ver também Figura 28.11).

Região de recepção

A primeira região de um canal alimentar consiste em estruturas para a tomada de alimento e a deglutição. Estas incluem as

peças bucais (p. ex., mandíbulas, maxilas, dentes, rádulas e bicos), a **cavidade bucal**, ou boca, e a **faringe** muscular, ou garganta. A maioria dos animais que não são suspensívoros tem **glândulas salivares** (glândulas bucais) que produzem secreções lubrificantes contendo muco para auxiliar na deglutição (Figura 32.9). Frequentemente, as glândulas salivares têm outras funções especializadas, como a secreção de substâncias químicas tóxicas para imobilizar presas que se debatem, e a secreção de enzimas salivares para iniciar a digestão. As secreções salivares das sanguessugas, por exemplo, são misturas complexas que contêm uma substância anestésica (tornando sua mordida quase indolor) e diversas enzimas que impedem a coagulação do sangue e aumentam o fluxo sanguíneo dilatando as veias e dissolvendo as moléculas de adesão das células que as mantêm unidas (ver Figura 17.28).

A **amilase** salivar é uma enzima para a quebra dos carboidratos que começa a hidrólise dos amidos de origem vegetal e animal tão logo tenham sido ingeridos. Ela ocorre apenas em certos moluscos herbívoros, alguns insetos e nos mamíferos primatas, incluindo os humanos. Os amidos são longos polímeros de glicose e a amilase salivar não os hidrolisa completamente, mas quebra a maior parte em fragmentos com duas glicoses chamados de **maltoses**. Também são produzidos fragmentos mais longos de amido e algumas glicoses livres. Quando o bolo alimentar é engolido, a amilase salivar continua agindo por algum tempo, digerindo, provavelmente, metade do amido antes de ser inativada pelo meio ácido do estômago. A digestão posterior do amido é retomada depois do estômago, no intestino, conforme o pH do lúmen intestinal aumenta.

A língua é uma inovação dos vertebrados, normalmente presa ao assoalho da boca, que auxilia na manipulação e deglutição do alimento. As línguas também são utilizadas como quimiorreceptores e são dotadas de papilas gustativas utilizadas para determinar a palatabilidade do alimento (ver Capítulo 33). No entanto, elas podem ser utilizadas para outros propósitos, como a captura do alimento (p. ex., rãs, camaleões, pica-paus e tamanduás, ver Figura 26.16), ou como sensores olfatórios (muitos lagartos e cobras; ver Figura 26.22).

Nos humanos, a deglutição começa com a língua empurrando o alimento umedecido em direção à faringe. A cavidade nasal fecha-se por reflexo pela elevação do palato mole. À medida que o alimento desliza para a faringe, a epiglote inclina-se sobre a traqueia até quase fechá-la (Figura 32.10). Algumas partículas de alimento podem entrar pela abertura da traqueia, mas a contração dos músculos da laringe impede que elas penetrem mais. Quando o alimento chega ao esôfago, as contrações peristálticas dos músculos esofágicos empurram-no suavemente em direção ao estômago. O terço superior do esôfago é circundado por musculatura esquelética bem como por musculatura lisa; portanto, o ato de engolir é voluntário até que o alimento tenha atravessado essa região superior.

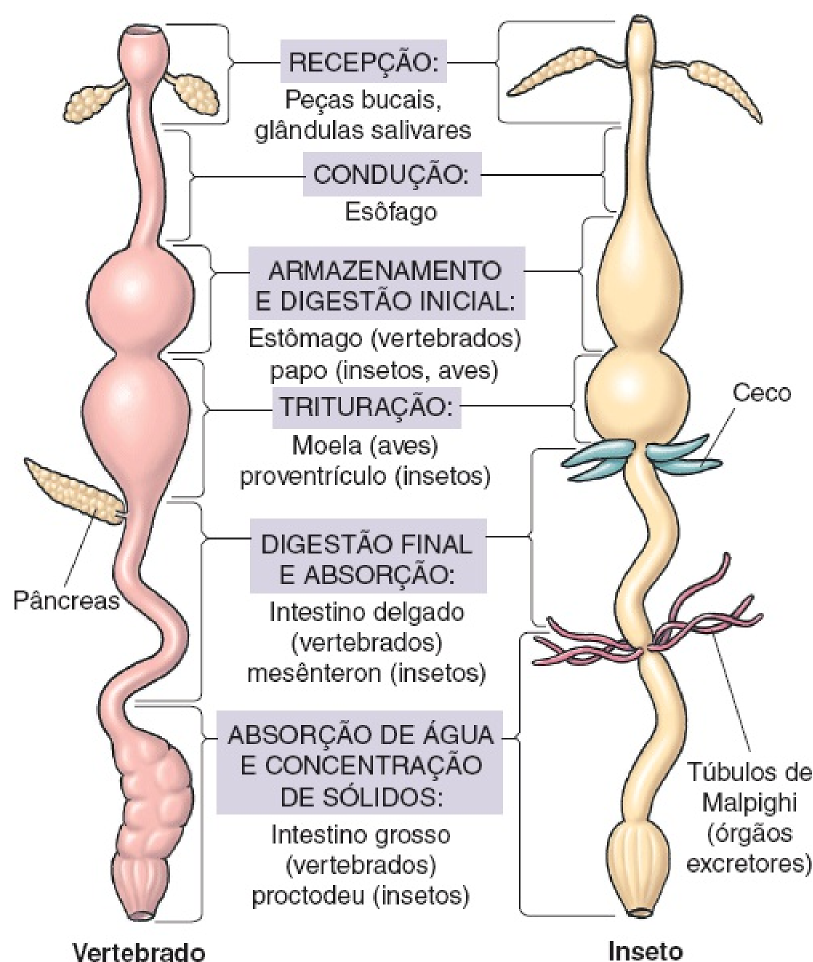


Figura 32.9 Tratos digestivos generalizados de um vertebrado e de um inseto, mostrando as principais regiões funcionais dos sistemas digestivos dos animais.

Região de condução e armazenamento

O **esôfago** dos vertebrados e de muitos invertebrados serve para transferir alimento para a região digestiva. Em muitos invertebrados (anelídeos, insetos, octópodes), o esôfago é expandido em um **papo** (Figura 32.9), utilizado para armazenar o alimento antes da digestão. Entre os vertebrados, apenas as aves têm um papo, que atua armazenando e amolecendo o alimento (p. ex., grãos) antes de passar para o estômago, ou para permitir uma leve fermentação antes de ser regurgitado para alimentar os filhotes.

Região de trituração e digestão inicial

Na maioria dos vertebrados e em alguns invertebrados, o **estômago** promove a digestão inicial, bem como armazena e mistura o alimento com os sucos digestivos. A quebra mecânica do alimento, sobretudo alimentos de origem vegetal com suas resistentes paredes de celulose, frequentemente continua no estômago dos animais herbívoros através de estruturas para triturar e moer. A **moela** muscular dos oligoquetos terrestres e das aves é auxiliada por pequenas pedras e areia engolidas junto com o alimento, ou, como nos artrópodes, por revestimentos endurecidos (p. ex., dentes quitinosos do proventrículo dos insetos [Figura 32.9] e dentes calcários do moinho gástrico dos crustáceos [ver Figura 20.13, no Capítulo 20]).

Os divertículos digestivos – túbulos ou bolsas em fundo cego, que surgem do ducto principal – muitas vezes complementam o estômago de muitos invertebrados. Normalmente, eles são revestidos por um epitélio multifuncional, com células especializadas para secretar muco ou enzimas digestivas, ou para absorção ou para armazenamento. Exemplos incluem os cecos dos poliquetas e insetos, as glândulas digestivas de moluscos bivalves (ver Figura 16.31, no Capítulo 16), o hepatopâncreas dos crustáceos e os cecos pilóricos das estrelas-do-mar.

Os vertebrados herbívoros desenvolveram diversas estratégias para explorar os microrganismos capazes de quebrar a celulose para obter máxima nutrição da matéria vegetal. A despeito da sua abundância na Terra, a celulose que envolve as células vegetais só pode ser digerida por uma enzima, a **celulase**, que tem uma distribuição limitada entre os seres vivos. Nenhum animal consegue produzir celulase intestinal para a digestão direta da celulose. Entretanto, muitos animais herbívoros alojam microrganismos (bactérias e eucariotas unicelulares), em seu intestino, que realmente produzem celulase. Esses

microrganismos fermentam a celulose em condições anaeróbicas no intestino, produzindo ácidos graxos e açúcares que os herbívoros podem aproveitar. Embora a mais perfeita máquina de fermentação seja o estômago com múltiplas câmaras dos ungulados ruminantes, descrito no Capítulo 28, muitos outros animais alojam microrganismos em outras partes do intestino, como o próprio intestino ou o ceco (ver Figura 28.11).

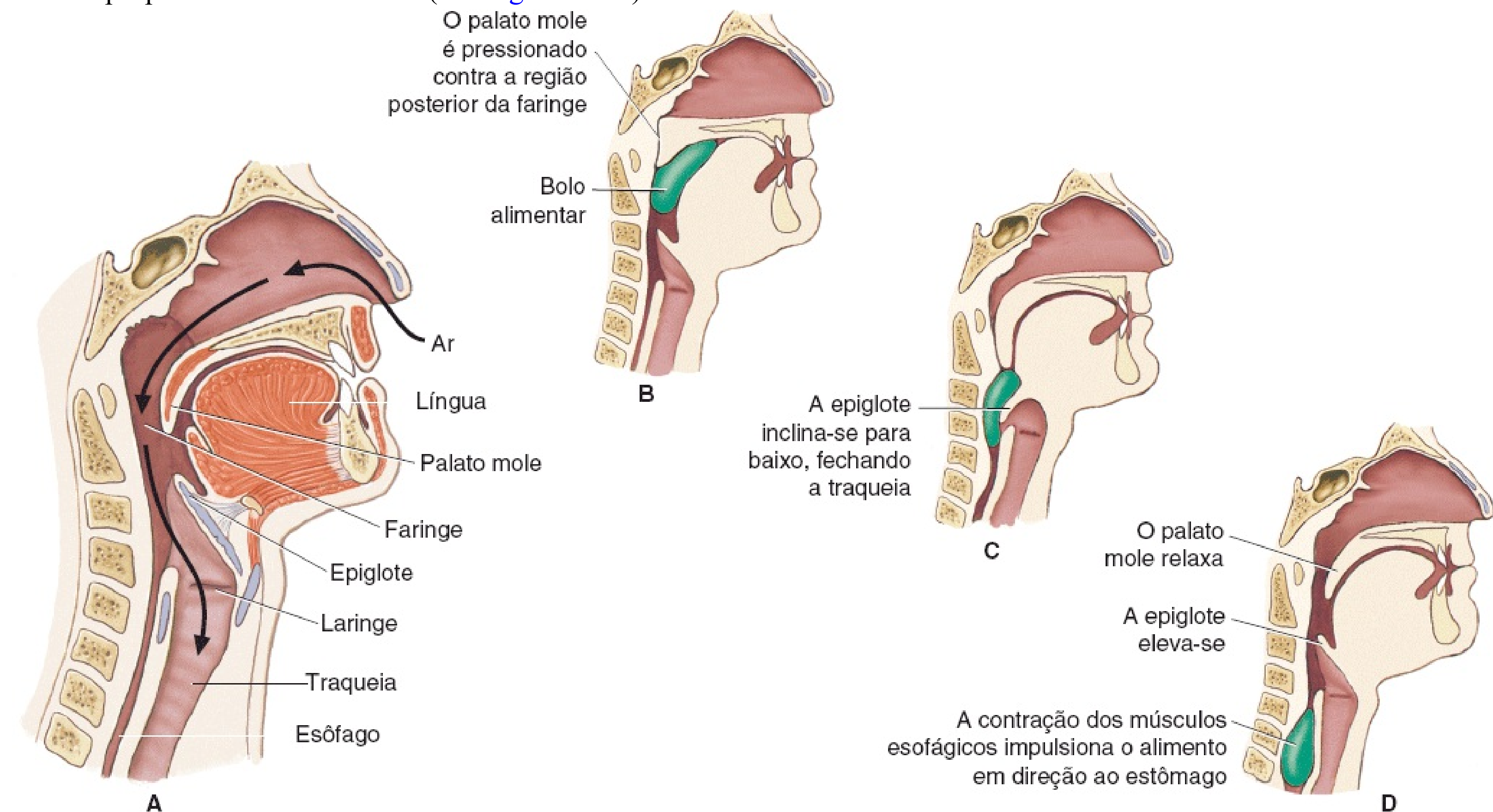


Figura 32.10 Cavidade oral e garganta de um ser humano em corte sagital (**A**) e a sequência da deglutição (**B a D**).

Os estômagos dos vertebrados carnívoros e onívoros são tipicamente um tubo muscular em forma de J cuja camada epitelial interna contém glândulas que produzem enzimas proteolíticas e fortes ácidos; esses últimos são uma adaptação que provavelmente surgiu para matar as presas e deter a atividade bacteriana. Quando o alimento chega ao estômago, o **esfíncter cardíaco** abre-se por reflexo, permitindo sua entrada, e depois se fecha para evitar que seja regurgitado de volta ao esôfago. Nos humanos, ondas peristálticas passam pelo estômago repleto em uma taxa de aproximadamente três por minuto. A agitação é mais vigorosa na extremidade que se liga ao intestino, onde o alimento é constantemente liberado para o **duodeno**, a primeira região do intestino delgado. Um **esfíncter pilórico** regula o fluxo de alimento para o intestino e evita a regurgitação de volta ao estômago. As glândulas tubulares profundas na parede estomacal secretam o **suco gástrico**, aproximadamente 2 ℓ/dia nos seres humanos. Três tipos de células revestem essas glândulas: as **células caliciformes**, que secretam muco; as **células principais**, que secretam **pepsinogênio**; e as **células parietais** ou **oxínticas**, que secretam **ácido hidroclorídrico**. O pepsinogênio é o precursor da **pepsina**, uma **protease** (enzima que degrada proteínas) produzida a partir do pepsinogênio apenas em meio ácido (pH 1,6 a 2,4). Essa enzima altamente específica quebra proteínas grandes mediante hidrólise preferencial de certas ligações peptídicas distribuídas ao longo da cadeia de peptídios de uma molécula de proteína. Embora a pepsina não consiga degradar completamente as proteínas, devido à sua especificidade, ela as hidrolisa efetivamente em polipeptídios menores. Outras proteases completam a digestão da proteína no intestino. A pepsina ocorre no estômago de quase todos os vertebrados.

A **renina** (não confundir com a enzima homônima produzida pelo rim dos vertebrados, Capítulo 30) é uma enzima encontrada no estômago dos mamíferos ruminantes que coalha o leite. Ela provavelmente ocorre em muitos outros mamíferos. Coalhando e precipitando as proteínas do leite, ela retarda seu deslocamento através do estômago. A renina extraída do estômago de bezerros é utilizada para a fabricação de queijos. As crianças, que não apresentam renina, digerem as proteínas do leite com a pepsina ácida, da mesma maneira que os adultos.

A secreção de suco gástrico é intermitente. Embora um pequeno volume de suco gástrico seja secretado continuamente, mesmo durante longos períodos de inanição, a secreção normalmente aumenta quando estimulada pela visão ou pelo aroma do alimento, pela sua presença no estômago e por estados emocionais, como ansiedade e raiva.

A mucosa estomacal não é digerida pelas suas próprias secreções ácidas poderosas porque é protegida por outra secreção gástrica, o muco, composto de água, sais e mucina, um composto orgânico altamente viscoso. O muco reveste e protege a mucosa dos danos químicos e mecânicos. É preciso notar que, apesar do falso conceito popular de que um “estômago ácido” não é saudável, uma ideia reforçada pelas propagandas comerciais, a acidez estomacal é normal e essencial. No entanto, algumas vezes, o revestimento mucoso protetor falha. Essa falha é frequentemente associada a uma infecção causada por bactérias (*Helicobacter pylori*) secretoras de toxinas que causam a inflamação do revestimento estomacal. Essa inflamação pode levar a uma úlcera estomacal.

O cirurgião William Beaumont do exército norte-americano executou um notável estudo clássico sobre a digestão durante os anos de 1825-1833. Seu objeto de estudo foi um jovem viajante franco-canadense, chamado Alexis St. Martin, que vivia em ambientes selvagens. Em 1822, ele acidentalmente atirou em si mesmo no abdome com um mosquete. Milagrosamente, o ferimento cicatrizou, mas uma abertura permanente, ou fístula, foi formada, permitindo a Beaumont olhar diretamente para dentro do estômago de St. Martin (Figura 32.11), que se tornou um paciente permanente sob os cuidados de Beaumont. Por um período de 8 anos, Beaumont observou e registrou como o revestimento do estômago alterava-se sob diferentes condições psicológicas e fisiológicas, como os alimentos transformavam-se durante a digestão, os efeitos de estados emocionais na movimentação estomacal e muitos outros fatos sobre o processo da digestão de seu famoso paciente.

Região de digestão final e absorção | Intestino

A importância de um intestino varia muito entre os grupos animais. Nos invertebrados, cujo estômago tem extensos divertículos digestivos nos quais o alimento é digerido e fagocitado, um intestino serviria apenas como uma via para conduzir os resíduos para fora do corpo. Nos outros invertebrados com estômago simples, e em todos os vertebrados, o intestino está preparado tanto para a digestão quanto para a absorção.

Estruturas para aumentar a área superficial interna de um intestino são altamente desenvolvidas nos vertebrados, porém normalmente estão ausentes entre os invertebrados. Talvez a forma mais direta de aumentar a superfície de absorção de um intestino seria aumentar seu comprimento. O enovelamento do intestino é comum em todos os grupos de vertebrados e atinge o mais alto grau de desenvolvimento nos mamíferos, nos quais o comprimento do intestino pode exceder 8 vezes o comprimento do corpo. Embora um intestino enovelado seja raro entre os invertebrados, outras estratégias para aumentar a área superficial ocorrem em alguns casos. Por exemplo, o **tiflossole** dos oligoquetos terrestres (ver Figura 17.19C, no Capítulo 17), uma dobra interna da parede dorsal do intestino que corre ao longo de todo o comprimento, aumenta efetivamente a área superficial interna do intestino em um corpo estreito que não tem espaço para um intestino enovelado.

As lampreias e tubarões têm dobras longitudinais ou espirais no intestino (ver Figura 24.11). Outros vertebrados desenvolveram dobras elaboradas (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) e minúsculas projeções em forma de dedos denominadas **vilos** (aves e mamíferos; Figura 32.12). A microscopia eletrônica revela que cada célula que reveste a cavidade intestinal tem, adicionalmente, centenas de processos curtos e delicados chamados **microvilos** (Figura 32.13C e D; ver também Figura 3.15B, no Capítulo 3) nas bordas. Esses processos, juntamente com os vilos maiores e as dobras intestinais, podem aumentar a área superficial interna do intestino mais de mil vezes, se comparada a um cilindro liso do mesmo diâmetro. Essa superfície elaborada facilita muito a absorção das moléculas de alimento.

Digestão no intestino delgado dos vertebrados

O alimento é liberado no intestino delgado através de um **esfíncter pilórico**, que relaxa de tempos em tempos, a fim de permitir a entrada do conteúdo estomacal ácido em seu segmento inicial, o **duodeno**. Duas secreções são liberadas nessa região: o **suco pancreático** e a **bile** (Figura 32.14). Ambas as secreções têm um alto teor de bicarbonato, especialmente o suco pancreático, que neutraliza efetivamente o ácido gástrico, elevando o pH da massa alimentar liquefeita, agora chamada de **quimo**, de 1,5 para 7, à medida que ela entra no duodeno. Essa mudança no pH é essencial porque todas as enzimas intestinais são eficazes apenas em um meio neutro ou ligeiramente alcalino.

As células da mucosa intestinal (Figura 32.13A), assim como aquelas da mucosa estomacal, estão sujeitas a um desgaste considerável, sendo constantemente substituídas. As células mais profundas, localizadas na cavidade entre os vilos, dividem-se rapidamente e migram para a parte superior dos vilos. Nos mamíferos, as células chegam até a ponta dos vilos em cerca de 2 dias. Aí são liberadas, junto com as enzimas das membranas, para o interior do lúmen em uma taxa de cerca de 17 bilhões de células por dia ao longo do comprimento do intestino humano. Entretanto, antes de serem descartadas, essas células diferenciam-se em células de absorção que atuam transportando nutrientes desde o lúmen intestinal até a rede de vasos sanguíneos e linfáticos, uma vez completada a digestão.



Figura 32.11 Dr. William Beaumont no Forte Mackinac, Território de Michigan, coletando suco gástrico de Alexis St. Martin.

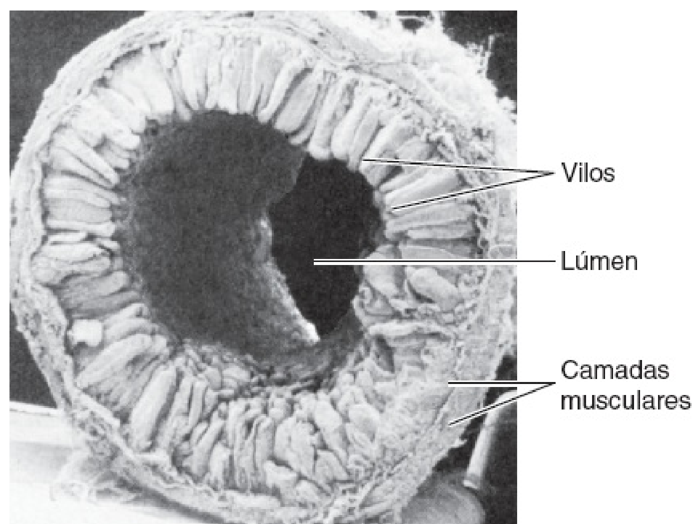


Figura 32.12 Micrografia eletrônica de varredura do intestino de um rato, mostrando os numerosos vilos digitiformes que se projetam para dentro do lúmen e aumentam enormemente a superfície efetiva de absorção e secreção do intestino (21×).

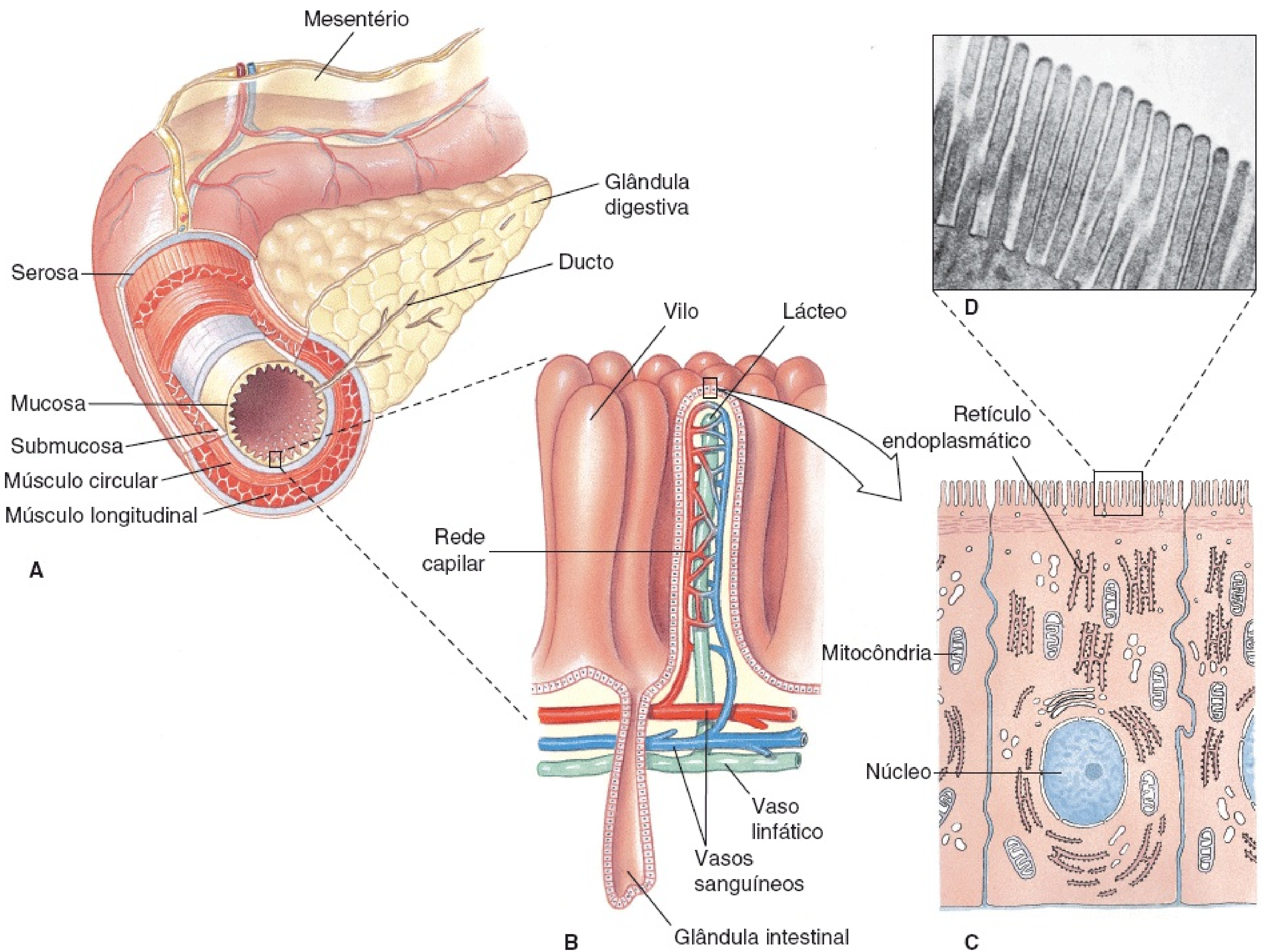


Figura 32.13 Organização do intestino dos vertebrados. **A.** As camadas sucessivas mucosa, submucosa, muscular e a serosa envoltória; uma glândula digestiva secretora de enzimas (p. ex., pâncreas) e o fino mesentério que posiciona o intestino dentro da cavidade do corpo. **B.** Porção do revestimento mucoso do intestino, mostrando os vilos digitiformes. **C.** Corte de uma única célula do revestimento mucoso. **D.** Microvilos na superfície da célula mucosa do intestino de um rato (16.400×).

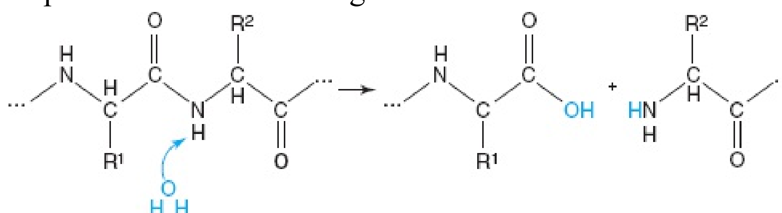
REGIÃO	SECREÇÃO	pH	COMPOSIÇÃO
Glândulas salivares	Saliva	6,5	Amilase Bicarbonato
Estômago	Suco gástrico	1,5	Pepsinogênio HCl Renina nos mamíferos ruminantes
Fígado e vesícula biliar	Bile	7 a 8	Sais e pigmentos biliares Colesterol
Pâncreas	Suco pancreático	7 a 8	Tripsina, quimotripsina Carboxipeptidase Lipase, amilase Nucleases Bicarbonato
Intestino delgado	Enzimas da membrana	7 a 8	Aminopeptidase Maltase Lactase Sacarase Fosfatase alcalina Nucleotidase Nucleosidade

Figura 32.14 Secreções do canal alimentar de um mamífero com os principais componentes e o pH de cada secreção.

Bile. O fígado secreta bile no **ducto biliar**, que se abre na porção superior do intestino (duodeno). Entre as refeições, a bile é armazenada na **vesícula biliar**, um saco de armazenamento dilatável que a libera quando estimulada pela presença de alimentos gordurosos no duodeno. A bile contém água, sais biliares e pigmentos, mas nenhuma enzima (Figura 32.14). Os **sais biliares** (principalmente taurocolato de sódio e glicocolato de sódio) são essenciais para a digestão das gorduras. As gorduras são particularmente resistentes à digestão enzimática porque tendem a permanecer na forma de grandes glóbulos insolúveis em água. Os sais biliares reduzem a tensão superficial dos glóbulos de gordura, permitindo que a agitação forte que ocorre no intestino quebre essas gorduras em gotículas minúsculas (emulsificação). Com o grande aumento da exposição da superfície total das partículas de gordura, as lipases tornam-se capazes de atingir e hidrolisar as moléculas de triglicerídios. A coloração amarelo-esverdeada da bile é produzida pelos **pigmentos biliares**, resultantes da degradação da hemoglobina de glóbulos vermelhos velhos. Os pigmentos biliares também conferem às fezes sua coloração característica.

A produção de bile é apenas uma das muitas funções do fígado. Esse órgão altamente versátil é o local de armazenamento de glicogênio, centro de produção de proteínas plasmáticas, local de síntese de proteínas e desintoxicação de resíduos proteicos, sítio de destruição de glóbulos vermelhos velhos e centro do metabolismo de gorduras, aminoácidos e carboidratos.

Suco pancreático. A secreção pancreática dos vertebrados contém diversas enzimas de grande importância na digestão (Figura 32.14). Duas poderosas proteases, a **tripsina** e a **quimotripsina**, continuam a digestão enzimática das proteínas, iniciada pela pepsina, a qual foi, nesse estágio, inativada pela alcalinidade do intestino. A tripsina e a quimotripsina, assim como a pepsina, são proteases altamente específicas que quebram as ligações peptídicas de uma molécula de proteína. A hidrólise de uma ligação peptídica pode ser mostrada da seguinte maneira:



O suco pancreático também contém **carboxipeptidase**, que remove os aminoácidos das extremidades carboxila dos polipeptídios; **lipase pancreática**, que hidrolisa as gorduras em ácidos graxos e glicerol; **amilase pancreática**, uma enzima que degrada o amido, com ação idêntica à amilase salivar em sua ação; e **nucleases**, que degradam RNA e DNA em

nucleotídios.

Enzimas de membrana. As células que revestem o intestino contêm enzimas digestivas, imersas como proteínas na membrana plasmática, que continuam a digestão dos carboidratos, proteínas e compostos fosfatados (Figura 32.14). Essas enzimas das membranas dos microvilos (Figura 32.13D) incluem a **aminopeptidase**, que quebra os aminoácidos terminais da extremidade amina de peptídios curtos, e diversas **dissacaridases**, enzimas que quebram moléculas de açúcar com 12 carbonos em unidades de seis carbonos. As dissacaridases incluem a **maltase**, que divide a maltose em duas moléculas de glicose; a **sacarase**, que divide a sacarose em frutose e glicose; e a **lactase**, que divide a lactose (o açúcar do leite) em glicose e galactose. Também estão presentes a **fosfatase alcalina**, uma enzima que ataca diversos compostos fosfatados, e as **nucleotidases** e **nucleosidases**, que continuam a quebra dos nucleotídios em nucleosídios e, finalmente, nos açúcares ribose e desoxirribose, e purinas e pirimidinas.

Embora o leite seja o alimento universal dos mamíferos recém-nascidos e um dos alimentos mais completos do ser humano, muitos adultos não conseguem digeri-lo porque não têm lactase, a enzima que hidrolisa a lactose (o açúcar do leite). A intolerância à lactose é geneticamente determinada. Ela é caracterizada por inchaço abdominal, cólicas, flatulência e diarreia líquida, todos esses sintomas aparecendo entre 30 e 90 min após a ingestão do leite ou de seus subprodutos não fermentados (laticínios fermentados, como iogurte e queijo, não criam problemas de intolerância).

Os europeus do norte e seus descendentes, que incluem a maioria dos americanos descendentes de europeus, são bem tolerantes ao leite. Muitos outros grupos étnicos são geralmente intolerantes à lactose, incluindo os japoneses, chineses, esquimós, índios sul-americanos e a maioria dos africanos. Apenas cerca de 30% dos americanos descendentes de africanos são tolerantes; aqueles que são tolerantes são descendentes de povos das regiões leste e central da África, onde a fabricação de laticínios é tradicional e a tolerância à lactose é alta.

Absorção

Pouco alimento é absorvido no estômago porque a digestão ainda está incompleta e a área superficial para absorção é limitada. No entanto, algumas substâncias, como fármacos solúveis em lipídios e o álcool, são absorvidas principalmente nesse local, o que contribui para sua rápida ação. A maior parte do alimento digerido é absorvida no intestino delgado, onde numerosos vilos e microvilos digitiformes proporcionam uma enorme área superficial através da qual os materiais podem passar do lúmen intestinal para a circulação.

Os carboidratos são absorvidos quase exclusivamente como açúcares simples (monossacarídios, como, por exemplo, glicose, frutose e galactose) porque o intestino é virtualmente impermeável a polissacarídios. As proteínas são absorvidas, principalmente, como suas subunidades de aminoácidos, embora uma quantidade limitada de pequenas proteínas ou fragmentos peptídicos possa ser absorvida. Os processos de transporte ativo e passivo transferem os açúcares simples e os aminoácidos através do epitélio intestinal (ver Capítulo 3).

Imediatamente após uma refeição, essas substâncias estão em uma concentração tão alta no intestino que passam facilmente por difusão através de transporte facilitado para o sangue (Capítulo 3), onde sua concentração é inicialmente menor. No entanto, se a difusão fosse apenas passiva, seria esperado que a transferência cessasse tão logo as concentrações de uma substância se tornassem iguais em ambos os lados do epitélio intestinal. A transferência passiva sozinha permitiria a perda de nutrientes valiosos nas fezes. De fato, muito pouco é perdido porque a transferência passiva é complementada por um mecanismo de **transporte ativo** (Capítulo 3), localizado nas células epiteliais, que transfere moléculas de alimento digerido para o sangue. As substâncias são movimentadas *contra* seu gradiente de concentração, um processo que requer energia. Embora nem todos os produtos alimentares sejam transportados ativamente, aqueles que o são, como a glicose, a galactose e a maioria dos aminoácidos, são carregados por transportadores proteicos específicos para cada tipo de molécula.

Como mencionado anteriormente, as gotículas de gordura são emulsificadas pelos sais biliares e, depois, digeridas pela lipase pancreática. Os triglicerídios são quebrados em ácidos graxos e monoglicerídios, que se combinam com os sais biliares formando gotículas minúsculas chamadas **micelas**. Quando as micelas entram em contato com os microvilos do epitélio intestinal, os ácidos graxos e os monoglicerídios são absorvidos por difusão simples. Eles entram, então, no retículo endoplasmático das células de absorção, onde são sintetizados novamente como triglicerídios, antes de passarem para os ductos **lácteos** (Figura 32.13B). Dos ductos lácteos, as gotículas de gordura entram no sistema linfático (ver Figura 31.18) e,

no fim, passam para a circulação sanguínea através do ducto torácico. Depois de uma refeição gordurosa, mesmo um sanduíche de pasta de amendoim, a presença de numerosas gotículas de gordura no sangue confere uma aparência leitosa ao plasma sanguíneo. A digestão, absorção e metabolismo dos triglicerídios são, atualmente, um importante foco de pesquisa que levou ao desenvolvimento de diversos fármacos antiobesidade usados para controlar nosso peso.

Região de absorção da água e concentração de sólidos

O intestino grosso consolida os restos não digeridos por meio da reabsorção de água a fim de formar fezes sólidas ou semissólidas, que serão removidas do corpo pela defecação. A reabsorção da água tem uma importância especial nos insetos, principalmente aqueles que vivem em ambientes secos, que precisam (e, de fato conseguem) conservar quase toda água que passa pelo reto. As **glândulas retais** especializadas absorvem a água e os íons conforme a necessidade, deixando para trás pelotas fecais quase completamente secas. Nos répteis e nas aves, que também produzem fezes praticamente secas, a maior parte da água é reabsorvida na cloaca. São formadas fezes pastosas esbranquiçadas, que contêm tanto os resíduos alimentares não digeridos quanto o ácido úrico.

O cólon da maioria dos vertebrados contém um número enorme de bactérias, que entram, pela primeira vez, no cólon estéril de um recém-nascido, junto com o alimento. Nos seres humanos adultos, aproximadamente um terço do peso seco das fezes é formado por bactérias; essas incluem tanto bactérias inofensivas, como aquelas que podem causar sérias doenças, caso escapem para o abdome ou para a corrente sanguínea. Normalmente, as defesas do corpo evitam a invasão de tais bactérias. As bactérias degradam os resíduos nas fezes e proporcionam algum benefício nutricional por sintetizarem certas vitaminas (vitamina K e pequenas quantidades de algumas vitaminas do complexo B), que são absorvidas pelo corpo.

REGULAÇÃO DA INGESTÃO DE ALIMENTO

A maioria dos animais controla a ingestão de alimento inconscientemente, a fim de equilibrar o gasto de energia. Se o gasto de energia for aumentado por maior atividade física, mais alimento é consumido. A maioria dos vertebrados, dos peixes aos mamíferos, seleciona o alimento mais pelas calorias do que pelo volume porque, se a dieta for rica em fibras, eles respondem comendo mais. De modo semelhante, a ingestão é diminuída depois de um período de vários dias de ingestão calórica muito alta.

Um **centro da fome** do encéfalo, localizado no hipotálamo e no tronco encefálico (Capítulo 33), regula a ingestão de alimento. Uma queda no nível de glicose sanguínea estimula o desejo de comer. Enquanto a maioria dos animais parece ser capaz de estabilizar seu peso em níveis normais sem esforço, muitos seres humanos não o conseguem. A obesidade tem aumentado em todo o mundo industrializado e é, atualmente, um importante problema de saúde em muitos países. De acordo com pesquisas recentes, dois terços dos adultos e um terço das crianças (National Health and Nutrition Survey 2009–2012) nos EUA estão com sobrepeso ou obesos. No Canadá, um terço das crianças e adolescentes foi classificado com sobrepeso ou obesidade entre 2009 e 2011 (Statistics Canada). A avaliação do excesso de peso leva em conta o índice da massa corporal (IMC, peso em quilogramas dividido pelo quadrado da altura em metros), a circunferência da cintura e o fator de risco para as doenças associadas a obesidade, como diabetes tipo 2, doenças cardiovasculares e alguns cânceres. Um IMC de 25 ou mais é considerado sobrepeso, enquanto um IMC de 30 ou mais determina obesidade.

Algumas pessoas obesas não comem significativamente mais comida do que pessoas magras, mas têm uma predisposição genética herdada para ganhar peso quando estão em uma dieta rica em gorduras ou em carboidratos. O aumento de refeições tipo *fast-food*, tamanhos maiores de porções e um estilo de vida mais sedentário, entretanto, estão associados ao predomínio da obesidade nos países desenvolvidos. Há também uma alta correlação entre o aumento no consumo de frutose (encontrada em alimentos processados) e o aumento da obesidade. As calorias líquidas de frutose parecem diminuir a regulação da ingestão de alimento e, consequentemente, provocar mais ganho de peso do que a ingestão das calorias sólidas da frutose. As evidências sugerem que o aumento no consumo de frutose nas dietas leva à insensibilidade ou resistência à insulina (ver Capítulo 34), ao subsequente ganho de peso e a diabetes tipo 2. Algumas pessoas obesas também têm uma capacidade reduzida para queimar o excesso de calorias por meio da “termogênese induzida pela dieta”. Os mamíferos placentários são os únicos a apresentar um tecido adiposo escuro denominado **gordura marrom**, especializado para a geração de calor. Os mamíferos recém-nascidos, incluindo os bebês humanos, têm muito mais gordura marrom por peso corporal do que os adultos. Nas crianças, a gordura marrom está localizada no peito e na parte superior das costas e na região próxima aos rins. As

abundantes mitocôndrias da gordura marrom contêm uma proteína chamada **proteína de desacoplamento**, que atua no desacoplamento da produção de ATP durante a fosforilação oxidativa (Capítulo 4). A termogênese na gordura marrom é estimulada por excesso de alimento e por temperaturas frias (**termogênese sem tremores**, ver Capítulo 30) e é ativada pelo sistema nervoso simpático (Capítulo 33), que responde aos sinais do hipotálamo e tronco encefálico. Nas pessoas com peso médio, um aumento na ingestão de calorias induz a gordura marrom a dissipar o excesso de energia na forma de calor mediante a ação da proteína de desacoplamento. Os índios Pima do Arizona têm uma baixa atividade do sistema nervoso simpático, e isso pode contribuir para o predomínio de obesidade nessa população. As pesquisas atuais sobre essa ligação entre termogênese induzida pela dieta e obesidade podem proporcionar novas terapias para as pessoas obesas.

Muitos mamíferos têm dois tipos de tecido adiposo que desempenham funções completamente diferentes. O **tecido adiposo branco**, que constitui a maior parte da gordura corporal, está adaptado ao armazenamento de gordura derivada, principalmente, do excesso de gorduras e de carboidratos da dieta. Ele está distribuído por todo o corpo, particularmente nas camadas profundas da pele. O **tecido adiposo marrom** é altamente especializado em mediar a termogênese sem tremores, induzida pela dieta, mais do que pelo armazenamento de gordura. A gordura marrom, exclusiva dos mamíferos placentários, está especialmente bem desenvolvida nas espécies de morcegos e roedores que hibernam, porém também ocorre em muitas espécies que não hibernam, como os coelhos, artiodáctilos, carnívoros e primatas (incluindo os humanos). Ela é marrom porque está repleta de mitocôndrias contendo grandes quantidades de moléculas de citocromo portadoras de ferro. Nas células comuns do corpo, o ATP é produzido por um fluxo de elétrons ao longo da cadeia de transporte de elétrons (cadeia respiratória, Capítulo 4). Depois, esse ATP ativa diversos processos celulares. Nas células da gordura marrom é gerado calor em vez de ATP. Um hormônio recém-descoberto, chamado irisina, é secretado no músculo esquelético durante a atividade física. Esse hormônio parece estimular a conversão de tecido adiposo branco em tecido adiposo marrom, aumentando, assim, o consumo de energia.

Existem outras razões para a obesidade além do fato de que muitas pessoas, simplesmente, comem demais e fazem muito pouco exercício. As reservas de gordura são supervisionadas pelo hipotálamo e tronco encefálico e podem ser estabilizadas em um nível acima ou abaixo do padrão. Um nível alto pode ser rebaixado até certo ponto por meio de exercícios, porém, como as pessoas que fazem regime estão dolorosamente cientes, o corpo defende com notável tenacidade as suas reservas de gordura. Em 1995, foi descoberto um hormônio produzido pelas células adiposas e que curou a obesidade em ratos mutantes que não tinham o gene produtor desse hormônio. O hormônio, denominado **leptina**, parece operar através de um sistema de retroalimentação que informa ao hipotálamo e tronco encefálico quanta gordura o corpo carrega (ver Capítulo 34). Se os níveis forem altos, a liberação da leptina pelas células adiposas leva a uma redução no apetite e aumento na termogênese. A descoberta da leptina desencadeou uma avalanche de pesquisas sobre a obesidade e ressuscitou o interesse comercial na produção de um medicamento para a perda de peso à base desse hormônio. Infelizmente, a maioria das pessoas obesas não responde a infusões de leptina e na verdade produzem, por si mesmas, quantidades maiores do que as normais. Seu encéfalo parece ter se tornado resistente a esses níveis altos de leptina e não responde diminuindo o apetite. Agora foi demonstrado que as células adiposas secretam diversos hormônios, e muitas pesquisas enfocam a compreensão sobre como esses múltiplos sinais interagem com sinais de saciedade a curto prazo, produzidos durante o processo de digestão (discutido na próxima seção) a fim de controlar a ingestão de alimentos e, subsequentemente, o peso corporal.

Regulação da digestão

O processo digestivo é coordenado por uma família de hormônios (ver Capítulo 34) produzida pelo tecido endócrino mais difuso do corpo, chamado sistema enteroendócrino, encontrado no trato gastrintestinal (GI). Os hormônios desse sistema são exemplos das muitas substâncias produzidas pelo corpo dos vertebrados e que têm uma função hormonal, embora não sejam necessariamente produzidas por glândulas endócrinas distintas.

Entre os principais hormônios GI estão a gastrina, a colecistocinina (CCK) e a secretina (Figura 32.15). A **gastrina** é um hormônio polipeptídico pequeno, produzido pelas células endócrinas da região pilórica do estômago. A gastrina é secretada em resposta à estimulação pelas terminações nervosas parassimpáticas (nervo vago) e quando alimentos proteicos entram no estômago. Suas ações principais são estimular a secreção de ácido clorídrico das células parietais ou oxínticas e aumentar a mobilidade gástrica. A gastrina é um hormônio incomum, pois exerce sua ação no mesmo órgão no qual é secretado. A **CCK**

também é um hormônio polipeptídico e tem uma impressionante semelhança estrutural à gastrina, sugerindo que ambas tenham surgido pela duplicação de genes ancestrais. A CCK é secretada por células endócrinas presentes nas paredes da região superior do intestino delgado em resposta à presença de ácidos graxos e aminoácidos no duodeno. Ela tem pelo menos três funções distintas: estimula a contração da vesícula biliar e, portanto, aumenta o fluxo de sais biliares para o intestino; estimula uma secreção do pâncreas rica em enzimas e atua no tronco encefálico, contribuindo para a sensação de saciedade depois de uma refeição, particularmente rica em gorduras. O primeiro hormônio a ser descoberto, a **secretina** (ver o ensaio de abertura do Capítulo 34), é produzido pelas células endócrinas da parede do duodeno. Ela é secretada em resposta ao alimento e a ácidos fortes no estômago e intestino delgado, e sua ação principal é estimular a liberação de um fluido pancreático alcalino que neutraliza o ácido estomacal à medida que ele penetra no intestino. Ela também ajuda na digestão da gordura inibindo a movimentação gástrica e aumentando a produção de uma secreção biliar alcalina do fígado.

Os hormônios GI continuam a ser isolados, e suas estruturas, determinadas. Até agora, todos são peptídios e muitos ocorrem tanto no trato GI quanto no sistema nervoso central. Um desses é a CCK, que ocorre em altas concentrações no córtex cerebral e no hipotálamo dos mamíferos. Por proporcionar uma sensação de saciedade após uma refeição (mencionada antes), ela pode desempenhar um papel na regulação do apetite. Muitos outros peptídios GI, por exemplo, o peptídio intestinal vasoativo (VIP), o peptídio semelhante ao glucagon 1 (GLP-1), o polipeptídio pancreático (PP), o peptídio inibidor gástrico (GIP), a grelina e o peptídio YY (PYY) parecem ser neurotransmissores no encéfalo. Por exemplo, grelina, PP e PYY também parecem ser reguladores a curto prazo da ingestão de alimento. Os níveis de grelina aumentam antes de uma refeição e parecem estimular o apetite, enquanto os níveis de PP e PYY aumentam durante a refeição e induzem saciedade. Muitas pesquisas enfocam os peptídios recém-descobertos na esperança de encontrar uma "pílula mágica" para resolver a crise atual de obesidade.

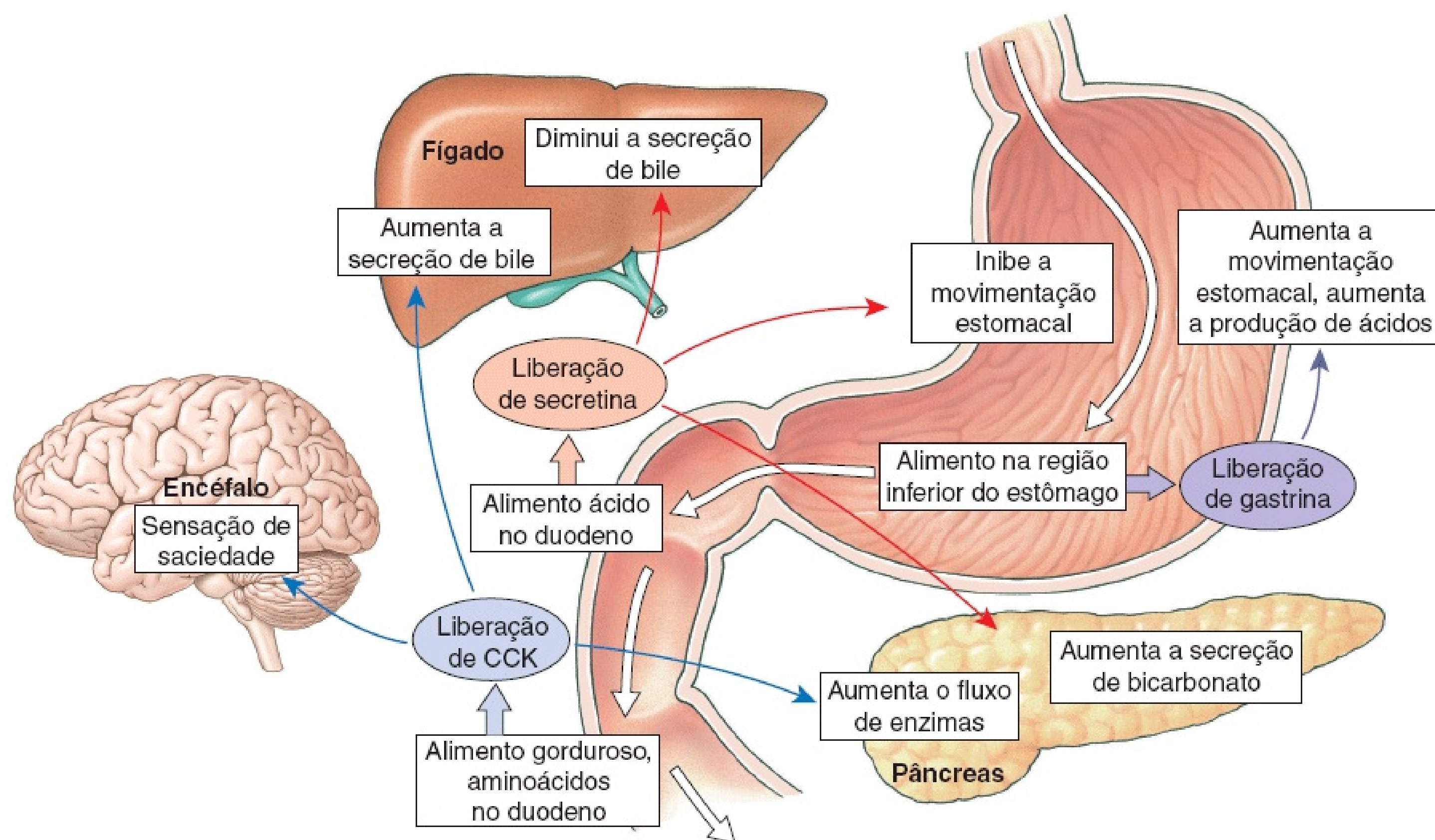


Figura 32.15 Três hormônios importantes da digestão. São mostradas as ações principais dos hormônios gastrina, CCK (colecistocinina) e secretina.

NECESSIDADES NUTRICIONAIS

O alimento dos animais precisa incluir **carboidratos, proteínas, gorduras, água, sais minerais** e **vitaminas**. Os carboidratos e gorduras são combustíveis necessários para gerar energia e para a síntese de várias substâncias e estruturas. As proteínas (na verdade, os aminoácidos que as compõem) são necessárias para a síntese de proteínas específicas para cada espécie e outros compostos que contêm nitrogênio. A água é necessária como o solvente para a química do corpo e como o principal

componente de todos os fluidos corporais. Os sais inorgânicos são necessários como fonte dos ânions e cátions dos fluidos e dos tecidos corporais, constituindo importantes componentes estruturais e fisiológicos em todo o corpo. As vitaminas são fatores acessórios retirados dos alimentos e que, frequentemente, fazem parte da estrutura de muitas enzimas.

Uma **vitamina** é um composto orgânico relativamente simples que é necessário em quantidades muito pequenas na dieta para algumas funções celulares específicas. As vitaminas não são fonte de energia, mas funcionam como coenzimas (ver Capítulo 4) que estão frequentemente associadas à atividade de importantes enzimas de papéis metabólicos vitais. As plantas e muitos microrganismos sintetizam todos os compostos orgânicos de que necessitam; os animais, entretanto, perderam certas habilidades de síntese durante sua evolução e dependem, basicamente, das plantas para fornecer esses compostos. As vitaminas, portanto, representam lacunas sintéticas no mecanismo metabólico dos animais.

As vitaminas são normalmente classificadas como lipossolúveis (solúveis em solventes lipídicos, como o éter) ou hidrossolúveis. As **vitaminas hidrossolúveis** incluem o complexo B e a vitamina C (Quadro 32.1). As vitaminas do complexo B, assim agrupadas porque se descobriu, posteriormente, que a vitamina B original compreendia uma série de moléculas diferentes, tendem a ser encontradas juntas na natureza. Quase todos os animais, vertebrados e invertebrados, precisam de vitaminas B; elas são vitaminas "universais". A necessidade da vitamina C e das **vitaminas lipossolúveis** A, D_3, E e K na dieta é praticamente restrita aos vertebrados, embora algumas sejam necessárias para alguns invertebrados. Mesmo para grupos com estreito parentesco, as necessidades de ingestão de vitaminas são relativas, e não absolutas. Um coelho não precisa de vitamina C, mas os porquinhos-da-índia e os seres humanos precisam. Alguns pássaros canoros precisam de vitamina A, enquanto outros não.

O reconhecimento, anos atrás, de que muitas doenças dos seres humanos e dos animais domésticos eram causadas por ou associadas a deficiências na alimentação levou os biólogos a procurarem por nutrientes específicos que preveniriam tais doenças. Essas pesquisas produziram, enfim, uma lista de **nutrientes essenciais** para as pessoas e para as outras espécies animais estudadas. Os nutrientes essenciais são aqueles necessários para o crescimento normal e a manutenção e que *devem* fazer parte da dieta. É "essencial" que esses nutrientes estejam na dieta porque um animal não consegue sintetizá-los a partir dos outros constituintes consumidos. Quase 30 compostos orgânicos (aminoácidos e vitaminas) e 21 elementos são essenciais para os humanos (Quadro 32.1). Considerando que o corpo contém milhares de compostos orgânicos diferentes, a lista do Quadro 32.1 é notavelmente curta. As células animais podem sintetizar compostos de uma variedade e complexidade enormes a partir de um grupo pequeno e seleto de matérias brutas.

Na dieta de um norte-americano padrão, aproximadamente 50% das calorias totais (conteúdo energético) vêm dos carboidratos e 40% dos lipídios. As proteínas, essenciais como são para as necessidades estruturais, representam apenas um pouco mais de 10% do total de calorias. Os carboidratos são largamente consumidos porque são mais abundantes e mais baratos do que as proteínas e lipídios. De fato, os seres humanos e muitos outros animais podem sobreviver com dietas destituídas de carboidratos, desde que uma quantidade suficiente de calorias e de nutrientes essenciais esteja presente. Antes do declínio da sua cultura nativa, os esquimós viviam com uma dieta que era rica em gordura e proteína e muito pobre em carboidratos.

Quadro 32.1 **Necessidades nutricionais humanas.**

Vitaminas hidrossolúveis	
Tiamina (B_1)	
Riboflavina (B_2)	Folacina (ácido fólico)
Niacina (ácido nicotínico)	Vitamina B_{12} (cobalamina)
	Biotina

Piridoxina (B_6)	Ácido ascórbico (C)
Ácido pantotênico	
Vitaminas lipossolúveis	
A, D_3, E e K	
Minerais	
Principais	*Traços*
Cálcio	Ferro
Fósforo	Flúor
Enxofre	Zinco
Potássio	Cobre
Cloro	Silício
Sódio	Vanádio
Magnésio	Estanho
	Níquel
	Selênio
	Manganês
	Iodo
	Molibdênio
	Cromo
	Cobalto
Aminoácidos	

Fenilalanina	Metionina
Lisina	Triptofano
Isoleucina	Treonina
Leucina	Arginina*
Valina	Histidina*
Ácidos graxos poli-insaturados	
Araquidônico	
Linoleico	
Linolênico	

*Necessários para o crescimento normal das crianças.

Os lipídios são necessários principalmente para fornecer energia. Entretanto, pelo menos três ácidos graxos são essenciais para os seres humanos porque não conseguimos sintetizá-los. Muito interesse e pesquisas têm sido dedicados aos lipídios presentes em nossas dietas por causa da associação entre dietas gordurosas, obesidade e **aterosclerose**. O assunto é complexo, mas as evidências sugerem que a aterosclerose pode ocorrer quando a dieta é rica em lipídios saturados (lipídios sem ligações duplas nas cadeias de carbono dos ácidos graxos) e pobre em lipídios poli-insaturados (duas ou mais ligações duplas nas cadeias de carbono).

A aterosclerose (*Gr. atheroma*, um tumor contendo material pastoso, + sclerosis, endurecimento) é uma doença degenerativa na qual substâncias lipídicas acumulam-se no revestimento das artérias, causando um estreitamento da passagem e eventual endurecimento e perda da elasticidade. As evidências atuais sugerem que a inflamação da parede das artérias precede a deposição da gordura. Níveis elevados de colesterol podem estimular tais inflamações. Os fármacos que diminuem o colesterol são utilizados por muitas pessoas em um esforço de diminuir o risco de doenças cardiovasculares, como a aterosclerose e condições relacionadas.

As proteínas são alimentos caros e limitados na dieta. As proteínas, obviamente, não são elas próprias os nutrientes essenciais, mas contêm os aminoácidos essenciais. Dos 20 aminoácidos comumente encontrados nas proteínas, oito, e possivelmente 10, são essenciais aos seres humanos (Quadro 32.1). Podemos sintetizar o restante a partir de outros aminoácidos. Geralmente, as proteínas animais têm mais aminoácidos essenciais do que as proteínas de origem vegetal. Todos os oito aminoácidos essenciais precisam estar presentes simultaneamente na dieta para a síntese de proteínas. Na ausência de um ou mais, a utilização dos outros aminoácidos é reduzida proporcionalmente; eles não podem ser armazenados e são metabolizados para obtenção de energia. Portanto, contar predominantemente com uma única fonte de alimento vegetal na dieta levará, sem dúvida, à deficiência de proteína. Esse problema pode ser solucionado se dois tipos de proteína vegetal, que apresentem intensidades complementares em relação aos aminoácidos essenciais, forem ingeridos simultaneamente. Por exemplo, uma dieta equilibrada de proteínas pode ser preparada misturando-se farinha de trigo, deficiente apenas em lisina, com um legume (ervilhas ou feijões), que são boas fontes de lisina, mas são deficientes em metionina e cisteína. Cada planta complementa a outra por ter quantidades adequadas daqueles aminoácidos que são deficientes na outra.

Como as proteínas animais são ricas nos aminoácidos essenciais, elas estão em grande demanda em todos os países. Os norte-americanos ingerem muito mais proteína animal do que os asiáticos e africanos. Em 2005, 40% das calorias na dieta dos países desenvolvidos derivavam de produtos animais. Em comparação, nos países em desenvolvimento apenas 23% das calorias vêm de fontes animais.[2] Os norte-americanos consomem aproximadamente um quarto de toda a carne produzida no mundo.

São reconhecidos dois tipos diferentes de deficiências alimentares: o marasmo ou desnutrição seca, isto é, a desnutrição generalizada devido a uma dieta pobre tanto em calorias quanto em proteínas, e a desnutrição úmida ou *kwashiorkor*, isto é, a desnutrição proteica em uma dieta adequada em calorias, mas pobre em proteínas. O marasmo (Gr. *marasmos*, definhar) é comum em crianças desmamadas cedo demais e submetidas a uma dieta pobre em calorias e proteínas. Essas crianças são letárgicas e seus corpos definham. O *kwashiorkor* é uma palavra do oeste africano que descreve uma doença que a criança adquire quando a amamentação é interrompida pela chegada de um irmão recém-nascido. Essa doença caracteriza-se por retardo no crescimento, anemia, músculos fracos, corpo inchado com a típica barriga d'água, diarreia aguda, suscetibilidade a infecções e alta taxa de mortalidade.

A subnutrição e a desnutrição são classificadas como dois dos mais antigos problemas do mundo e permanecem, ainda hoje, como um dos maiores problemas de saúde, afligindo mais de um oitavo da população humana. As crianças em fase de crescimento e as mulheres grávidas e lactantes são especialmente vulneráveis aos efeitos devastadores da desnutrição. A proliferação e o crescimento celular no encéfalo humano são mais acelerados nos últimos meses da gestação e no primeiro ano após o nascimento. Um suprimento adequado de proteínas para o desenvolvimento neuronal é uma necessidade durante esse período crítico, a fim de prevenir disfunções neurológicas. Os encéfalos das crianças que morrem de desnutrição proteica no primeiro ano de vida têm de 15 a 20% menos células encefálicas do que o das crianças normais (Figura 32.16). As crianças desnutridas que sobrevivem a esse período (Figura 32.17) podem sofrer danos encefálicos permanentes e não podem ser ajudadas por tratamentos corretivos posteriores. Os estudos sugerem que a pobreza, com a consequente falta de recursos educacionais e médicos, além das baixas expectativas, exacerba os efeitos da desnutrição pelo atraso do desenvolvimento intelectual.[3]

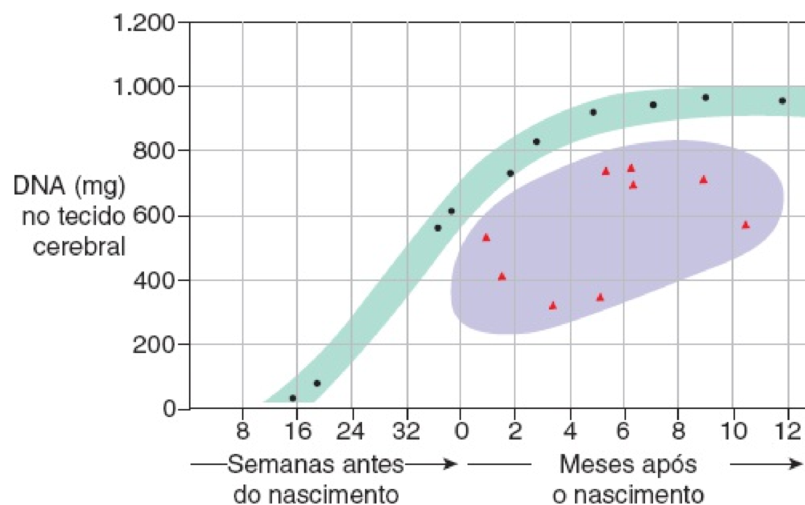


Figura 32.16 Efeito da desnutrição precoce no número de células (medido como a quantidade total de DNA) no encéfalo humano. O gráfico mostra que crianças desnutridas (*em lilás*) apresentam muito menos células cerebrais do que crianças normais (*curva de crescimento verde*).



Figura 32.17 Criança refugiada sofrendo de desnutrição grave.

Resumo

Os organismos autótrofos (principalmente plantas verdes e cianobactérias) que utilizam compostos inorgânicos como matéria-prima capturam a energia da luz solar através da fotossíntese e produzem moléculas orgânicas complexas. Os organismos heterótrofos (bactérias, fungos e animais) utilizam os compostos orgânicos sintetizados pelas plantas e a energia das ligações químicas armazenada neles, para suas próprias necessidades nutricionais e energéticas.

Um grande grupo de animais, com níveis de complexidade bem diferentes, alimenta-se pela filtração de diminutos organismos e de matéria particulada em suspensão na água. Outros alimentam-se de detritos orgânicos depositados no substrato. Os organismos mais seletivos desenvolveram mecanismos para manipular quantidades maiores de alimento, incluindo várias estruturas para agarrar, rasgar, perfurar, dilacerar, morder e mastigar. A ingestão de fluidos caracteriza os endoparasitos, que podem absorver alimento através da superfície geral do corpo, e os ectoparasitos, herbívoros e predadores que desenvolveram peças bucais especializadas para perfurar e sugar.

A digestão é o processo de quebrar o alimento mecânica e quimicamente em subunidades moleculares para absorção. A digestão é intracelular nos grupos de eucariotas unicelulares e nas esponjas. Nos animais mais complexos, ela é complementada e, por fim, substituída totalmente pela digestão extracelular, que ocorre em estágios sequenciais em uma cavidade tubular, ou canal alimentar. A boca recebe o alimento, mistura-o com a saliva lubrificante e, posteriormente, transfere-o para o esôfago e para regiões onde pode ser armazenado (papo), moído (moela) ou acidificado e sujeito a uma digestão inicial (estômago dos vertebrados). Nos vertebrados, a maior parte da digestão ocorre no intestino delgado. As enzimas do pâncreas e da mucosa intestinal hidrolisam as proteínas, carboidratos, gorduras, ácidos nucleicos e várias substâncias fosfatadas. O fígado secreta a bile, rica em sais que emulsificam as gorduras. Uma vez que o alimento foi digerido, seus produtos são absorvidos como subunidades moleculares (monossacarídios, aminoácidos, ácidos graxos e glicerol) nos vasos sanguíneos ou linfáticos dos vilos do intestino delgado. O intestino grosso (cólon) atua principalmente na absorção de água e minerais dos resíduos alimentares, conforme passam por sua extensão. Ele também tem bactérias simbiontes que

produzem determinadas vitaminas.

A maioria dos animais equilibra a ingestão de alimento com o gasto de energia. A ingestão de alimento é controlada principalmente por centros da fome localizados no hipotálamo e no tronco encefálico. Nos mamíferos, se a ingestão de calorias exceder a necessidade energética, o excesso de calorias normalmente é dissipado como calor no especializado tecido adiposo marrom.

Diversos hormônios gastrintestinais coordenam as funções digestivas. Eles incluem a gastrina, que estimula a secreção de ácido pelo estômago; a CCK, que estimula as secreções da vesícula biliar e do pâncreas e leva à saciedade; e a secretina, que estimula a secreção de bicarbonato do pâncreas e inibe a movimentação gástrica. Novos hormônios GI estão sendo adicionados a essa lista conforme estão sendo descobertos. Por exemplo, a grelina estimula o apetite, enquanto o PP e o PYY induzem à saciedade.

Todos os animais necessitam de uma dieta equilibrada, contendo tanto os combustíveis (principalmente carboidratos e lipídios), como os componentes estruturais e funcionais (proteínas, minerais e vitaminas). Para cada animal multicelular, certos aminoácidos, lipídios, vitaminas e minerais são fatores "essenciais" da dieta e não podem ser produzidos pelos próprios mecanismos de síntese do animal. As proteínas de origem animal são fontes mais equilibradas de aminoácidos do que as de origem vegetal, nas quais um ou mais aminoácidos essenciais tendem a estar ausentes. A subnutrição e a desnutrição proteica estão entre os principais problemas de saúde do mundo, afligindo milhões de pessoas. Ironicamente, a obesidade e as doenças associadas a essa condição são um dos principais problemas nos países desenvolvidos.

Questões de revisão

1. Faça a distinção dos termos nos seguintes pares: autótrofo e heterótrofo; fotótrofo e quimiotrófico; herbívoros e carnívoros; onívoros e insetívoros.
2. A ingestão de material em suspensão é um dos métodos mais importantes de alimentação entre os animais. Explique as características, as vantagens e limitações da alimentação por suspensão e cite três grupos diferentes de animais que são suspensívoros.
3. As adaptações em relação à alimentação de um animal são parte integrante do seu comportamento e, normalmente, moldam sua própria aparência. Discuta as adaptações alimentares contrastantes dos carnívoros e herbívoros.
4. Explique como o alimento é impulsionado ao longo do intestino.
5. Compare a digestão intracelular com a extracelular e sugira por que houve uma tendência filogenética em alguns animais favorecendo a mudança da digestão intracelular para a extracelular.
6. Quais as modificações estruturais que aumentam enormemente a área da superfície interna do intestino (tanto dos invertebrados como dos vertebrados) e por que essa grande área superficial é importante?
7. Esquematize a digestão e a absorção final de um carboidrato (amido) no intestino de um vertebrado, citando o nome das enzimas que quebram os carboidratos, onde são encontradas, os produtos finais da digestão do amido e sob que forma eles são finalmente absorvidos.
8. Tal como na questão 7, esquematize a digestão e a absorção final de uma proteína.
9. Explique como as gorduras são emulsificadas e digeridas no intestino dos vertebrados. Explique como a bile auxilia no processo digestivo, mesmo não contendo enzimas. Dê uma explicação para a seguinte observação: as gorduras são quebradas em ácidos graxos e monoglicerídios no lúmen intestinal, porém aparecem posteriormente no sangue na forma de gotículas de gordura.
10. Explique a frase "termogênese induzida pela dieta" e relacione ao problema da obesidade em algumas pessoas. Que outros fatores podem contribuir para a obesidade nos seres humanos?
11. Cite três hormônios do trato gastrintestinal e explique como eles auxiliam a coordenação das funções gastrintestinais.
12. Cite as categorias básicas de alimento que atuam principalmente como (a) combustíveis e (b) componentes estruturais e funcionais.
13. Se as vitaminas não são nem compostos bioquimicamente semelhantes nem fontes de energia, que características as distinguem como um grupo distinto de nutrientes? Quais são as vitaminas hidrossolúveis e quais são as lipossolúveis?
14. Por que alguns nutrientes são considerados "essenciais" e outros "não essenciais", embora ambos sejam utilizados no

crescimento e no reparo dos tecidos?

15. Explique a diferença entre lipídios saturados e insaturados e comente sobre o interesse atual por essas substâncias em relação à saúde humana.
16. O que quer dizer "complementação proteica" entre alimentos de origem vegetal?

Para aprofundar seu raciocínio. Explique por que uma dieta balanceada de vegetais, uma fonte de amido (arroz, massa ou batatas) e uma porção menor de carne seria apropriada para a saúde humana.

Referências selecionadas

Bachman, E. S., H. Dhillon, C-Y. Zhang, S. Cinti, A. C. Bianco, B. K. Kobilka, and B. B. Lowell. 2002. βAR signalling required for diet-induced thermogenesis and obesity resistance. Science **297:**843–845. *Este artigo descreve um importante estudo realizado em camundongos, demonstrando que a termogênese induzida pela dieta é regulada pelo sistema nervoso simpático.*

Blaser, M. J. 1996. The bacteria behind ulcers. Sci. Am. **274:**104–107 (Jan.). *Hoje se sabe que a maioria dos casos de úlcera estomacal é causada por micróbios acidófilos. Pelo menos um terço da população mundial está infectado, embora a maioria não desenvolva a doença.*

Bostrom, P., J. Wu, M. P. Jedrychowski, A. Korde, L. Ye, J. C. Lo, K. A. Rasbach, E. A. Bostrom, J. H. Choi, J. Z. Long, S. Kajimura, M. C. Zingaretti, B. F. Vind, H. Tu, S. Cinti, K. Hojlund, S. P. Gygi, and B. S. Spiegelman. 2012. A PGC1-alpha-dependent myokine that drives brown-fat-like development of white fat and thermogenesis. Nature **481:**463–469. *Este artigo descreve a pesquisa original sobre o recém-descoberto hormônio do músculo esquelético, a irisina.*

Elliott, S. S., N. L. Keim, J. S. Stern, K. Teff, and P. J. Havel. 2002. Fructose, weight gain, and the insulin resistance syndrome. Am. J. Clin. Nutr. **76:**911–922. *Resume as evidências que sugerem os efeitos adversos da frutose na dieta humana.*

Hill, J. O., H. R. Wyatt, G. W. Reed, and J. C. Peters. 2003. Obesity and the environment: where do we go from here? Science **299:**853–855. *Leia este e outros artigos sobre a crise da obesidade em uma edição especial da revista* Science.

Martins, I. J., and T. G. Redgrave. 2004. Obesity and post-prandial lipid metabolism. Feast or famine? J. Nut. Biochem. **15:**130–141. *Uma excelente revisão da obesidade e das pesquisas recentes sobre o metabolismo lipídico.*

Milton, K. 1993. Diet and primate evolution. Sci. Am. **269:**86–93 (Aug.). *Estudos com primatas sugerem que as dietas humanas modernas muitas vezes divergem bastante daquelas às quais o corpo humano pode estar adaptado.*

Morrison, S. F. 2004. Central pathways controlling brown adipose tissue thermogenesis. News Physiol. Sci. **19:**67–74. *Uma clara revisão que relaciona termogênese a gasto de energia.*

Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2002. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Company. *Uma abordagem abrangente e comparativa da fisiologia animal, incluindo uma excelente seção sobre a digestão nos animais.*

Ronti, T., G. Lupattelli, and E. Mannarino. 2006. The endocrine function of adipose tissue: an update. Clin. Endocrinol. **64:**355–365. *Resume as moléculas sinalizadoras secretadas por reservas de gordura e sua importância para o equilíbrio energético.*

Sanderson, S. L., and R. Wassersug. 1990. Suspension-feeding vertebrates. Sci. Am. **262:**96–101 (Mar.). *Uma diversidade de vertebrados, alguns enormes, alimenta-se filtrando pequenos organismos de uma grande quantidade de água que passa por seu aparelho de alimentação.*

Weindrach, R. 1996. Caloric restriction and aging. Sci. Am. **274:**46–52 (Jan.). *Organismos, desde protistas unicelulares até mamíferos, vivem por mais tempo com uma dieta balanceada de baixas calorias. Os benefícios potenciais para os seres humanos estão sendo avaliados.*

Willmer, P., G. Stone, and I. Johnston. 2005. Environmental physiology of animals, ed. 2. Oxford, U.K., Blackwell Science Ltd. *Informações bem escritas sobre as adaptações ambientais de vertebrados e invertebrados.*

[1]Berrill, N. J. 1958. You and the universe. New York, Dodd, Mead & Co.

[2]Food and Agriculture Organization of the United Nations, http://www.fao.org/economic/ess/en

[3]Brown, J. L., and E. Pollitt. 1996. Malnutrition, poverty and intellectual development. Sci. Am. **274**:38–43 (Feb.).

CAPÍTULO 33

Coordenação Nervosa | Sistema Nervoso e Órgãos dos Sentidos



Carrapato em uma folha de grama aguardando seu hospedeiro.

O mundo particular dos sentidos

A informação proveniente dos sentidos de visão, audição, paladar, olfato e tato assedia-nos continuamente. Esses cinco sentidos clássicos são complementados por informações sensoriais de frio, calor, vibração e dor, bem como por informações provenientes de numerosos receptores sensoriais internos que operam silenciosa e automaticamente a fim de manter nosso domínio interior funcionando suavemente.

O mundo revelado por nossos sentidos é unicamente humano mesmo que nossos sentidos individuais não o sejam. Nós não compartilhamos esse mundo exclusivo com nenhum outro animal, nem podemos nos aventurar no mundo sensorial de nenhum outro animal exceto como uma abstração da nossa imaginação.

A ideia de que cada animal desfruta de um mundo sensorial não compartilhado foi concebida pela primeira vez por Jakob von Uexküll, um biólogo alemão, raramente citado, do início do século passado. Von Uexküll convida-nos a tentar entrar no mundo de um carrapato através de nossa imaginação, complementada pelo que conhecemos da biologia dos carrapatos. É um mundo de temperatura, de luz e escuridão, e do odor de ácido butírico, uma substância química comum a todos os mamíferos. Insensível a todos os demais estímulos, a fêmea de carrapato escala uma folha de grama para esperar por anos, se necessário, pelas pistas que irão denunciar a presença de um potencial hospedeiro sobre o qual ela saltará. Posteriormente, inchada de sangue, ela se solta para o solo, deposita seus ovos e morre. O empobrecido mundo sensorial do carrapato, desprovido de

luxos sensoriais e finamente ajustado pela seleção natural para o mundo que encontrará, garantiu seu único objetivo: a reprodução.

Uma ave e um morcego podem compartilhar, por um momento, precisamente o mesmo ambiente. Os mundos de suas percepções, no entanto, são extremamente diferentes, estruturados pelas limitações das janelas sensoriais que cada um emprega e pelo encéfalo que armazena e processa o que é necessário para a sobrevivência. Para um, é um mundo dominado pela visão; para o outro, pela ecolocalização. O mundo de cada um é estranho ao outro, assim como seus mundos o são para nós.

O sistema nervoso originou-se de uma propriedade fundamental da vida: a **irritabilidade**, ou seja, a capacidade de responder aos estímulos ambientais (ver Capítulo 1). A resposta pode ser simples, como um eucariota unicelular movendo-se para evitar uma substância nociva, ou bem complexa, como um animal vertebrado respondendo a sinais elaborados de corte. Um eucariota unicelular recebe um estímulo e responde a ele, tudo dentro dos limites de uma única célula. A evolução da multicelularidade e de níveis mais complexos da organização animal exigiu mecanismos cada vez mais complexos de comunicação entre as células e os órgãos. A comunicação relativamente rápida é feita por **mecanismos neurais** e envolve sinais eletroquímicos propagados pelas membranas celulares e entre elas. O esquema básico de um sistema nervoso é receber informação dos ambientes externo e interno, codificar essa informação e transmiti-la e processá-la, visando à ação adequada. Nós examinaremos essas funções neste capítulo. Os ajustes relativamente menos rápidos ou de longa duração nos animais são governados por **mecanismos hormonais**, o assunto do Capítulo 34.

NEURÔNIOS | UNIDADES FUNCIONAIS DO SISTEMA NERVOSO

Um **neurônio**, ou célula nervosa, pode ter muitas formas, dependendo de sua função e localização; um neurônio típico é mostrado esquematicamente na Figura 33.1. A partir do corpo celular nucleado, estendem-se processos citoplasmáticos de dois tipos: um ou mais **dendritos** em todos os neurônios, exceto os mais simples, e um único **axônio**. Como o nome dendrito sugere (Gr. *dendron*, árvore), esses processos frequentemente são muito ramificados. Eles, assim como toda a superfície do corpo celular, são o aparelho receptor da célula nervosa, projetados para receber informações provenientes de várias fontes ao mesmo tempo. Alguns desses sinais são de estimulação, fazendo com que um sinal seja gerado e propagado; outros são de inibição, tornando a geração e propagação de sinais algo menos provável.

O axônio único (Gr. *axon*, eixo), frequentemente uma longa fibra que pode ter metros de comprimento nos maiores mamíferos, tem um diâmetro relativamente uniforme e, tipicamente, transporta os sinais do corpo celular para longe. Nos vertebrados e alguns invertebrados complexos, o axônio frequentemente é revestido por uma bainha isolante de **mielina**, o que acelera a propagação do sinal.

Os neurônios são comumente classificados como **aferentes**, ou **sensoriais; eferentes**, ou **motores;** e **interneurônios**, que não são nem sensoriais nem motores, mas conectam neurônios entre si. Os neurônios aferentes e eferentes localizam-se principalmente fora do **sistema nervoso central** (encéfalo e medula espinal), no **sistema nervoso periférico**, enquanto os interneurônios, que representam 99% de todos os neurônios do corpo dos seres humanos, estão inteiramente dentro do sistema nervoso central. Os neurônios aferentes estão conectados aos **receptores**. Os receptores funcionam convertendo os estímulos ambientais externos e internos em sinais nervosos, que são conduzidos pelos neurônios sensoriais aferentes para o sistema nervoso central. Neste, os sinais podem ser percebidos como sensações conscientes. Os sinais nervosos também são conduzidos para os neurônios motores eferentes, que os conduzem através do sistema nervoso periférico para os **efetores**, como músculos ou glândulas.

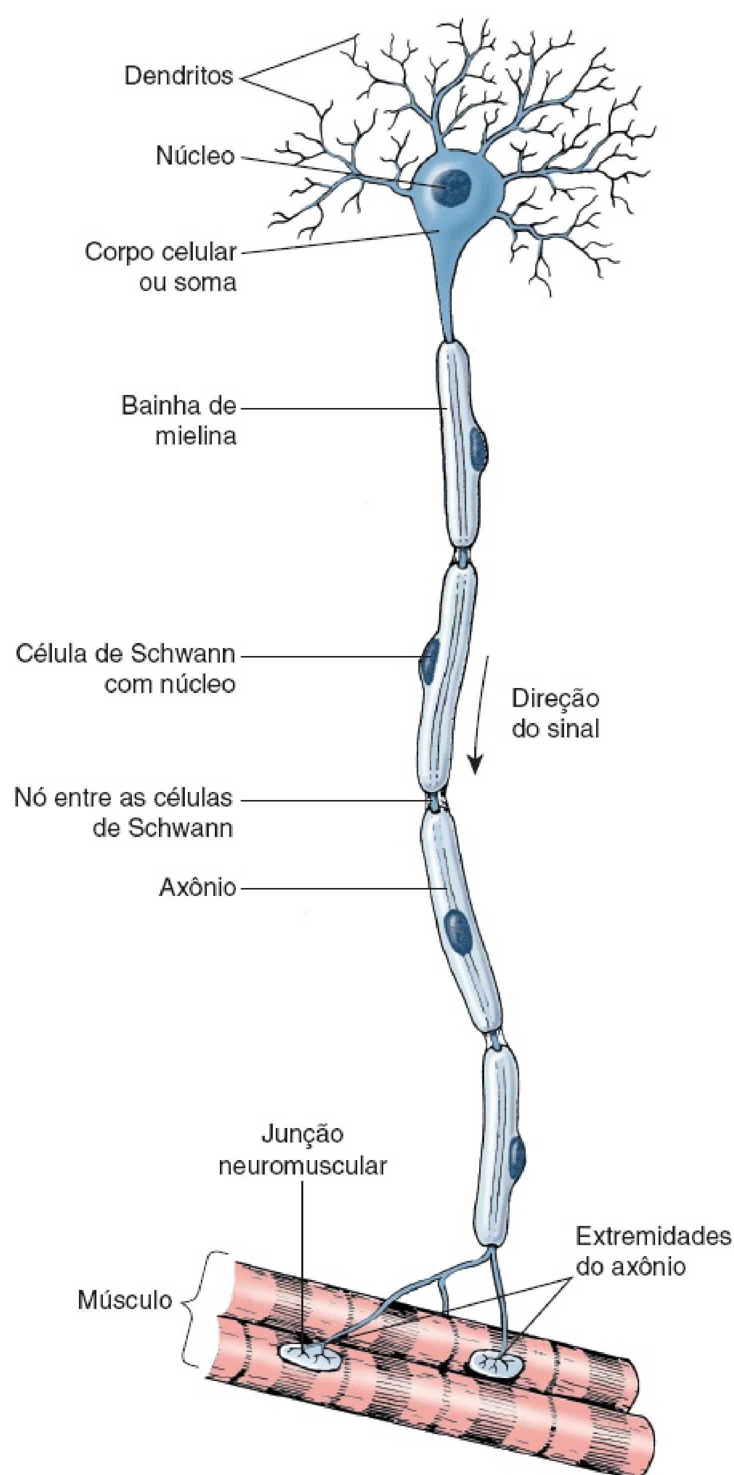


Figura 33.1 Estrutura de um neurônio motor (eferente).

Nos vertebrados, os processos nervosos (normalmente axônios) no sistema nervoso periférico são frequentemente agrupados em um envoltório de tecido conjuntivo formando um **nervo** (Figura 33.2). Os corpos celulares desses processos nervosos estão localizados tanto no sistema nervoso central quanto em **gânglios**, que são feixes discretos de corpos celulares de neurônios localizados fora do sistema nervoso central.

Ao redor dos neurônios estão **células da neuróglia** não nervosas (muitas vezes chamadas simplesmente de **"glia"**) que mantêm uma relação especial com os neurônios. As células da glia são extremamente numerosas no encéfalo dos vertebrados, onde superam os neurônios em uma proporção de 10 para 1, podendo constituir quase 50% do volume de encéfalo. Algumas células da glia formam bainhas internas isolantes de uma substância lipídica denominada **mielina** em torno das fibras nervosas. A mielina é basicamente composta de várias camadas de membrana plasmática de células gliais que envolvem o axônio em anéis concêntricos, formando a bainha de mielina (Figura 33.3). Os nervos dos vertebrados são frequentemente envolvidos por mielina, produzida por células da glia especiais denominadas **células de Schwann** (Figura 33.3), quando estão no sistema nervoso periférico, ou **oligodendrócitos**, quando estão no sistema nervoso central. Certas células da glia, chamadas

astrócitos devido à sua forma radiada semelhante a uma estrela, atuam como reservatórios de nutrientes e de íons para os neurônios, bem como estrutura de suporte durante o desenvolvimento encefálico, permitindo que os neurônios migrantes encontrem seus destinos finais a partir dos pontos de origem. Os astrócitos e as células da **micróglia** menores são essenciais para os processos regenerativos que ocorrem após danos cerebrais. As células da micróglia pertencem ao **sistema mononuclear fagocitário** (ver Capítulo 35) e são importantes no sistema imunológico do cérebro. Após uma lesão cerebral, ativam-se para fagocitar os restos celulares. Infelizmente, os astrócitos também participam em diversas doenças do sistema nervoso, incluindo o mal de Parkinson, a esclerose múltipla e o desenvolvimento de tumores cerebrais.

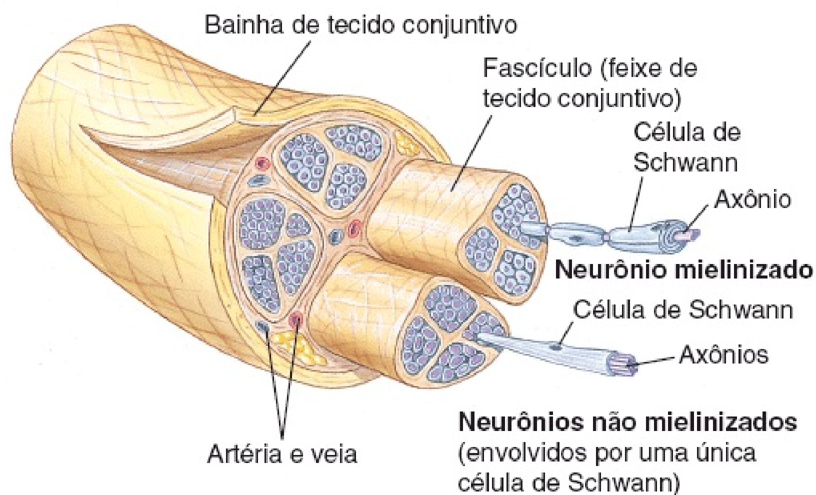


Figura 33.2 Estrutura de um nervo periférico, mostrando as fibras nervosas envolvidas por várias camadas de tecido conjuntivo. Um nervo pode conter milhares de fibras tanto eferentes quanto aferentes. Diversos neurônios não mielinizados são mantidos dentro do nervo por uma única célula de Schwann, que fornece suporte. Os neurônios mielinizados individuais são rodeados por múltiplas camadas de mielina produzida por uma única célula de Schwann, que dá muitas voltas em torno de cada neurônio.

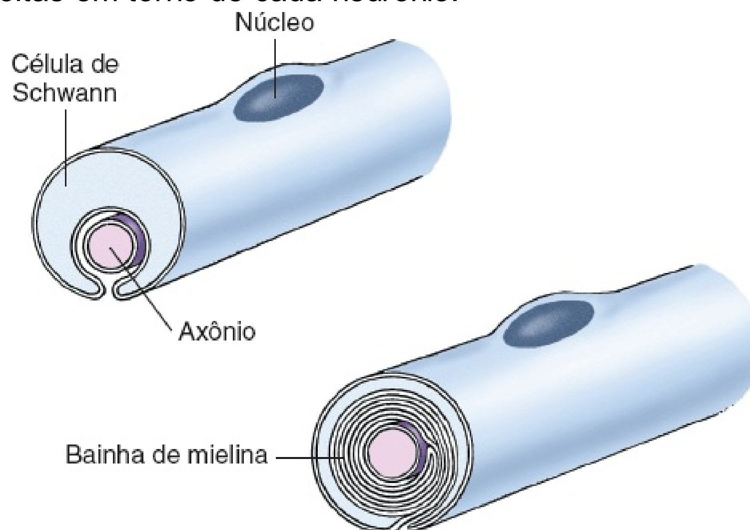


Figura 33.3 Desenvolvimento da bainha de mielina em um neurônio mielinizado do sistema nervoso periférico. A célula de Schwann inteira cresce ao redor do axônio, depois gira em torno dele, envolvendo-o em uma bainha apertada com múltiplas camadas. A bainha de mielina isola o axônio e facilita a transmissão de impulsos nervosos ou potenciais de ação.

Natureza de um potencial de ação nervoso

Um impulso **nervoso** ou **potencial de ação** é uma mensagem eletroquímica dos neurônios, o denominador funcional comum de toda a atividade do sistema nervoso. A despeito da incrível complexidade dos sistemas nervosos de muitos animais, os potenciais de ação são basicamente semelhantes em todos os neurônios e em todos os animais. Um potencial de ação é um fenômeno do tipo “tudo ou nada”: ou a fibra está conduzindo um potencial de ação, ou não está. Como todos os potenciais de ação são semelhantes, a única forma pela qual uma fibra nervosa pode variar seu sinal é alterando a frequência da sua condução. A mudança da frequência é a linguagem de uma fibra nervosa. Uma fibra nervosa pode não conduzir nenhum

potencial de ação ou conduzir poucos por segundo até um máximo de cerca de 1.000 por segundo. Quanto maior a frequência (ou taxa) de condução, maior o nível de excitação.

Potencial de repouso da membrana

As membranas dos neurônios, como todas as membranas celulares, apresentam uma permeabilidade seletiva que cria desequilíbrios iônicos através da membrana. Esse desequilíbrio iônico é a base do potencial de repouso da membrana, e uma mudança nesse desequilíbrio gera um impulso. Portanto, é importante considerar a base iônica do potencial de repouso da membrana antes de considerar a geração de impulso. O fluido intersticial que circunda os neurônios contém concentrações relativamente altas de íons sódio (Na^+) e cloro (Cl^-), mas uma baixa concentração de íons potássio (K^+) e de grandes ânions impermeáveis com carga negativa, como as proteínas. Dentro do neurônio, a relação é inversa: as concentrações de K^+ e de ânions impermeáveis são altas, mas as concentrações de Na^+ e de Cl^- são baixas (Figura 33.4; ver também Figura 31.1B). Essas diferenças são marcantes: existe aproximadamente 10 vezes mais Na^+ fora do que dentro, assim como 25 a 30 vezes mais K^+ dentro do que fora.

Quando em repouso, a membrana de um neurônio é seletivamente permeável ao K^+, que pode atravessar a membrana através de canais de potássio que estão abertos na membrana em repouso (ver Capítulo 3). A permeabilidade ao Na^+ é quase zero porque os canais de sódio estão fechados em uma membrana em repouso. Os íons potássio tendem a difundir-se para fora através da membrana, seguindo o gradiente de concentração de potássio. Muito rapidamente, a carga positiva externa atinge um nível que evita a difusão de mais K^+ para fora do axônio (porque cargas iguais se repelem), e, como os grandes ânions não podem passar pela membrana, os íons potássio positivamente carregados são atraídos de volta para dentro da célula. Assim, a membrana está em equilíbrio para o K^+ (o potencial de equilíbrio), com um gradiente elétrico que equilibra exatamente o gradiente de concentração (aproximadamente –90 mV[milivolts]). O **potencial de repouso da membrana** normalmente é –70 mV, com o interior da membrana negativo em relação ao exterior. Esse valor é um pouco maior do que o potencial de equilíbrio de K^+. A diferença entre o potencial de repouso da membrana (–70 mV) e o potencial de equilíbrio de potássio (–90 mV) deve-se à permeabilidade muito baixa ao Na^+, que entra na célula através dos canais abertos de potássio, mesmo na condição de repouso. Essa entrada de Na^+ deve-se ao alto gradiente de concentração e à atração elétrica do Na^+.

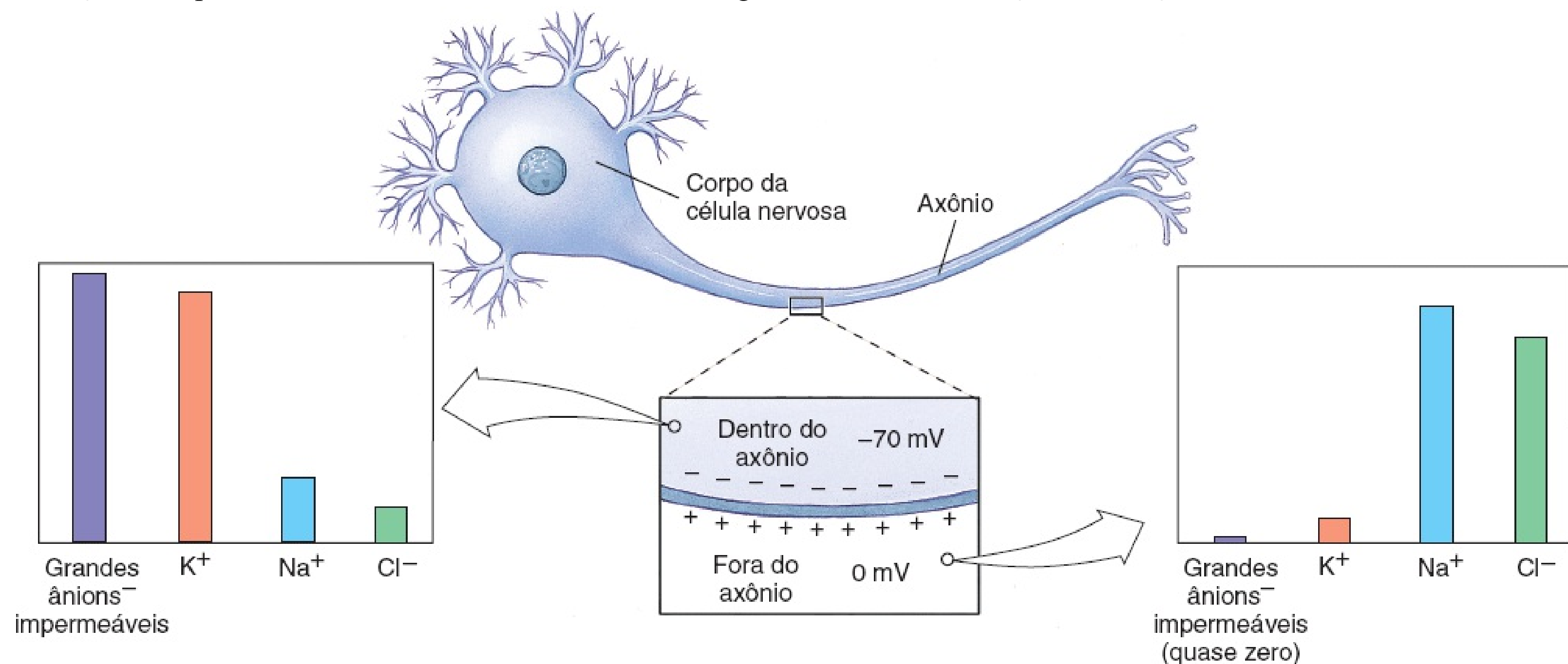


Figura 33.4 Composição iônica dentro e fora de uma célula nervosa em repouso. Uma bomba de troca ativa de sódio e potássio, localizada na membrana celular, conduz o sódio para fora, mantendo sua concentração interna baixa, e a concentração de potássio alta no interior. A membrana é permeável ao potássio, mas esse íon é mantido no interior pela carga positiva repelente do lado de fora da membrana; pela atração aos grandes ânions negativamente carregados, como as proteínas, que não podem sair da célula; e pelo fluxo constante de potássio graças à bomba de troca de sódio-potássio.

Bomba de sódio

Com o Na^+ "vazando" para dentro da célula, ocorre também uma tendência dos íons K^+ a saírem da célula em repouso, porque não estão em equilíbrio. Portanto, os gradientes iônicos que ocorrem através de uma membrana em repouso tendem a diminuir com o tempo. Essa diminuição é evitada pelas **bombas de sódio**, cada qual constituída por um complexo de subunidades proteicas imersas na membrana plasmática do axônio (ver Figura 3.19). Cada bomba de sódio usa a energia da hidrólise de ATP para transportar sódio do interior para o exterior da membrana. As bombas de sódio dos axônios, assim como em muitas outras membranas celulares, também movimentam o K^+ para dentro do axônio enquanto transporta o Na^+ para fora. Portanto, é uma **bomba de troca de sódio-potássio** que ajuda a restaurar os gradientes iônicos tanto de Na^+ quanto de K^+. Além disso, no sistema nervoso central, os astrócitos ajudam a manter o equilíbrio de íons correto ao redor dos neurônios, armazenando o excesso de potássio produzido durante a atividade neuronal.

Potencial de ação

Um **potencial de ação** nervoso é uma mudança no potencial elétrico da membrana conduzido rapidamente (Figura 33.5). É uma **despolarização** muito rápida e breve da membrana da fibra nervosa. Isso significa que o potencial de membrana muda do estado de repouso (aproximadamente –70 mV) tendendo a um valor positivo e excedendo 0 mV até cerca de +35 mV. O potencial de membrana, portanto, inverte-se por um instante, de forma que o exterior torna-se negativo em relação ao interior. Depois, conforme o potencial de ação desloca-se adiante, a membrana retorna ao seu potencial de repouso normal, pronta para conduzir outro impulso. O evento inteiro dura aproximadamente 1 ms. Talvez a propriedade mais importante do potencial de ação nervoso seja sua **autopropagação**: uma vez iniciado, o potencial de ação desloca-se ao longo da fibra nervosa automaticamente e não muda de intensidade, bem parecido com um estopim.

O que causa a inversão de polaridade na membrana celular durante a passagem de um potencial de ação? Vimos que o potencial de repouso da membrana depende da alta permeabilidade da membrana ao K^+, cerca de 50 a 70 vezes maior do que a permeabilidade ao Na^+. Quando o potencial de ação chega em determinado ponto da membrana do neurônio, a mudança no potencial da membrana faz com que **canais de Na^+ dependentes de voltagem** (Capítulo 3) abram-se repentinamente, permitindo a difusão de Na^+ de fora para dentro do axônio, movendo-se a favor do gradiente de concentração de Na^+. Os canais de Na^+ dependentes de voltagem permanecem abertos por menos de 1 ms. Apenas uma quantidade muito pequena de Na^+ desloca-se através da membrana – menos de um milionésimo da quantidade de Na^+ do lado externo, porém essa entrada repentina de íons positivos cancela o potencial de repouso local da membrana e esta é **despolarizada**. Depois, conforme os canais de Na^+ são inativados e fechados, a membrana rapidamente recobra suas propriedades de repouso conforme os íons K^+ difundem-se rapidamente através dos canais de K^+ dependentes de voltagem que se abrem brevemente em resposta à despolarização da membrana. Novamente, a membrana torna-se praticamente impermeável ao Na^+, e permeável, principalmente, ao K^+, conforme o potencial de repouso da membrana é restabelecido. A atividade contínua das bombas de sódio-potássio também ajuda a restabelecer os gradientes iônicos de Na^+ e K^+.

Dessa forma, a fase crescente de um potencial de ação está associada ao rápido influxo (movimento para dentro) de Na^+ (Figura 33.5). Quando o potencial de ação atinge seu pico, a permeabilidade ao Na^+ volta ao normal e a permeabilidade ao K^+ aumenta brevemente acima do nível de repouso e os íons K^+ saem. A maior permeabilidade ao potássio faz o potencial de ação cair rapidamente em direção ao potencial de repouso da membrana, durante a fase de **repolarização**. Os canais de K^+ dependentes de voltagem fecham-se lentamente durante a repolarização e, por isso, a maioria dos potenciais de ação tem uma fase de **hiperpolarização posterior**, durante a qual o potencial de membrana apresenta valores inferiores ao potencial de repouso conforme mais íons K^+ saem da célula. Uma vez que esses canais de K^+ finalmente se fechem, o potencial de repouso da membrana é rapidamente alcançado. Agora, a membrana está pronta para transmitir outro potencial de ação. Esses eventos ocorrem a cada ponto ao longo da membrana da fibra nervosa, à medida que o potencial de ação é conduzido desde o cone de implantação do axônio, onde é originado, até a extremidade terminal deste (Figuras 33.5 e 33.6A).

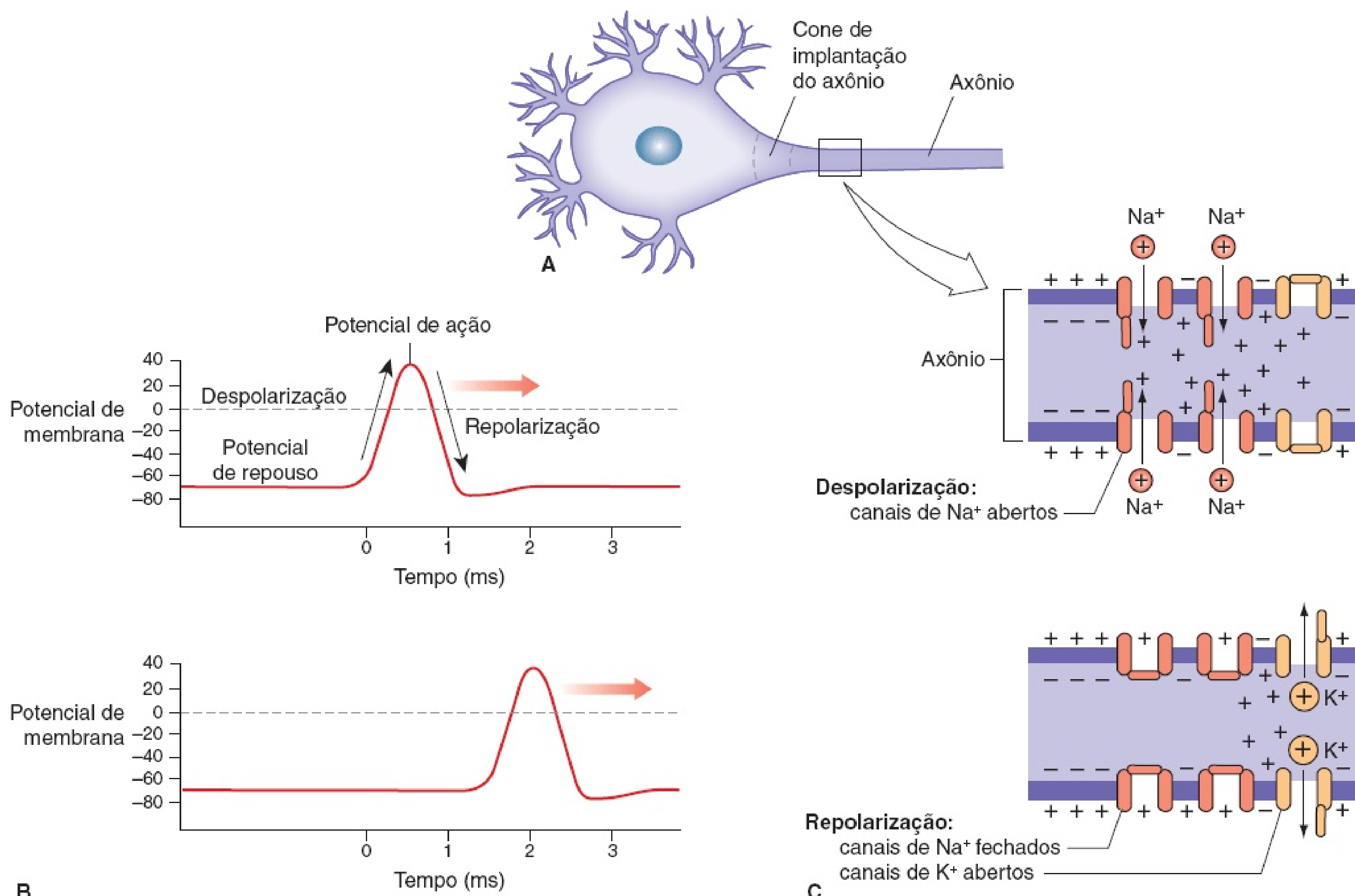


Figura 33.5 Condução de um potencial de ação ou impulso nervoso. O potencial de ação origina-se no cone de implantação do axônio no neurônio (**A**) e desloca-se para a direita. **B** e **C** mostram o evento elétrico e as associadas mudanças localizadas na permeabilidade da membrana ao sódio e ao potássio. A posição do segundo potencial de ação em **B** é apresentada cerca de 4 ms após o primeiro. **C.** Durante a despolarização, quando o potencial de ação chega a determinado ponto na membrana, canais de sódio dependentes de voltagem abrem-se, permitindo a entrada dos íons sódio. O influxo de sódio inverte a polaridade da membrana, tornando a superfície interna do axônio positiva e a externa negativa. Durante a repolarização, os canais de sódio fecham-se e canais de potássio dependentes de voltagem abrem-se. Os íons potássio movimentam-se para fora e restauram o potencial de repouso normal depois de uma breve fase posterior de hiperpolarização. Esses eventos ocorrem repetidamente ao longo da membrana até a extremidade final do axônio.

Condução de alta velocidade

Embora os eventos iônicos e elétricos associados aos potenciais de ação sejam praticamente os mesmos por todo o reino animal, as velocidades de condução variam enormemente de nervo para nervo e de animal para animal – desde tão lento quanto 0,1 m/s nas anêmonas até tão rápido quanto 120 m/s em alguns axônios motores dos mamíferos. A velocidade de condução está altamente relacionada com o diâmetro do axônio. Os axônios pequenos conduzem lentamente porque a resistência interna ao fluxo da corrente é alta. Na maioria dos invertebrados, nos quais velocidades rápidas de condução são importantes para respostas rápidas, como na locomoção para capturar presas ou para escapar da captura, os diâmetros dos axônios são maiores. Os axônios gigantes das lulas têm quase 1 mm de diâmetro e transportam impulsos 10 vezes mais rápidos do que os axônios comuns do mesmo animal. O axônio gigante de uma lula inerva a musculatura do manto do animal, a qual é utilizada para contrações fortes do manto quando ele nada por jato-propulsão. Axônios gigantes semelhantes permitem às minhocas, que normalmente são animais lentos, recolher-se quase instantaneamente em suas tocas quando perturbadas.

Embora os vertebrados não tenham axônios gigantes, eles alcançam altas velocidades de condução através de uma relação cooperativa entre os axônios e as camadas de mielina que os revestem, depositadas pelas células de Schwann ou

pelos oligodendrócitos descritos anteriormente. As camadas isolantes de mielina são interrompidas em intervalos de cerca de 1 mm ou menos por nódulos (chamados **nódulos de Ranvier**), onde a superfície do axônio é exposta ao fluido intersticial ao redor do nervo (ver Figura 33.2). Nessas **fibras mielinizadas**, os potenciais de ação despolarizam a membrana do axônio apenas nos nódulos porque a bainha de mielina impede a despolarização em outra parte (Figura 33.6B). Os canais e bombas de íons que os movimentam através da membrana concentram-se em cada nódulo. Uma vez que um potencial de ação começa a descer por um axônio, a despolarização do primeiro nódulo inicia uma corrente elétrica que flui até o nódulo vizinho, fazendo-o despolarizar e disparar um potencial de ação. Desse modo, o potencial de ação salta de um nódulo para outro, um tipo de condução denominada **saltatória** (L. *salto*, pular). O ganho de eficiência, quando comparado com axônios não mielinizados, é impressionante. Por exemplo, o axônio mielinizado de uma rã de apenas 12 μm de diâmetro conduz impulsos nervosos na mesma velocidade do axônio não mielinizado de lula de 350 μm de diâmetro.

Alguns invertebrados, incluindo os camarões e os insetos, também têm axônios rápidos revestidos por múltiplas camadas de uma substância parecida com a mielina interrompidas por nódulos em intervalos, bem semelhante aos axônios mielinizados dos vertebrados. A velocidade de condução, embora não tão rápida quanto a condução saltatória dos vertebrados, é muito mais rápida do que nos axônios não mielinizados do mesmo diâmetro de outros invertebrados.

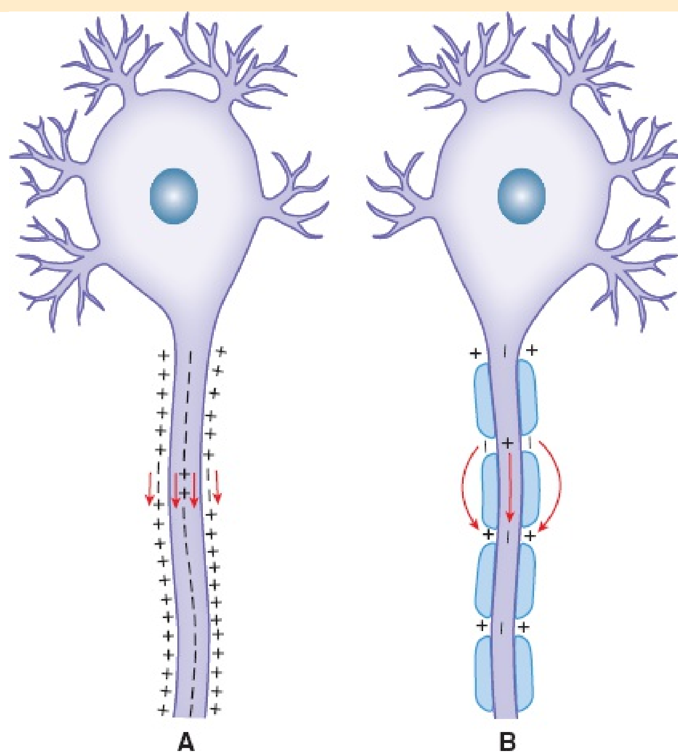


Figura 33.6 Condução do potencial de ação em fibras mielinizadas e não mielinizadas. **A.** Nas fibras não mielinizadas, a difusão do potencial de ação é contínua e precisa despolarizar toda a extensão da membrana do axônio. **B.** Nas fibras mielinizadas, o potencial de ação salta de nódulo para nódulo, desprezando as porções isoladas da fibra. Essa é a condução saltatória, que é muito mais rápida do que a contínua.

A temperatura também controla a velocidade de condução nos animais. Os endotérmicos normalmente têm uma alta velocidade de condução porque mantêm uma temperatura corporal constante (37°C nos humanos), enquanto a velocidade de condução nos ectotérmicos flutua de acordo com as temperaturas ambientais.

SINAPSES | JUNÇÕES ENTRE OS NERVOS

Quando um potencial de ação desce pelo axônio até sua extremidade, ele deve passar por uma pequena fenda, ou **sinapse** (Gr. *synapsis*, contato, união), que o separa de outro neurônio ou de um órgão efetor. São conhecidos dois tipos distintos de sinapses: elétrica e química.

Embora muito menos comuns do que as sinapses químicas, as **sinapses elétricas** foram demonstradas tanto em grupos de invertebrados quanto de vertebrados. As sinapses elétricas são pontos nos quais as correntes iônicas fluem através de estreitas junções comunicantes (ver Figura 3.15) de um neurônio para outro. As sinapses elétricas não apresentam nenhum lapso de tempo e, consequentemente, são importantes para as reações de fuga. Os sinais são bidirecionais em muitas sinapses elétricas,

porém sinais unidirecionais foram encontrados em Crustacea. As sinapses elétricas também foram observadas em outros tipos de células excitáveis, e formam um importante método de comunicação no coração entre as células musculares cardíacas (Capítulo 31) e entre as células no tecido muscular liso (p. ex., o útero, Capítulo 7).

Muito mais complexas do que as sinapses elétricas são as **sinapses químicas**, que contêm vesículas de substâncias químicas especializadas denominadas **neurotransmissores**. Os neurônios que trazem os potenciais de ação em direção às sinapses químicas são chamados **neurônios pré-sinápticos**; aqueles que conduzem os potenciais de ação adiante são os **neurônios pós-sinápticos**. Em uma sinapse, as membranas são separadas por uma estreita fenda, ou **fenda sináptica**, que tem uma largura de aproximadamente 20 nm.

O axônio da maioria dos neurônios divide-se em muitos ramos na sua extremidade, cada um dos quais tem um botão ou terminal sináptico que está sobre os dendritos ou sobre o corpo celular do neurônio seguinte (Figura 33.7A). Como um único potencial de ação propagado pelo axônio é transmitido ao longo desses vários ramos e extremidades sinápticas, muitos impulsos podem convergir para o corpo celular em um mesmo momento ou podem divergir para mais de um neurônio pós-sináptico. Além disso, as extremidades do axônio de muitos neurônios podem quase recobrir o corpo celular e os dendritos de um neurônio com milhares de sinapses.

A fenda intersticial de 20 nm preenchida por fluido entre as membranas pré- e pós-sináptica impede que os potenciais de ação propaguem-se diretamente até o neurônio pós-sináptico. Em vez disso, os botões sinápticos secretam um ou mais neurotransmissores específicos que se comunicam quimicamente com a célula pós-sináptica. Um dos neurotransmissores mais comuns do sistema nervoso periférico é a **acetilcolina**, a qual ilustra a transmissão sináptica típica. No interior das extremidades sinápticas dos neurônios pré-sinápticos estão numerosas **vesículas sinápticas** minúsculas, cada uma contendo vários milhares de moléculas de acetilcolina. Quando um potencial de ação chega à extremidade sináptica, ocorre uma sequência de eventos, como descrito nas Figuras 33.7 e 33.8. Um potencial de ação causa um movimento de entrada de íons cálcio (Ca^{+}) através de canais dependentes de voltagem na membrana da extremidade sináptica, e isso induz a exocitose de algumas vesículas sinápticas cheias de neurotransmissor. As moléculas de acetilcolina difundem-se para a fenda em uma fração de milissegundo e ligam-se brevemente a moléculas receptoras de canais iônicos na membrana pós-sináptica. Esses canais **acionados quimicamente** (Capítulo 3) abrem-se e os íons fluem através deles enquanto permanecem abertos. Esse fluxo de íons produz uma mudança de voltagem na membrana pós-sináptica. Se esse potencial excitatório pós-sináptico é forte o suficiente para disparar um potencial de ação depende de quantas moléculas de acetilcolina foram liberadas e quantos canais foram abertos. A acetilcolina é rapidamente destruída pela enzima **acetilcolinesterase**, a qual converte acetilcolina em acetato e colina. Enquanto o neurotransmissor estiver presente na fenda sináptica, ele continuará a estimular a membrana pós-sináptica, ligando-se aos sítios receptores dos canais iônicos, estimulando indefinidamente a abertura dos canais iônicos. Os inseticidas organofosforados (como o malation) e certos gases militares são venenosos precisamente por essa razão; eles bloqueiam a acetilcolinesterase. O passo final na sequência é a reabsorção da colina na extremidade pré-sináptica, a nova síntese de acetilcolina e o seu armazenamento nas vesículas sinápticas, prontas para responder a outro potencial de ação.

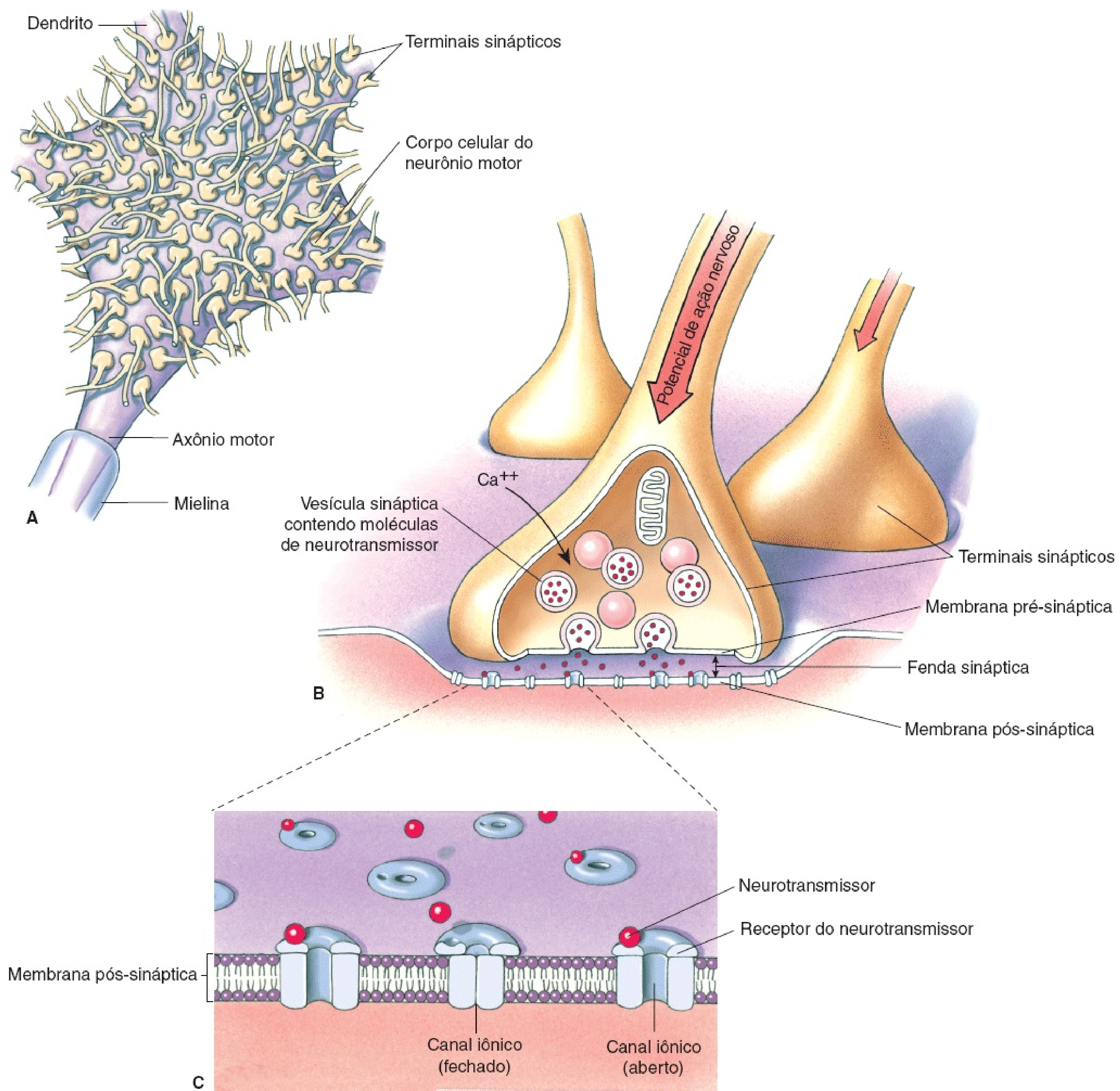


Figura 33.7 Transmissão de potenciais de ação através de sinapses nervosas. **A.** O corpo celular de um nervo motor é mostrado com as extremidades dos axônios dos interneurônios. Cada terminação tem um botão sináptico na extremidade; milhares de terminais sinápticos podem estar sobre um único corpo celular e seus dendritos. **B.** Um terminal sináptico aumentado 60 vezes a mais do que em **A**. Um potencial de ação propagando-se pelo axônio causa o movimento de vesículas sinápticas até a membrana pré-sináptica onde ocorre a exocitose, liberando as moléculas de neurotransmissor na fenda sináptica. **C.** Diagrama de uma fenda sináptica no nível ultraestrutural. Com a exocitose das vesículas, as moléculas de neurotransmissor deslocam-se rapidamente através da fenda para ligarem-se brevemente a canais iônicos disparados quimicamente presentes na membrana pós-sináptica. A ligação de um neurotransmissor ao seu receptor produz uma mudança no potencial da membrana pós-sináptica, neste caso causada pela abertura dos canais iônicos.

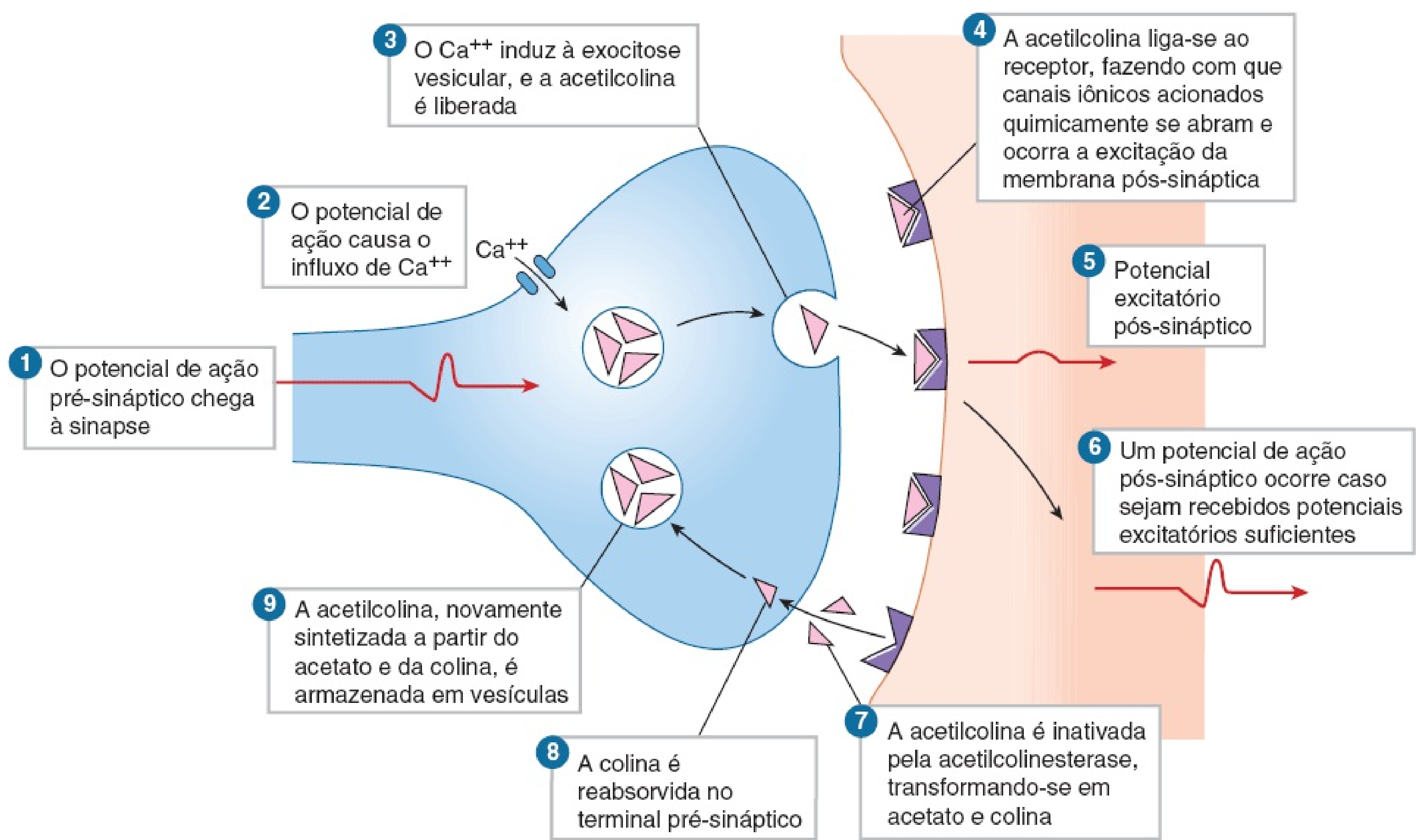


Figura 33.8 Sequência de eventos na transmissão sináptica em uma sinapse excitatória, na qual a acetilcolina é o neurotransmissor.

Os sistemas nervosos dos vertebrados e invertebrados têm muitos neurotransmissores químicos diferentes. Aqueles que despolarizam as membranas pós-sinápticas são liberados nas **sinapses excitatórias**, enquanto os que deslocam o potencial de repouso da membrana em uma direção mais negativa **(hiperpolarização)**, dessa forma estabilizando-as contra uma despolarização, são liberados nas **sinapses inibitórias**. Se um neurotransmissor causa um potencial pós-sináptico excitatório ou inibitório, isso depende de que íons específicos fluem através dos canais acionados quimicamente, aos quais eles se ligam. Portanto, os neurotransmissores podem ser tanto excitatórios quanto inibitórios. Exemplos disso incluem a acetilcolina, a norepinefrina, a dopamina e a serotonina. Entretanto, alguns neurotransmissores parecem ser sempre inibitórios (p. ex., glicina e ácido gama-aminobutírico [GABA]), enquanto outros parecem ser sempre excitatórios (p. ex., glutamato). Os neurônios no sistema nervoso central têm ambas as sinapses excitatórias e inibitórias entre as centenas ou milhares de terminais sinápticos nos dendritos e no corpo celular de cada neurônio.

O equilíbrio final entre todos os impulsos excitatórios e inibitórios recebidos por uma célula pós-sináptica determina se ela irá gerar um potencial de ação (Figura 33.8). Se muitos sinais excitatórios são recebidos ao mesmo tempo, eles podem reduzir o potencial de repouso da membrana pós-sináptica o suficiente para iniciar um potencial de ação. Os sinais inibitórios, no entanto, estabilizam a membrana pós-sináptica, tornando menos provável que um potencial de ação seja gerado. A sinapse é uma parte crucial do equipamento de tomada de decisões do sistema nervoso central, modulando o fluxo de informações de um neurônio para o próximo.

EVOLUÇÃO DOS SISTEMAS NERVOSOS

Invertebrados | Desenvolvimento de sistemas nervosos centralizados

Vários filos de animais revelam um aumento progressivo de complexidade dos sistemas nervosos, o que, provavelmente, reflete, de modo geral, os estágios da evolução dos sistemas nervosos. O padrão mais simples de sistemas nervosos invertebrados é a rede nervosa dos animais com simetria radial, como as anêmonas, águas-vivas, hidras e ctenóforos (Figura 33.9A). Uma rede nervosa forma uma trama extensa na epiderme e abaixo dela por todo o corpo. Um sinal que se inicia em uma parte dessa rede espalha-se em todas as direções, uma vez que as sinapses na maioria dos animais radiados não se restringem à transmissão de movimento unidirecional, como frequentemente ocorre nos animais com sistemas nervosos mais

complexos. Há evidências de organização em **arcos reflexos** (adiante) com ramos de uma rede nervosa conectando-se a receptores sensoriais na epiderme e a células epiteliais com propriedades contráteis. Embora a maioria das respostas tenda a ser generalizada, muitas são surpreendentemente complexas para um sistema nervoso tão simples. Uma parte da rede nervosa está concentrada em dois anéis nervosos nas formas medusa dos cnidários (ver Figura 13.11) e recebe impulsos sensoriais de **estatocistos**, órgãos de equilíbrio (adiante), **ocelos**, órgãos sensíveis à luz, bem como de células sensórias que detectam estímulos químicos e táteis. Nos vertebrados, as redes nervosas ocorrem nos plexos nervosos localizados, por exemplo, na parede intestinal; esses plexos nervosos governam os movimentos intestinais generalizados, como o peristaltismo e a segmentação (Capítulo 32).

Os sistemas nervosos bilaterais, dos quais o mais simples ocorre nos platelmintos, representam um aumento distinto na complexidade da rede nervosa dos animais radiados. Evidências de estudos dos mecanismos genéticos que controlam o desenvolvimento do encéfalo de insetos e de embriões de camundongos mostram homologia de famílias de genes reguladores. Esses dados sugerem que um encéfalo ancestral comum utilizando esses genes deve ter evoluído antes da divergência entre protostômios e deuterostômios. Os platelmintos têm dois gânglios anteriores, formados por grupos de corpos celulares de células nervosas, dos quais saem dois troncos nervosos principais na direção posterior, com ramificações laterais estendendo-se por todo o corpo (Figura 33.9B). Esse é o sistema nervoso mais simples mostrando uma diferenciação em um **sistema nervoso periférico** (uma rede de comunicação que se estende para todas as partes do corpo) e um **sistema nervoso central** (concentração de corpos celulares nervosos) que coordena tudo. Os invertebrados mais complexos apresentam um sistema nervoso mais centralizado (encéfalo), com dois cordões nervosos fundidos longitudinais e muitos gânglios. Os sistemas nervosos elaborados dos anelídeos consistem em um cérebro bilobado, um cordão nervoso duplo com gânglios segmentares e neurônios **aferentes** (sensoriais) e **eferentes** (motores) distintos (Figura 33.9C). Os gânglios segmentares são estações de retransmissão para coordenar atividades regionais.

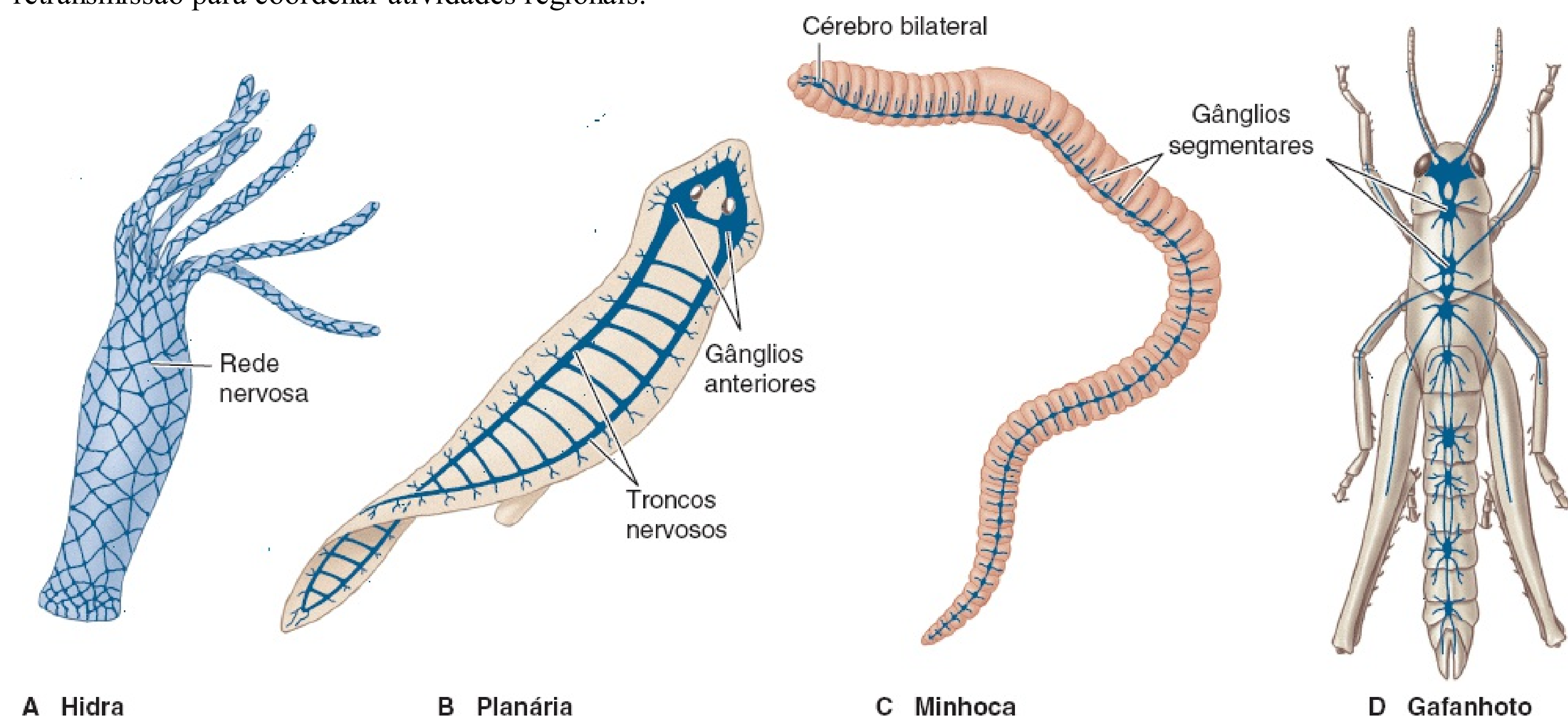


Figura 33.9 Sistema nervoso dos invertebrados. **A.** Rede nervosa dos radiados, a organização neural mais simples. **B.** Sistema dos platelmintos, o sistema nervoso do tipo linear mais simples, com dois nervos conectados a uma rede neuronal complexa. **C.** Sistema nervoso dos anelídeos, organizado como um cérebro bilobado e um cordão ventral com gânglios segmentares. **D.** Sistema nervoso dos artrópodes, também segmentar, com grandes gânglios e órgãos sensoriais mais elaborados.

O plano básico dos sistemas nervosos dos moluscos é uma série de três pares de gânglios bem definidos, porém os cefalópodes (como polvos e lulas) têm gânglios que se desenvolveram em centros nervosos estruturados de grande complexidade; os dos polvos contêm mais de 160 milhões de células. Os órgãos sensoriais também são altamente desenvolvidos. Consequentemente, o comportamento dos cefalópodes sobrepuja, de longe, o de qualquer outro invertebrado, e

eles são capazes de aprender (Capítulo 16).

O plano básico do sistema nervoso dos artrópodes (Figura 33.9D) se assemelha ao dos anelídeos, porém os gânglios são maiores e os órgãos sensoriais muito mais bem desenvolvidos. O comportamento social é em geral elaborado, particularmente nos insetos himenópteros (abelhas, vespas e formigas), e a maioria dos artrópodes é capaz de manipulação considerável de seu ambiente. A despeito do tamanho reduzido do encéfalo de um inseto, foram documentados exemplos de aprendizado em abelhas, vespas, formigas, moscas e gafanhotos. A região do encéfalo associada ao aprendizado parece ser de áreas chamadas de **corpos pedunculares**, que são maiores nos insetos sociais, e experimentos têm demonstrado mudanças nessas estruturas com a idade e a experiência.

Vertebrados | Advento da encefalização

O plano básico do sistema nervoso vertebrado consiste em um cordão nervoso *dorsal*, oco, terminando, anteriormente, em uma grande massa neural, ou encéfalo. Esse padrão contrasta com o cordão nervoso dos invertebrados bilatérios fora do filo Chordata, que é sólido e em posição ventral em relação ao canal alimentar. De longe, a tendência mais importante na evolução dos sistemas nervosos dos vertebrados é a grande elaboração de tamanho, configuração e capacidade funcional do encéfalo, um processo chamado de **encefalização**. A encefalização dos vertebrados levou à realização total de diversas capacidades funcionais, incluindo respostas rápidas, grande capacidade de armazenamento de informação, complexidade intensificada e flexibilidade de comportamento. Uma outra consequência da encefalização é a capacidade de formar associações entre eventos passados, presentes e futuros (pelo menos nos seres humanos).

Medula espinal

O **encéfalo** e a **medula espinal** compõem o sistema nervoso central. Durante o início do desenvolvimento embrionário, a medula espinal e o encéfalo começam como um sulco neural ectodérmico que, dobrando-se e aumentando de tamanho, transforma-se em um longo tubo neural oco (ver Figura 8.28). A extremidade encefálica alarga-se, formando as vesículas encefálicas, e o restante torna-se a medula espinal. Ao contrário de qualquer cordão nervoso dos invertebrados, os nervos segmentares da medula espinal dos vertebrados (31 pares nos humanos) são separados em raiz dorsal sensorial e raiz ventral motora. Os corpos celulares dos nervos sensoriais são reunidos em gânglios da raiz dorsal (espinal). Tanto a raiz dorsal (sensorial) quanto a raiz ventral (motora) encontra-se além da medula espinal, para formar um nervo espinal misto (Figura 33.10).

A medula espinal encerra um canal espinal central e é envolvida, adicionalmente, por três camadas de membranas, chamadas de **meninges** (Gr. *meningos*, membrana). Em um corte transversal, a medula tem duas zonas (Figura 33.10). Uma zona interna de substância cinzenta, lembrando, na forma, as asas de uma borboleta, contém os corpos celulares dos neurônios motores e dos interneurônios. Uma zona externa de substância branca que contém os feixes dos axônios e dendritos que ligam diferentes níveis da medula entre si e com o encéfalo.

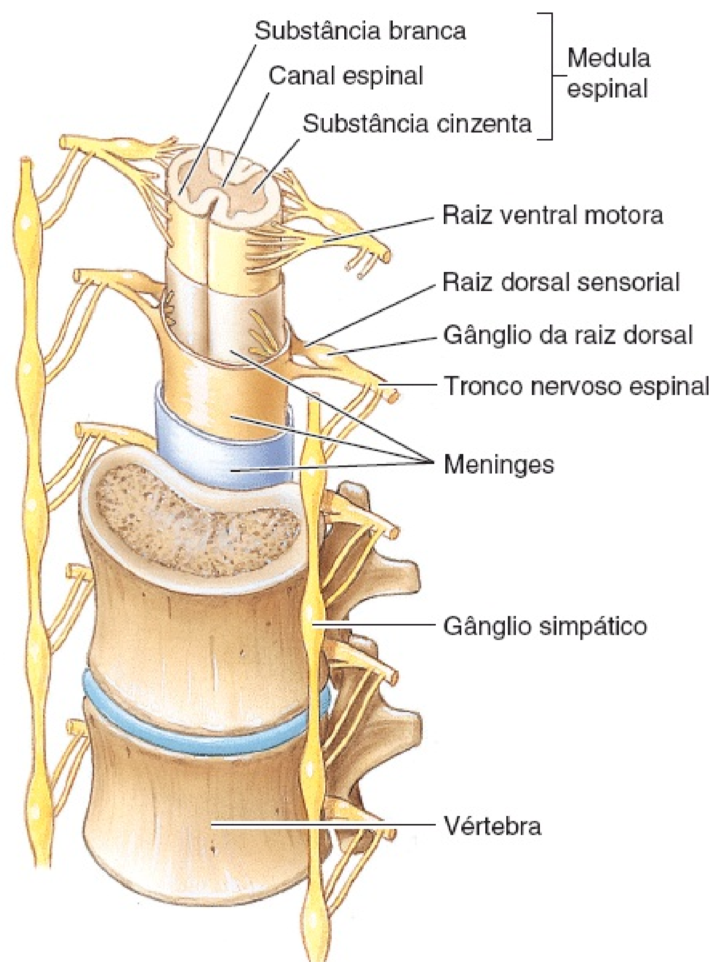


Figura 33.10 Medula espinal humana e sua proteção. Duas vértebras mostram a posição da medula espinal, dos nervos espinais emergentes e da cadeia de gânglios simpáticos. A medula é envolta por três camadas de membranas (meninges), e, entre duas delas, encontra-se um banho protetor de fluido cefalorraquidiano.

Arco reflexo

Muitos neurônios trabalham em grupos denominados **arcos reflexos**, uma unidade fundamental da operação neural que permaneceu conservada durante a evolução do sistema nervoso. Um arco reflexo contém pelo menos dois neurônios, mas normalmente existem mais. As partes de um arco reflexo típico são (1) um **receptor**, um órgão sensorial na pele, no músculo ou em outro órgão; (2) um neurônio **aferente**, ou sensorial, que conduz os impulsos em direção ao sistema nervoso central; (3) o **sistema nervoso central**, onde são feitas as conexões sinápticas entre os neurônios sensoriais e os interneurônios; (4) um neurônio **eferente**, ou motor, que faz a conexão sináptica com o interneurônio e conduz os impulsos que partem do sistema nervoso central; e (5) um **efetor**, através do qual um animal responde às mudanças ambientais. Exemplos de efetores são os músculos, as glândulas, as células ciliadas, os cnidócitos dos cnidários, os órgãos elétricos dos peixes e células pigmentadas denominadas cromatóforos (Capítulo 29).

Nos vertebrados, um arco reflexo na sua forma mais simples contém apenas dois neurônios – um neurônio sensorial (aferente) e um neurônio motor (eferente) (p. ex., o "reflexo patelar", ou reflexo de estiramento, Figura 33.11A). Entretanto, normalmente existem interneurônios entre os neurônios sensoriais e os motores (Figura 33.11B). Um interneurônio pode conectar neurônios aferentes e eferentes no mesmo lado da medula espinal ou em lados opostos, ou ele pode conectá-los em diferentes níveis anteroposteriores da medula espinal, tanto no mesmo lado como em lados opostos.

Um **ato reflexo** é a resposta a um estímulo que atua sobre um arco reflexo. Ele é involuntário, ou seja, frequentemente não está sob o controle da vontade. Por exemplo, muitos processos vitais do corpo, como o controle da respiração, os batimentos cardíacos, o diâmetro dos vasos sanguíneos e a secreção de suor, são atos reflexos. Alguns atos reflexos são inatos; outros são adquiridos pelo aprendizado.

Em quase todos os atos reflexos, uma série de arcos reflexos estão envolvidos. Por exemplo, um único neurônio sensorial aferente pode fazer conexões sinápticas com muitos neurônios motores eferentes. De modo semelhante, um neurônio motor eferente pode receber impulsos de muitos neurônios sensoriais aferentes. Os neurônios aferentes também fazem conexões com

neurônios sensoriais ascendentes, que passam pela substância branca da medula espinal, trazendo informações sobre reflexos periféricos para o encéfalo. A atividade reflexa pode, então, ser modificada pelos impulsos do encéfalo que passam ao longo dos neurônios motores descendentes, que encontram os neurônios motores eferentes finais antes de eles deixarem a medula espinal em direção à periferia do corpo.

Encéfalo

Ao contrário da medula espinal, que mudou pouco em estrutura durante a evolução dos vertebrados, o encéfalo mudou extraordinariamente. O encéfalo ancestral dos peixes e dos primeiros tetrápodes expandiu-se, formando um encéfalo profundamente sulcado e enormemente intrincado na linhagem que leva aos mamíferos (Figura 33.12). Ele atinge sua máxima complexidade no encéfalo humano, com cerca de 35 bilhões de neurônios, cada um capaz de receber informações de dezenas de milhares de sinapses ao mesmo tempo. A razão entre o peso do encéfalo e o da medula espinal proporciona um bom critério para determinar a inteligência de um animal. Nos peixes e anfíbios, essa razão é aproximadamente 1:1; nos seres humanos a razão é 55:1 – em outras palavras, o encéfalo é 55 vezes mais pesado do que a medula espinal. Embora o encéfalo humano não seja o maior (o dos cachalotes é 7 vezes mais pesado) nem o mais convoluto (o dos golfinhos é ainda mais dobrado), ele é o melhor no desempenho geral. Esse “grande nó emaranhado”, como o fisiólogo britânico Sir Charles Sherrington chamava o encéfalo humano, pode de fato ser tão complexo que nunca será capaz de compreender sua própria função!

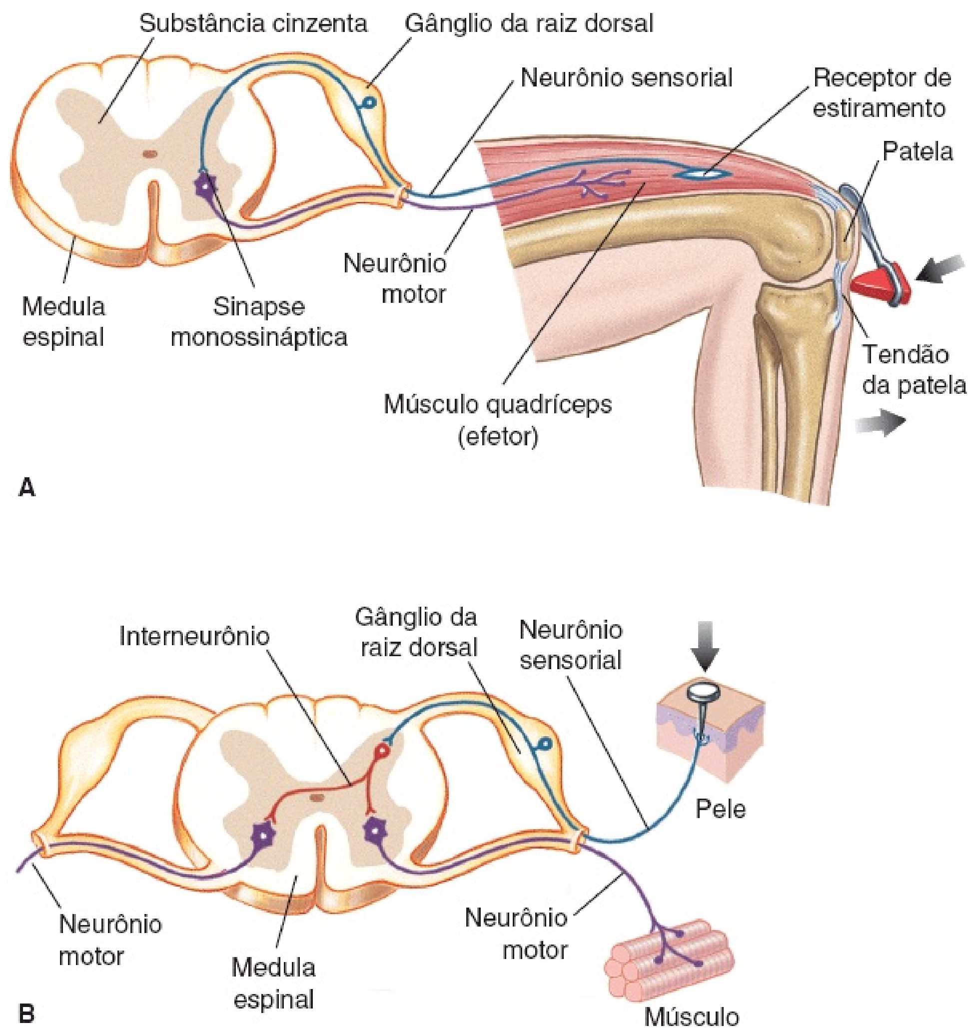


Figura 33.11 O arco reflexo. **A.** O “reflexo patelar” ou de estiramento, um arco reflexo simples. Uma súbita pressão no ligamento patelar estira os músculos da região femoral. Os potenciais de ação gerados nos receptores de estiramento são conduzidos ao longo dos neurônios aferentes (sensoriais) à medula espinal e transmitidos diretamente ao corpo celular de um neurônio eferente (motor). Os potenciais de ação passam ao longo dos neurônios eferentes até os músculos da perna (efetores), estimulando-os a contrair-se. **B.** Arco reflexo multissináptico. Um arco reflexo mais comum inclui interneurônios entre os neurônios sensoriais e motores. Uma alfinetada é sentida por receptores de dor na pele e o impulso é conduzido por fibras aferentes até a medula espinal, onde são feitas conexões sinápticas com interneurônios. Aqui, é mostrado um interneurônio fazendo

conexões com neurônios motores em ambos os lados da medula espinal, de forma que a estimulação de fibras musculares em mais de uma parte do corpo (p. ex., em ambas as pernas) permita a coordenação das respostas musculares à alfinetada.

O encéfalo dos primeiros vertebrados tinha três divisões principais: um encéfalo anterior, ou **prosencéfalo**; um encéfalo mediano, ou **mesencéfalo**; e um encéfalo posterior, ou **rombencéfalo** (Figura 33.13). Cada parte estava relacionada com um ou mais sentidos especiais: o prosencéfalo com o olfato, o mesencéfalo com a visão e o rombencéfalo com a audição e com o equilíbrio. Essas relações primitivas, porém muito fundamentais do encéfalo, foram, em alguns casos, amplificadas e, em outros, reduzidas ou obscurecidas durante a contínua evolução, conforme as prioridades sensoriais eram moldadas pelo *habitat* e modo de vida do animal.

Rombencéfalo. O **bulbo** (ou ***medulla oblongata***), a divisão mais posterior do encéfalo, é, na verdade, uma continuação cônica da medula espinal (Figuras 33.13 e 33.14A e B). O bulbo, juntamente com o mesencéfalo mais anterior, constitui o “tronco encefálico”, uma área que controla numerosas atividades vitais e, em grande parte, subconscientes, como o batimento cardíaco, a respiração, o tônus vascular, as secreções gástricas e a deglutição. O tronco encefálico também contém centros que parecem integrar a informação que chega da periferia em relação à saciedade e aos estímulos alimentares. A **ponte**, também parte do rombencéfalo, contém um espesso feixe de fibras que conduzem impulsos de um lado a outro do cerebelo, e também conecta o bulbo e o cerebelo às outras regiões do encéfalo (Figura 33.14A e B).

O **cerebelo**, localizado dorsalmente em relação ao bulbo, controla o equilíbrio, a postura e o movimento (Figura 33.14A e B). Seu desenvolvimento está diretamente relacionado com o modo de locomoção do animal, agilidade de movimento do membro e equilíbrio. Normalmente, ele é pouco desenvolvido nos anfíbios e répteis, formas que vivem próximo ao solo, e bem desenvolvido nos peixes ósseos mais ágeis. Ele atinge seu apogeu nas aves e nos mamíferos, nos quais é muito expandido e com muitas dobras. O cerebelo não inicia o movimento, mas opera como um centro de controle preciso de erros, ou um servomecanismo, que programa um movimento iniciado em algum outro lugar, como o córtex motor do cérebro (Figura 33.14A). Os primatas, e especialmente os seres humanos, dotados de uma destreza manual que ultrapassa muito a dos outros animais, têm o cerebelo mais complexo. Os movimentos das mãos e dos dedos envolvem a coordenação cerebelar de contrações e relaxamentos simultâneos de centenas de músculos individuais.

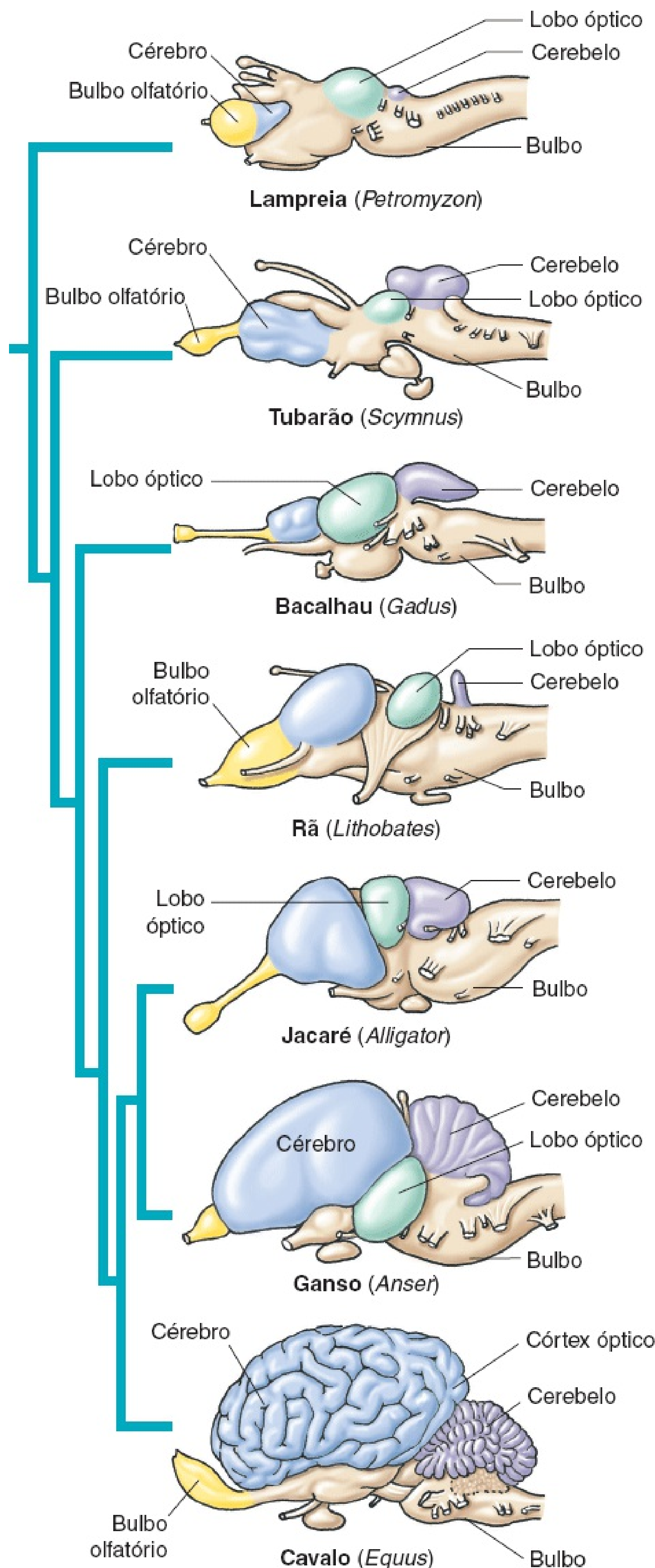


Figura 33.12 Evolução do encéfalo dos vertebrados. Note o aumento progressivo de tamanho do cérebro (telencéfalo). O cerebelo, relacionado com o equilíbrio e com a coordenação motora, é maior nos animais cujo equilíbrio e movimentos motores precisos são bem desenvolvidos (peixes, aves e mamíferos).

Mesencéfalo. O mesencéfalo (Figura 33.13) é formado principalmente pelo **teto** (incluindo os **lobos ópticos**), que contém núcleos que atuam como centros para reflexos visuais e auditivos (na linguagem neurofisiológica, um núcleo é um pequeno

agregado de corpos celulares de neurônios, dentro do sistema nervoso central). O mesencéfalo sofreu pouca alteração evolutiva na sua estrutura entre os vertebrados, porém mudou significativamente na função. Ele atua como mediador dos comportamentos mais complexos de peixes e anfíbios, integrando a informação visual, tátil e auditiva. Tais funções foram gradualmente assumidas pelo prosencéfalo nos amniotas. Nos mamíferos, o prosencéfalo é principalmente um centro de retransmissão para a informação que vai para os centros encefálicos superiores.

Prosencéfalo. Logo à frente do mesencéfalo estão o **tálamo** e o **hipotálamo**, os elementos mais posteriores do prosencéfalo (Figura 33.14B). O tálamo, em forma de ovo, é uma importante estação de retransmissão que analisa e transfere informação sensorial para os centros encefálicos superiores. No hipotálamo estão diversos centros "domésticos" que regulam a temperatura do corpo, o equilíbrio hídrico, o apetite e a sede – todas funções relacionadas com a manutenção da constância interna (homeostase). As células neurossecretoras localizadas no hipotálamo produzem diversos neurormônios (descritos no Capítulo 34). O hipotálamo também contém centros para a regulação da função reprodutiva e do comportamento sexual, e participa nos comportamentos emocionais.

A região anterior do prosencéfalo ou **cérebro** (Figura 33.14A e B) pode ser dividida em duas áreas anatomicamente distintas, o **paleocórtex** e o **neocórtex**. Originalmente relacionada com o olfato, ela se tornou bem desenvolvida nos peixes avançados e nos primeiros vertebrados terrestres, que dependiam desse sentido especial. Nos mamíferos, e especialmente nos primatas, o paleocórtex é uma área localizada profundamente e denominada rinencéfalo ("encéfalo nasal"), pois muitas de suas funções dependem da olfação. Mais conhecido como **sistema límbico**, ele atua como mediador de diversos comportamentos específicos de cada espécie, relacionados com o suprir das necessidades como alimentação e sexo. Uma região do sistema límbico, o **hipocampo**, tem sido extensamente estudada como um local envolvido com o aprendizado espacial e a memória. O hipocampo adquiriu notoriedade porque seus neurônios têm capacidade mitótica nos adultos, uma propriedade anteriormente desconhecida dos neurônios dos mamíferos.

Embora tenha surgido tardiamente na evolução dos vertebrados, o neocórtex obscurece completamente o paleocórtex e tornou-se tão expandido que envolve grande parte do prosencéfalo e todo o mesencéfalo (Figura 33.14). Quase todas as atividades de integração primitivamente atribuídas ao mesencéfalo foram transferidas para o neocórtex, ou **córtex cerebral**, como é normalmente chamado.

Vesícula embrionária		Principais componentes no adulto	Função
Embrião inicial	Embrião final		
Prosencéfalo	Telencéfalo	Cérebro	A área motora controla os movimentos musculares voluntários; o córtex sensorial é o centro da percepção consciente de toque, pressão, vibração, dor, temperatura e paladar; as áreas de associação integram e processam as informações sensoriais
	Diencéfalo	Tálamo	Parte do sistema límbico; integra a informação sensorial que chega ao tálamo e projeta aos lobos cerebrais frontais
		Hipotálamo	Controla as funções autônomas; estabelece os impulsos (sede, fome, desejo sexual) e o comportamento reprodutivo; participa nas respostas emocionais; secreta ADH, ocitocina; secreta hormônios liberadores para o controle da adeno-hipófise
Mesencéfalo	Mesencéfalo	Lobo óptico (teto)	Integra a informação visual com outras informações sensoriais; transmite a informação auditiva
		Núcleos do mesencéfalo	Controle involuntário do tônus muscular; processamento das sensações que chegam e dos comandos motores que saem
Rombencéfalo	Metencéfalo	Cerebelo	Coordenação involuntária e controle dos movimentos necessários para equilíbrio, tônus muscular e postura
		Ponte	Liga o cerebelo com outros centros encefálicos e com o bulbo e a medula espinal; modifica a saída dos centros respiratórios no bulbo
	Mielencéfalo	Bulbo (*medulla oblongata*)	Controla a frequência e a força de contração cardíaca; controle vasomotor; estabelece a frequência respiratória; retransmite informação para o cerebelo; integra os estímulos de alimentação e saciedade

Medula espinal

Figura 33.13 Divisões do encéfalo dos vertebrados.

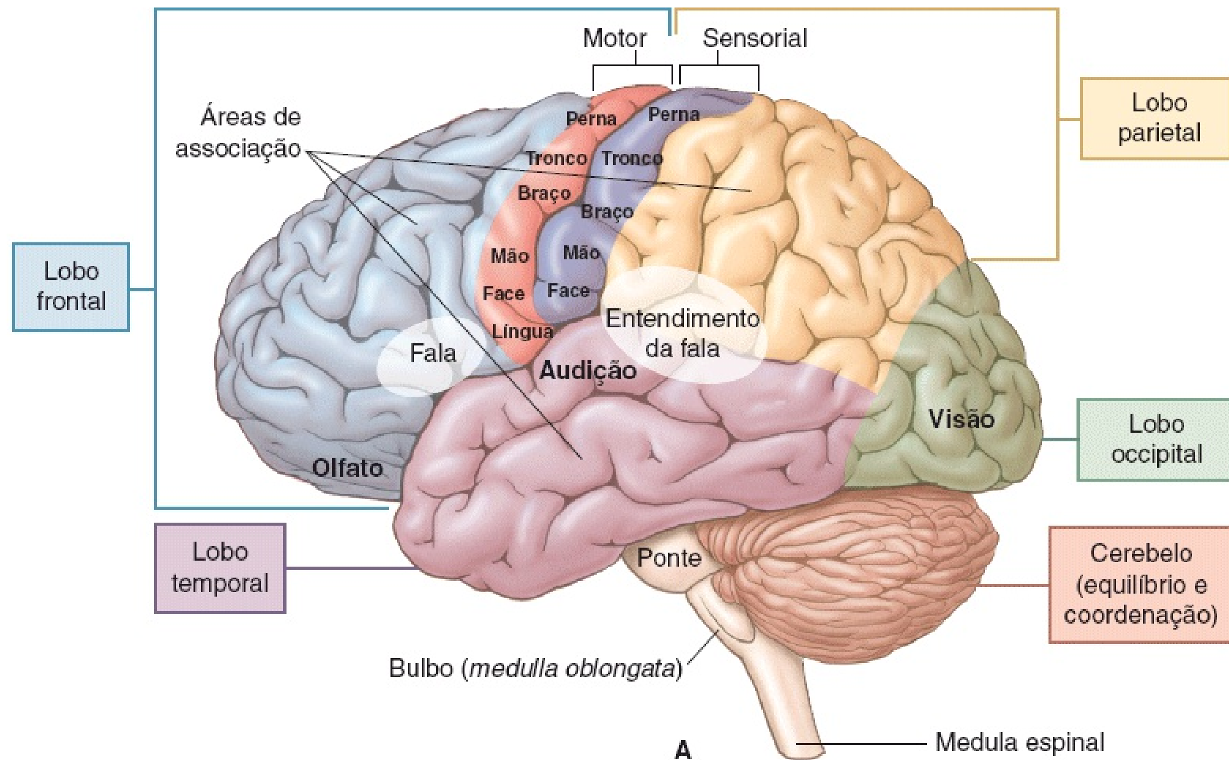
As funções do cérebro foram localizadas por estimulação direta de encéfalos expostos de pessoas e de animais experimentais, de exames pós-morte de pessoas que sofriam de lesões diversas, e da remoção cirúrgica de áreas específicas do encéfalo em animais experimentais. O córtex contém áreas motoras e sensoriais separadas (Figuras 33.14 e 33.15). As áreas motoras controlam os movimentos musculares voluntários, enquanto o córtex sensorial é o centro da percepção consciente de toque, pressão, dor, temperatura e paladar. A visão, o olfato, a audição e a fala são regiões puramente sensoriais ou motoras localizadas em áreas específicas nos lobos cerebrais. Além disso, existem grandes áreas "silenciosas", denominadas **áreas de associação**, relacionadas com a memória, julgamento, raciocínio e outras funções integrativas. Essas regiões não estão diretamente conectadas a órgãos sensoriais ou músculos.

Portanto, nos mamíferos, e especialmente nos humanos, partes distintas do encéfalo atuam como mediadores das funções conscientes e inconscientes. A mente inconsciente – todo o encéfalo, exceto o córtex cerebral – governa numerosas funções vitais que foram excluídas do controle consciente: respiração, pressão sanguínea, frequência cardíaca, fome, sede, equilíbrio térmico, equilíbrio de sais, estímulo sexual e as emoções básicas (algumas vezes, irracionais). O encéfalo é, também, uma glândula endócrina complexa que regula e recebe retroalimentação do sistema endócrino do corpo (ver Capítulo 34). A mente consciente, ou córtex cerebral, é o local das atividades mentais superiores (p. ex., planejamento e raciocínio), memória e integração de informações sensoriais. A memória parece transcender todas as partes do encéfalo em vez de ser propriedade de uma região particular do encéfalo, como se acreditava anteriormente.

Os hemisférios direito e esquerdo do córtex cerebral são ligados através do corpo caloso (Figura 33.14B), uma conexão neural através da qual os dois hemisférios são capazes de transferir informações e coordenar as atividades mentais. Nos seres humanos, os dois hemisférios são especializados em funções diferentes: o hemisfério esquerdo para o desenvolvimento da linguagem, capacidades matemáticas e de aprendizado e processos de pensamento sequencial; e o hemisfério direito para as atividades espaciais, musicais, artísticas, intuitivas e de percepção. Além disso, cada hemisfério controla o lado oposto do corpo. Sabe-se, há muito tempo, que mesmo danos extensos no hemisfério direito podem causar diversos graus de paralisia no

lado esquerdo, mas têm pouco efeito sobre o intelecto e a fala. Ao contrário, danos causados no hemisfério esquerdo geralmente causam a perda da fala e podem acarretar efeitos desastrosos sobre o intelecto. Como essas diferenças na simetria e na função cerebral existem desde o nascimento, elas parecem ser inatas, em vez de serem resultado de efeitos causados pelo desenvolvimento ou pelo ambiente, como se acreditava anteriormente.

A especialização dos hemisférios é considerada, há muito tempo, uma característica unicamente humana, porém foi descoberta recentemente nos encéfalos de pássaros canoros, nos quais um lado do encéfalo é especializado para a produção do canto.



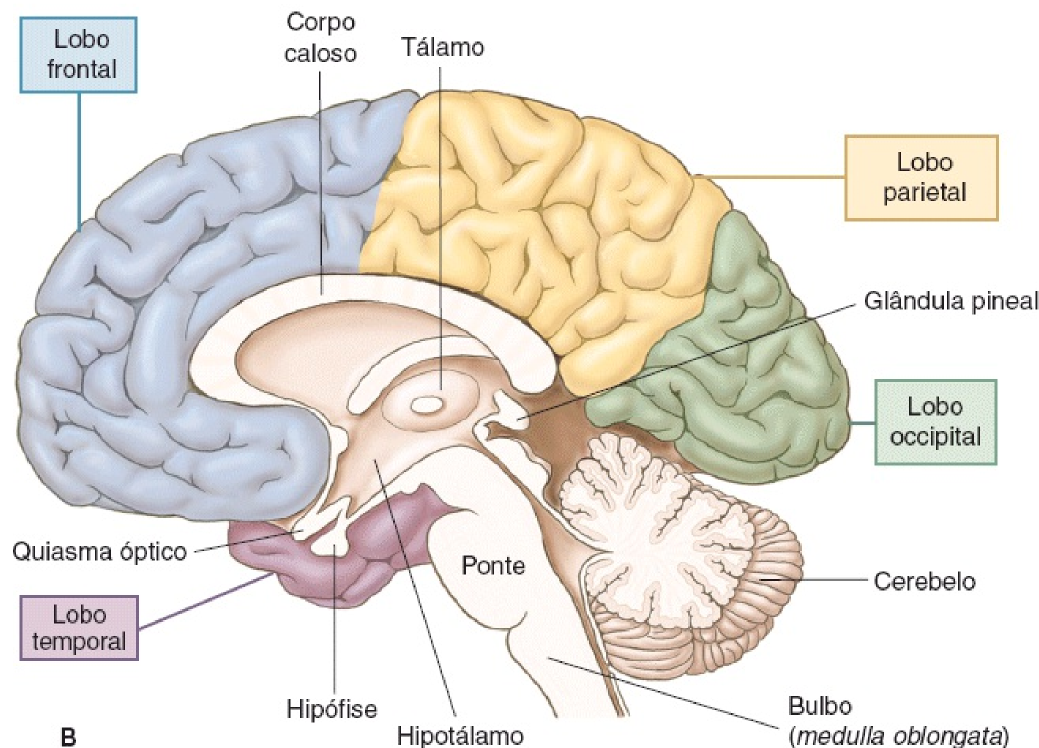


Figura 33.14 A. Vista externa do encéfalo humano mostrando os lobos do telencéfalo e a localização das principais funções do telencéfalo e do cerebelo. **B.** Corte através da linha mediana do encéfalo humano mostrando um hemisfério cerebral do telencéfalo, o tálamo e o hipotálamo do prosencéfalo, e a ponte, o bulbo e o cerebelo do rombencéfalo.

Embora o grande tamanho de seu encéfalo faça com que os humanos sejam, sem dúvida, os mais inteligentes dos animais, eles podem dispensar grande parte dele e, ainda assim, continuar inteligentes. As varreduras dos encéfalos de pessoas com hidrocefalia (aumento da cabeça resultante de distúrbios de pressão que causam o aumento de tamanho dos ventrículos cerebrais [cavidades presentes dentro do encéfalo preenchidas por fluido] em muitas vezes em relação ao tamanho normal) mostram que, embora muitas delas sejam funcionalmente deficientes, outras são quase normais. O crânio de uma pessoa com hidrocefalia era quase totalmente preenchido por fluido cefalorraquidiano, e o único córtex cerebral remanescente era uma fina camada de tecido, com 1 mm de espessura, pressionado contra o crânio. Ainda assim, esse jovem, com apenas 5% do seu encéfalo, recebeu mérito de primeira classe em matemática em uma universidade britânica e era socialmente normal. Esta e outras observações igualmente notáveis sugerem que há uma enorme redundância e capacidade de reserva na função corticocerebral. Sugerem, ainda, que as estruturas profundas do encéfalo, as quais foram relativamente poupadas nos hidrocefálicos, podem desempenhar funções que antes eram atribuídas apenas ao córtex.

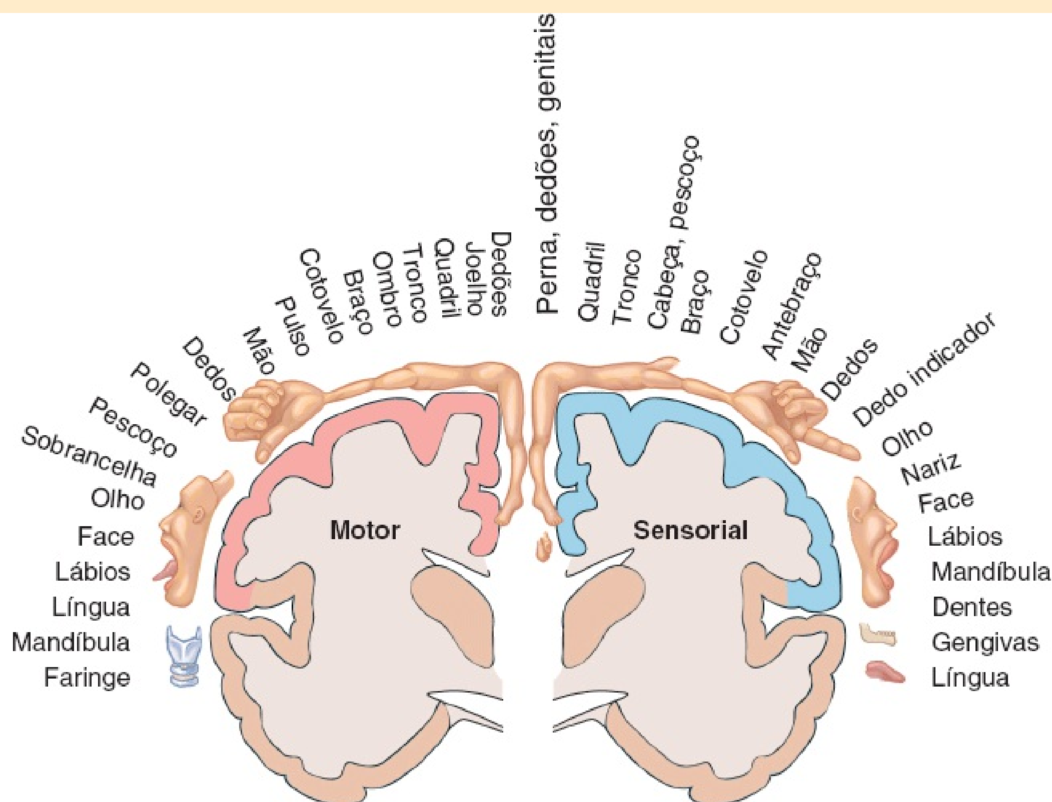


Figura 33.15 Arranjo dos córtices sensorial e motor mostrado em seção transversal (ver Figura 33.14 para uma vista da superfície). A localização das terminações sensoriais de diferentes partes do corpo é mostrada à direita; as origens das vias motoras descendentes são mostradas à esquerda. O córtex motor fica à frente do córtex sensorial; portanto, os dois não se sobrepõem. Esses mapas foram produzidos a partir do trabalho do neurocirurgião canadense Wilder Penfield, na década de 1930. Pesquisas mostram que o córtex motor não é tão ordenado como o mapa sugere; ao contrário, a correspondência entre as áreas corticais e as áreas do corpo que elas controlam é mais difusa.

Sistema nervoso periférico

O sistema nervoso periférico inclui todos os tecidos nervosos localizados fora do sistema nervoso central. Ele tem duas divisões funcionais: **divisão sensorial** ou **aferente**, a qual traz a informação sensorial para o sistema nervoso central, e **divisão motora** ou **eferente**, a qual conduz os comandos motores para os músculos e glândulas. A divisão eferente tem dois componentes: (1) **sistema nervoso somático**, que inerva a musculatura esquelética (ver Figura 33.11), e (2) **sistema nervoso autônomo**, que inerva os músculos lisos, os cardíacos e as glândulas.

Sistema nervoso autônomo. O sistema autônomo controla as funções internas involuntárias do corpo que, normalmente, não afetam a consciência, como os movimentos do canal alimentar e do coração, a contração da musculatura lisa dos vasos sanguíneos, da bexiga urinária, da íris dos olhos e outras, além das secreções de várias glândulas.

Os nervos autônomos originam-se no encéfalo ou na medula espinal, assim como os nervos do sistema nervoso somático,

porém, ao contrário destes últimos, as fibras autônomas são formadas não por um, mas por dois neurônios motores (Figura 33.16). Eles fazem sinapse uma vez antes de deixar a medula e antes de chegar ao órgão efetor. Essas sinapses estão localizadas fora da medula espinal, em gânglios. Os axônios que passam da medula para os gânglios são denominados neurônios *pré-ganglionares*; aqueles que passam dos gânglios para os órgãos efetores são denominados neurônios *pós-ganglionares*.

As subdivisões do sistema autônomo são o sistema **simpático** e o sistema **parassimpático**. A maioria dos órgãos no corpo é inervada tanto por neurônios simpáticos quanto parassimpáticos, cujas ações são antagônicas (Figura 33.17). Se um neurônio estimula uma atividade, o outro a inibe. Entretanto, nenhum dos dois tipos de nervos é exclusivamente excitatório ou inibitório. Por exemplo, os neurônios parassimpáticos inibem o batimento cardíaco, mas excitam os movimentos peristálticos do intestino; os neurônios simpáticos aumentam o batimento cardíaco, mas inibem o movimento peristáltico intestinal.

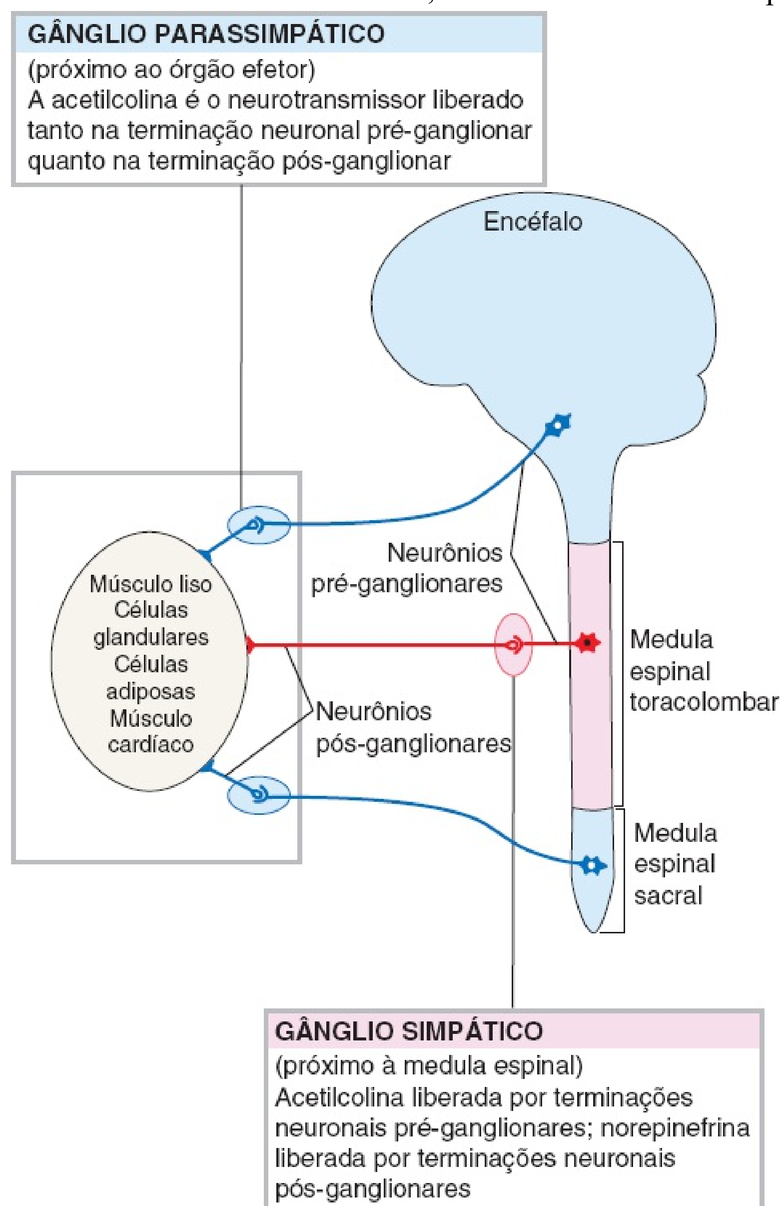


Figura 33.16 Organização geral do sistema nervoso autônomo.

Os neurônios parassimpáticos emergem do sistema nervoso central, tanto em nervos cranianos do tronco encefálico quanto em nervos espinais que emergem da região sacral (pélvica) da medula espinal (Figuras 33.16 e 33.17). Na divisão simpática, os corpos celulares de todos os neurônios pré-ganglionares estão localizados nas áreas torácica e lombar superior da medula espinal. Seus neurônios saem através das raízes ventrais dos nervos espinais, separam-se deles e dirigem-se para os gânglios simpáticos (Figuras 33.10 e 33.17), que são pareados e formam uma cadeia em cada um dos lados da coluna espinal.

Os gânglios normalmente estão distantes do órgão efetor no sistema simpático (p. ex., o gânglio simpático mostrado na Figura 33.10) e frequentemente estão imersos nas camadas de tecido próximas aos órgãos efetores no sistema parassimpático

(Figura 33.16).

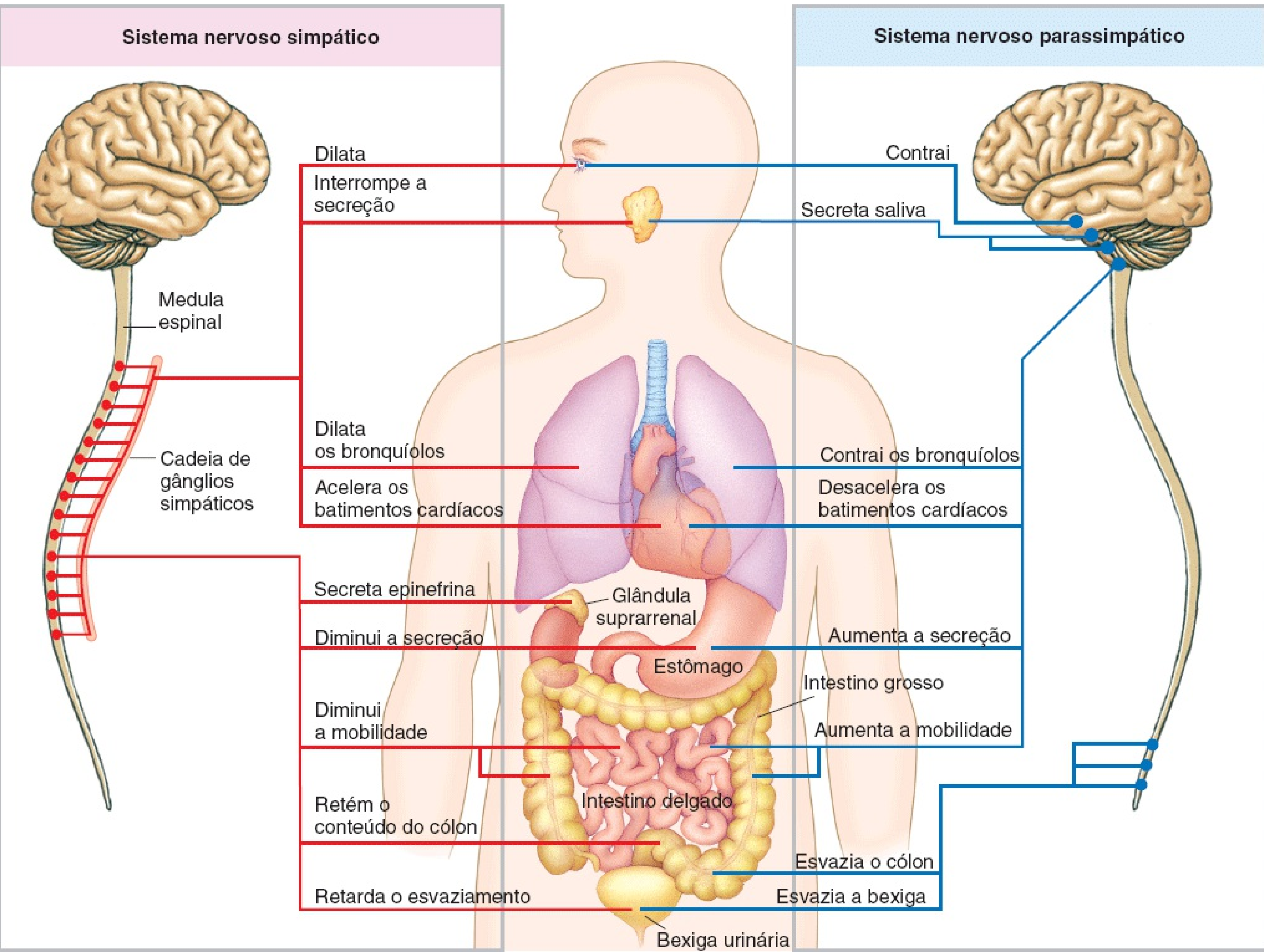


Figura 33.17 Sistema nervoso autônomo em humanos. A saída dos nervos autônomos do sistema nervoso central é mostrada à esquerda. O fluxo simpático (vermelho) ocorre nas áreas lombar e torácica da medula espinal através de uma cadeia de gânglios simpáticos. O fluxo parassimpático (azul) origina-se das regiões craniana e sacral do sistema nervoso central. Gânglios parassimpáticos (não mostrados) estão localizados nos órgãos inervados adjacentes a eles. Muitos órgãos são inervados por fibras de ambas as divisões.

Todos os neurônios pré-ganglionares, sejam simpáticos ou parassimpáticos, liberam acetilcolina em suas sinapses com as células pós-ganglionares. Entretanto, os neurônios pós-ganglionares parassimpáticos liberam acetilcolina em suas terminações, enquanto os neurônios pós-ganglionares simpáticos, com poucas exceções, liberam norepinefrina (também chamada noradrenalina). Essa diferença é uma outra característica importante que distingue as duas partes do sistema nervoso autônomo.

De maneira geral, a divisão parassimpática está associada a atividades não estressantes, como o repouso, a alimentação, a digestão e a micção. A divisão simpática é ativada sob condições de estresse físico ou emocional. Sob tais condições, a frequência cardíaca aumenta, os vasos sanguíneos dos músculos esqueléticos dilatam-se, os vasos sanguíneos viscerais contraem-se, a atividade do trato intestinal diminui e a taxa metabólica aumenta. A importância dessas respostas nas reações de emergência (às vezes chamadas de respostas de medo, luta ou fuga) está descrita no Capítulo 34. No entanto, é importante salientar que a divisão simpática também está ativa, em certo grau, durante as condições de repouso, mantendo normal a pressão sanguínea e a temperatura do corpo.

ÓRGÃOS DOS SENTIDOS

Os animais necessitam de um influxo constante de informação do ambiente a fim de regularem suas vidas. Os órgãos dos sentidos são receptores sensoriais especializados projetados para detectar a condição e as mudanças ambientais. Os órgãos dos sentidos de um animal constituem o primeiro nível de percepção ambiental; eles trazem a informação para o sistema nervoso central.

Um **estímulo** é uma forma de energia – elétrica, mecânica, química ou radiante. Os receptores sensoriais presentes em um órgão do sentido transformam a energia do estímulo em potenciais de ação nervosos, a linguagem comum do sistema nervoso. Em um sentido bem real, portanto, os órgãos dos sentidos são transdutores biológicos. Um microfone, por exemplo, é um transdutor que converte energia mecânica (som) em energia elétrica. Assim como um microfone, que é sensível apenas ao som, os receptores sensoriais são, em geral, específicos para um tipo de estímulo. Dessa forma, os olhos respondem apenas à luz, os ouvidos apenas ao som, os receptores de pressão apenas à pressão, e os quimiorreceptores às substâncias químicas, convertendo todas as formas de energia em potenciais de ação que podem ser transmitidos para o sistema nervoso central, induzindo uma resposta através do arco reflexo, previamente descrito, que é fundamental a todos os sistemas nervosos.

Uma vez que todos os potenciais de ação são qualitativamente semelhantes, como é que os animais percebem e distinguem diferentes sensações de estímulos diversos? A resposta é que a verdadeira percepção da sensação ocorre em regiões localizadas do encéfalo, onde os receptores sensoriais de cada órgão sensorial têm sua própria conexão. Esse conceito de "linhas rotuladas" de comunicação com regiões específicas do encéfalo foi descrito pela primeira vez nos anos de 1830 por Johannes Müller, que o chamou de **lei das energias nervosas específicas**. Os potenciais de ação que chegam a determinada área sensorial do encéfalo podem ser interpretados apenas de uma maneira. Por exemplo, a pressão sobre os olhos faz-nos ver "estrelas" ou outros padrões visuais; distorções mecânicas no olho desencadeiam potenciais de ação nas fibras do nervo óptico, que são percebidas como sensações luminosas.

Classificação dos receptores

Os receptores são tradicionalmente classificados de acordo com sua localização. Aqueles que estão próximos à superfície externa, denominados **exorreceptores**, mantêm o animal informado sobre seu ambiente externo. As partes internas do corpo têm **endorreceptores**, que recebem estímulos dos órgãos internos. Os músculos, tendões e articulações têm **proprioceptores**, que são sensíveis às mudanças nas tensões dos músculos e proporcionam ao organismo um senso de posição do corpo. Algumas vezes, os receptores são classificados de acordo com a forma de energia à qual respondem, como, por exemplo, **química, mecânica, luminosa** ou **térmica.**

Quimiorrecepção

A quimiorrecepção é o sentido mais antigo e mais universal no reino animal e nos eucariotas unicelulares. Ela provavelmente orienta o comportamento do organismo mais do que qualquer outro sentido. As formas unicelulares utilizam **receptores químicos de contato** para localizar alimento e água adequadamente oxigenada e para evitar substâncias perigosas. Esses receptores estimulam um comportamento de orientação, denominado **quimiotaxia**, em direção a uma fonte química ou para longe dela. A maioria dos animais é dotada de especializados **receptores químicos a distância**, que são, frequentemente, desenvolvidos em um notável grau de sensibilidade. A quimiorrecepção a distância, normalmente chamada de olfação ou olfato, orienta o comportamento alimentar, a localização e a seleção de parceiros sexuais, a marcação de trilhas e de território e as reações de alarme de muitos animais.

Em todos os vertebrados e nos insetos, os sentidos do **paladar** e do **olfato** são claramente distintos. Apesar de haver semelhanças entre os receptores do paladar e do olfato, em geral o paladar é mais limitado nas respostas e menos sensível do que o olfato. Os centros do paladar e do olfato no sistema nervoso central estão localizados em diferentes regiões do encéfalo.

Os quimiorreceptores dos insetos estão localizados em pelos sensoriais denominados sensilas. As sensilas gustativas ocorrem nas peças bucais, nas pernas, nas margens das asas e no ovipositor das fêmeas. Elas têm um único poro na ponta e reconhecem quatro classes de compostos: açúcares (atrativo), amargo (repelente), sais e água. As sensilas olfatórias ocorrem na cabeça em dois pares de órgãos olfatórios: as antenas e os palpos maxilares (ver Figura 21.17). Os poros presentes nas paredes cuticulares dessas sensilas permitem que as moléculas odoríferas e de feromônios provenientes do ambiente entrem em contato com os neurônios receptores olfatórios.

Os insetos sociais e muitos outros animais, incluindo os mamíferos, produzem compostos específicos para a espécie,

chamados de **feromônios**, que constituem uma linguagem química altamente desenvolvida. Os feromônios são um grupo diverso de compostos orgânicos que um animal libera para afetar a fisiologia ou o comportamento de outro indivíduo da mesma espécie. As informações a respeito de território, hierarquia social, sexo e estado reprodutivo são transmitidas através desse sistema. As formigas, por exemplo, são baterias de glândulas ambulantes que produzem numerosos sinais químicos (Figura 33.18). Elas incluem as glândulas liberadoras de feromônios, como os feromônios de alarme e de trilha, e feromônios primários, que alteram os sistemas endócrino e reprodutivo das diferentes castas em uma colônia.

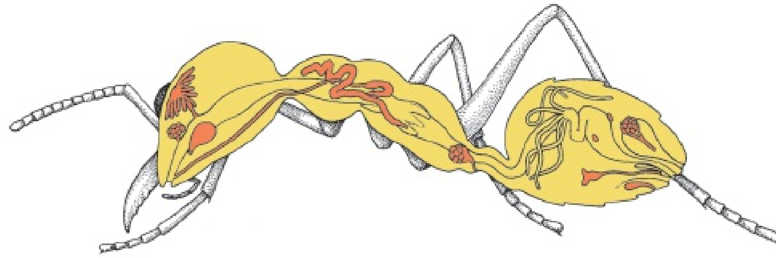


Figura 33.18 Glândulas produtoras de feromônios em uma formiga (*mostradas em laranja*).

Nos vertebrados, os receptores do paladar ocorrem na cavidade bucal e especialmente na língua (Figura 33.19), onde proporcionam um meio para avaliar os alimentos antes de serem deglutidos. Uma **papila gustativa** consiste em um agrupamento de células receptoras circundadas por células de suporte; ela tem um pequeno poro externo através do qual se projetam as delgadas terminações das células sensoriais. As substâncias químicas que estão sendo provadas interagem com sítios receptores específicos nos microvilos das células receptoras. As sensações gustativas são categorizadas como doce, salgada, azeda, amarga e *umami* (uma palavra japonesa que poderia ser traduzida como “saborosa”). Embora os mecanismos sejam diferentes para cada sensação gustativa básica, as células receptoras são despolarizadas pela substância química específica e são gerados potenciais de ação. Ao contrário do que se pensava anteriormente, os receptores gustativos podem responder a diferentes tipos de categorias gustativas, embora eles possam responder mais fortemente a um tipo em particular. Esses potenciais de ação são transmitidos através de sinapses químicas (ver anteriormente), sendo conduzidos ao longo de neurônios sensoriais até regiões específicas do encéfalo. A discriminação gustativa depende da avaliação da atividade relativa de cinco subtipos diferentes de receptores gustativos pelo encéfalo. Essa avaliação é semelhante à visão em cores dos vertebrados, na qual um arco-íris inteiro de cores pode ser diferenciado pela excitação relativa de apenas três tipos de fotorreceptores de cor (ver adiante). Como as células receptoras estão sujeitas à abrasão pelos alimentos, as papilas gustativas têm uma vida curta (5 a 10 dias nos mamíferos) e são continuamente substituídas.

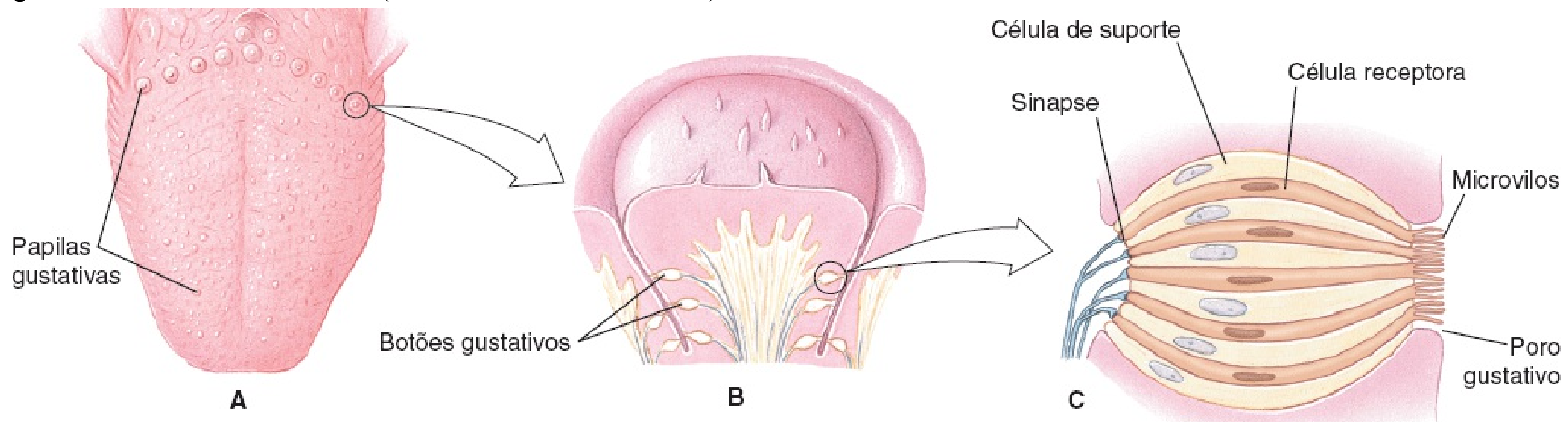


Figura 33.19 Receptores do paladar. **A.** Superfície da língua humana mostrando a localização das papilas gustativas. **B.** Posição dos botões gustativos em uma papila gustativa. **C.** Estrutura de um botão gustativo.

Embora o olfato seja o sentido principal para muitos animais, utilizado para a identificação de alimentos, de parceiros sexuais e de predadores, ele é mais altamente desenvolvido nos mamíferos. Mesmo os seres humanos, apesar de não ser uma espécie muito famosa pela identificação de cheiros, podem discriminar talvez 20.000 odores diferentes. O nariz humano é capaz de detectar 1/25 de um milionésimo de 1 mg de mercaptana, a substância odorífera dos gambás norte-americanos. Mesmo assim, nossas habilidades olfatórias são mínimas, comparadas com aquelas de outros mamíferos que dependem do olfato para a sobrevivência. Um cachorro explora novos arredores com seu nariz da mesma forma que fazemos com nossos

olhos. O nariz de um cachorro é justificadamente famoso; com relação a algumas fontes de odores, o nariz de um cachorro é, pelo menos, um milhão de vezes mais sensível do que o nosso. Essa competência dos cães é auxiliada pelo fato de terem um nariz localizado próximo ao chão, onde tendem a ficar os odores das criaturas que passaram por lá.

As terminações olfatórias estão localizadas em um epitélio especial recoberto por uma fina camada de muco, posicionado no fundo da cavidade nasal (Figura 33.20). Dentro desse epitélio estão milhões de neurônios olfatórios, cada um deles com diversos cílios em forma de pelos projetando-se das extremidades livres. As moléculas de odores que entram no nariz ligam-se a proteínas receptoras localizadas nos cílios; essa ligação gera potenciais de ação que são conduzidos ao longo de axônios até o bulbo olfatório no encéfalo. A partir daqui, a informação olfatória é enviada para o córtex olfatório, onde os odores são analisados. A informação sobre os odores é, então, projetada para os centros superiores do encéfalo que influenciam as emoções, os pensamentos e o comportamento.

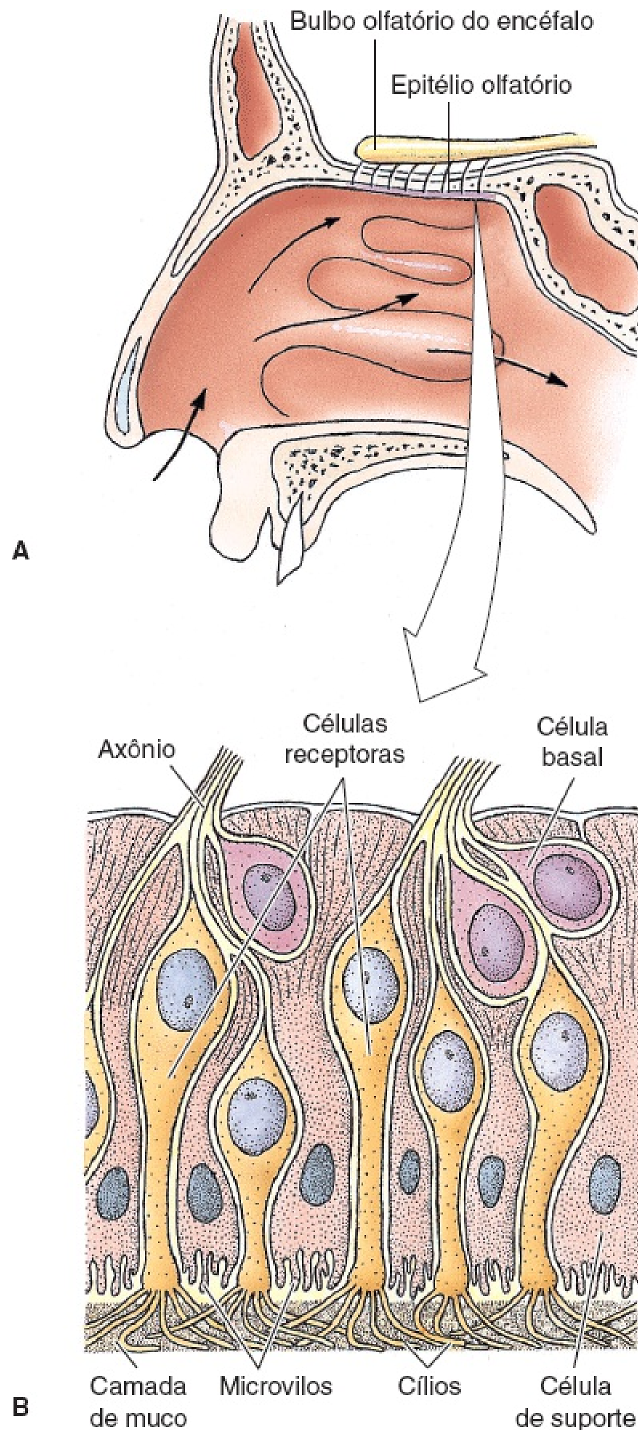


Figura 33.20 Epitélio olfatório humano. **A.** O epitélio é um pedaço de tecido localizado no teto da cavidade nasal. **B.** Ele é composto por células de suporte, células basais e células receptoras olfatórias com cílios projetando-se das extremidades livres.

Utilizando técnicas de genética molecular (Capítulo 5), os pesquisadores descobriram uma grande família de genes que

parece codificar a recepção olfatória nos mamíferos (incluindo os seres humanos). Cerca de 70 genes da mesma família foram identificados na mosca-das-frutas, *Drosophila*, e alguns também no nematódeo *C. elegans*. A família de genes para o olfato é, portanto, antiga e altamente conservada através da evolução. Cada um dos cerca de 1.000 genes descobertos nos mamíferos codifica um tipo diferente de receptor olfatório. Uma vez que os mamíferos podem detectar pelo menos 20.000 odores diferentes, cada receptor deve responder a várias moléculas de odor, e cada molécula odorífera deve ligar-se a diversos tipos de receptores, cada um dos quais respondendo a uma parte da estrutura da molécula. As técnicas de mapeamento cerebral mostraram que cada neurônio olfatório projeta-se até um local característico no bulbo olfatório, proporcionando um mapa bidimensional que identifica quais receptores foram ativados no nariz. Além disso, os neurônios olfatórios que expressam o mesmo gene receptor de odor convergem para uma região fixa no bulbo olfatório, o que pode proporcionar uma explicação para a sensibilidade extremamente alta do olfato. Projetada para o encéfalo, a informação olfatória é reconhecida como um aroma específico.

Como o sabor do alimento depende dos odores que chegam até o epitélio olfatório através da passagem da garganta, o paladar e o olfato são facilmente confundidos. Todos os "sabores", além dos cinco básicos (doce, azedo, amargo, salgado e *umami*), resultam de moléculas de sabor que atingem o epitélio olfatório desse modo. O alimento perde seu atrativo durante um resfriado comum porque um nariz entupido bloqueia os aromas que sobem da boca.

Muitos vertebrados terrestres têm um órgão olfatório adicional, o **órgão vomeronasal (VNO** ou **órgão de Jacobson).** O VNO também é revestido por epitélio olfatório e está localizado em passagens pareadas de fundo cego que se abrem na cavidade nasal ou oral. As células receptoras olfatórias do VNO respondem aos sinais químicos representados por várias substâncias químicas, incluindo odores alimentares (cobras) e feromônios (mamíferos). O exemplo mais bem estabelecido de comunicação feromonal nos humanos é aquele da sincronização do ciclo menstrual que ocorre em mulheres que vivem juntas em grande associação, como em dormitórios.

Mecanorrecepção

Os mecanorreceptores são sensíveis a forças quantitativas como o toque, a pressão, o estiramento, o som, a vibração e a gravidade – em resumo, respondem ao movimento. Os animais interagem com seus ambientes, alimentam-se, mantêm posturas normais, e andam, nadam ou voam, utilizando um fluxo constante de informação dos mecanorreceptores.

Tato

Os invertebrados, especialmente os insetos, têm muitos tipos de receptores sensíveis ao tato. Eles são bem dotados com cerdas táteis sensíveis ao toque e às vibrações. Os receptores superficiais de tato dos vertebrados são distribuídos pelo corpo, mas tendem a estar concentrados em áreas especialmente importantes para explorar e interpretar o ambiente. Na maioria dos vertebrados, essas áreas são o rosto e as extremidades dos membros. Dos mais de meio milhão de pontos isolados sensíveis ao toque existentes na superfície do corpo humano, a maioria ocorre na língua e nas pontas dos dedos, como seria esperado baseado na grande porção de córtex sensorial que recebe informação dessas regiões (Figura 33.15). Os receptores de tato mais simples são terminações nervosas expostas na pele, porém os receptores de tato assumem várias formas e tamanhos. Cada folículo piloso está repleto de receptores sensíveis ao tato.

Os **corpúsculos de Pacini**, mecanorreceptores relativamente grandes que registram o tato profundo e a pressão na pele dos mamíferos, ilustram as propriedades gerais dos mecanorreceptores. Esses corpúsculos são comuns nas camadas profundas da pele, no tecido conjuntivo que circunda os músculos e os tendões e no mesentério abdominal. Cada corpúsculo consiste em uma terminação neural envolta por uma cápsula de numerosas camadas concêntricas de tecido conjuntivo, como uma cebola (Figura 33.21). A pressão em qualquer ponto da cápsula distorce a terminação nervosa, produzindo um **potencial receptor** graduado, um fluxo local de corrente elétrica semelhante a um potencial excitatório pós-sináptico (ver anteriormente). Os estímulos progressivamente mais fortes levam a potenciais receptores correspondentemente mais fortes até que uma **corrente limiar** seja produzida; essa corrente inicia um potencial de ação em uma fibra nervosa sensorial. Um segundo potencial de ação é iniciado quando a pressão é retirada, mas não durante a pressão. Essa resposta é chamada de adaptação (não confundir com o significado evolutivo desse termo [ver Capítulo 6]) e caracteriza muitos receptores táteis, admiravelmente apropriados para detectar uma mudança mecânica repentina, mas que se adaptam prontamente às novas condições. Nós percebemos novas pressões quando colocamos os sapatos e as roupas pela manhã, mas não somos lembrados dessas pressões o dia todo.

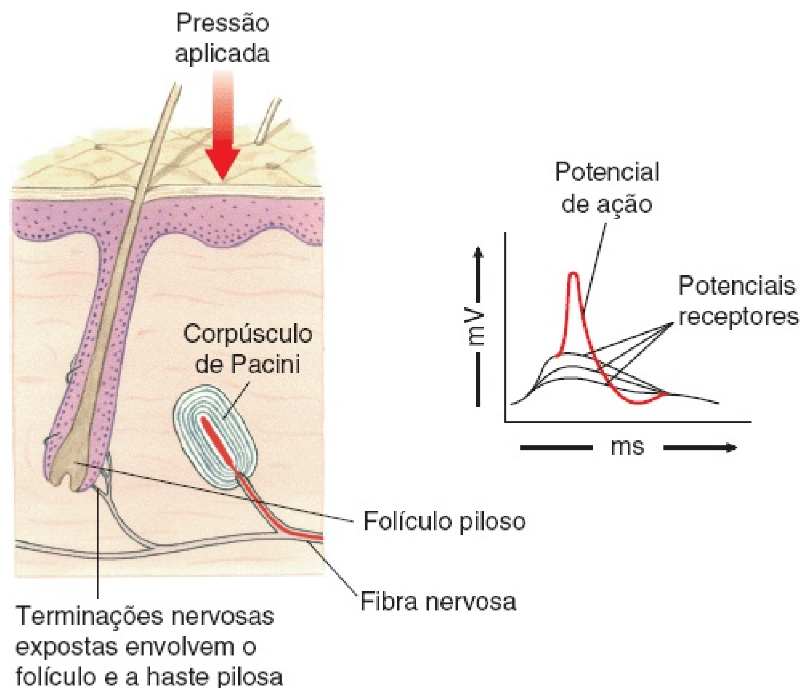


Figura 33.21 Resposta do corpúsculo de Pacini à pressão. A pressão progressivamente mais forte produz potenciais receptores cada vez mais fortes. Quando o estímulo limiar é atingido, um potencial de ação do tipo tudo ou nada é gerado na fibra nervosa aferente.

Dor

Os receptores da dor são terminações de fibras nervosas relativamente não especializadas que respondem a uma série de estímulos que sinalizam danos potenciais ou reais nos tecidos. Essas terminações nervosas livres também respondem a outros estímulos, como movimentos mecânicos de um tecido e mudanças de temperatura. As fibras de dor respondem a pequenos peptídios, como a substância P e as bradicininas, liberadas por células danificadas. Esse tipo de resposta é denominado *dor lenta*. As respostas de *dor rápida* (p. ex., uma espetada de alfinete, estímulos frios ou quentes) são uma resposta mais direta das terminações nervosas a estímulos mecânicos ou térmicos.

A dor é um sinal de alarme do corpo, sinalizando algum estímulo nocivo ou um problema interno. Embora não haja um centro cortical para a dor, áreas isoladas foram localizadas no tronco encefálico onde chegam as mensagens de dor periféricas. Essas áreas contêm dois tipos de pequenos peptídios, as endorfinas e as encefalinas, que são opiatos endógenos com atividade semelhante à morfina e ao ópio. Quando liberadas, elas se ligam a receptores específicos para os opiatos no mesencéfalo. Elas são os analgésicos próprios do corpo.

Assim como a dor é um sinal de perigo, a sensação de prazer é um sinal de um estímulo útil ao organismo. O prazer depende do estado interno do animal e é julgado em relação à homeostase e a determinada situação fisiológica. Os estados de prazer podem ser produzidos pela liberação de opioides endógenos no sistema nervoso central.

Sistema da linha lateral dos peixes e anfíbios

A linha lateral é um sistema de recepção de tato a distância para detectar a vibração das ondas e correntes na água. As células receptoras, denominadas **neuromastos**, estão localizadas na superfície do corpo nos anfíbios aquáticos e alguns peixes, mas, em muitos peixes, elas estão localizadas no interior de canais que correm abaixo da epiderme; esses canais abrem-se para a superfície a intervalos (Figura 33.22). Cada neuromasto é um conjunto de **células ciliadas** com terminações sensoriais, ou cílios, imersos em massa gelatinosa em forma de cunha, a **cúpula**. A cúpula projeta-se para o centro do canal da linha lateral de forma a inclinar-se em resposta a qualquer distúrbio da água na superfície do corpo. O sistema da linha lateral é um dos principais sistemas sensoriais que orienta os peixes em seus movimentos e na localização de predadores, presas e parceiros sociais (Capítulo 24).

A linha lateral tem outra função em alguns peixes, a recepção de pequenos sinais bioelétricos (produzidos durante a atividade cardíaca e muscular) de outros membros da sua espécie ou de uma espécie invasora ou presa. As **células eletrorreceptoras** são encontradas em poros, intimamente associadas ao sistema da

linha lateral e, em algumas espécies, como os tubarões, estão concentradas principalmente na cabeça (ver Figura 24.10). Além de receber sinais elétricos, alguns peixes são capazes de gerar campos elétricos fracos ou fortes produzidos por **órgãos elétricos**, que são músculos modificados localizados próximos à cauda (p. ex., em alguns peixes de água doce, como os bagres e as enguias-elétricas). Os invasores ou presas podem ser localizados à medida que produzem uma perturbação no campo elétrico. Potenciais parceiros são reconhecidos em algumas espécies porque a frequência de descargas é diferente entre os sexos. Os peixes com campos elétricos fortes podem utilizar a eletrolocalização tanto para localizar quanto para atordoar sua presa (enguias-elétricas). Outros não têm eletrorreceptores, mas possuem órgãos elétricos em ambos os lados da cabeça (p. ex., nas raias-elétricas marinhas, ver Capítulo 24) e usam uma corrente elétrica para atordoar a presa.

As células ciliadas formam um importante componente sensorial de diversos mecanorreceptores encontrados nos órgãos de equilíbrio tanto dos invertebrados (estatocistos) quanto dos vertebrados (órgão vestibular), discutidos adiante.

Audição

Uma orelha é um receptor especializado para detectar ondas sonoras no ambiente circundante. Como a comunicação e a recepção sonora são parte integrante da vida dos vertebrados terrestres, poderíamos ficar surpresos ao descobrir que a maioria dos invertebrados habita um mundo silencioso. Apenas certos grupos de artrópodes – crustáceos, aranhas e insetos – desenvolveram órgãos receptores de som verdadeiros. Mesmo entre os insetos, apenas os gafanhotos, cigarras, grilos e a maioria das mariposas têm ouvidos, e são projetos simples: um par de sacos aéreos, cada qual envolvido por uma membrana timpânica que conduz as vibrações sonoras às células sensoriais. Apesar da construção espartana, os ouvidos dos insetos são projetados maravilhosamente para detectar o som de um parceiro potencial, um macho rival ou um predador.

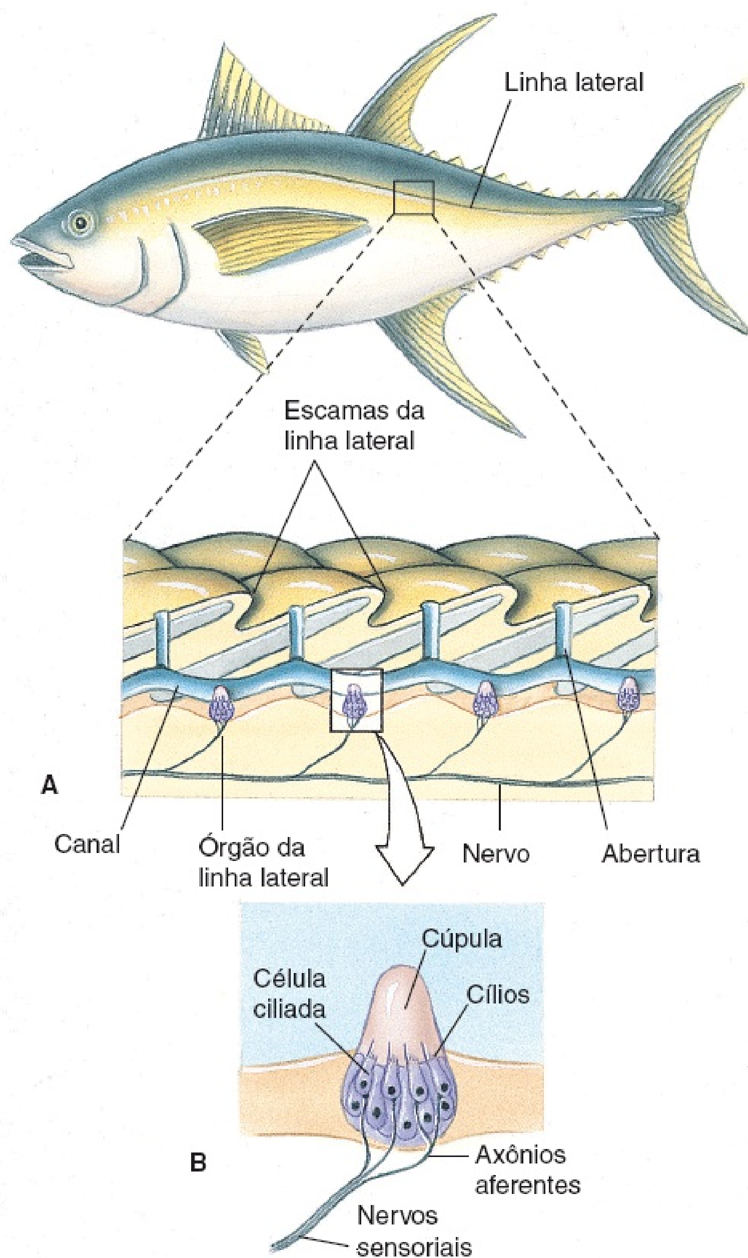


Figura 33.22 Sistema da linha lateral. **A.** A linha lateral de um peixe ósseo com neuromastos expostos. **B.** Estrutura de um neuromasto (órgão da linha lateral).

De especial interesse são os detectores ultrassônicos de certas mariposas noturnas. Eles evoluíram especificamente para detectar a aproximação de morcegos e, assim, diminuir a chance da mariposa se tornar a refeição noturna de um morcego (a ecolocalização nos morcegos é descrita no Capítulo 28). Cada ouvido da mariposa tem apenas dois receptores sensoriais, A_1 e A_2 (Figura 33.23). O receptor A_1 responde aos sibilados ultrassônicos de um morcego quando ele ainda está muito longe para detectar a mariposa. À medida que o morcego se aproxima e seus sibilados aumentam de intensidade, o receptor dispara mais rápido, informando à mariposa que o predador está chegando perto. Como a mariposa tem dois ouvidos, seu sistema nervoso pode determinar a posição do morcego pela comparação das frequências de disparo dos dois ouvidos. A estratégia da mariposa é voar para longe antes que o morcego a detecte. Porém, se o predador continua a se aproximar, o segundo receptor (A_2) de cada ouvido, que responde apenas a sons de alta intensidade, irá disparar. A mariposa responde imediatamente com uma manobra evasiva, em geral um poderoso mergulho na direção de um arbusto ou para o solo, onde estará segura porque o morcego não consegue distinguir entre o eco da mariposa e aqueles dos seus arredores.

Na sua evolução, os ouvidos dos vertebrados originaram-se como um órgão de equilíbrio, ou **labirinto**, cuja função de manter o equilíbrio é descrita na próxima seção. Em todos os vertebrados mandibulados, de peixes a mamíferos, o labirinto tem uma estrutura semelhante, consistindo em duas pequenas câmaras denominadas **sáculo** e **utrículo**, e três **canais semicirculares** (Figura 33.24). Nos peixes, a base do sáculo estende-se em uma diminuta bolsa (a **lagena**) que, durante a evolução dos vertebrados, desenvolveu-se num receptor auditivo dos tetrápodes. Com o contínuo aperfeiçoamento e alongamento nas aves e nos mamíferos, a lagena digitiforme foi modificada formando a **cóclea**.

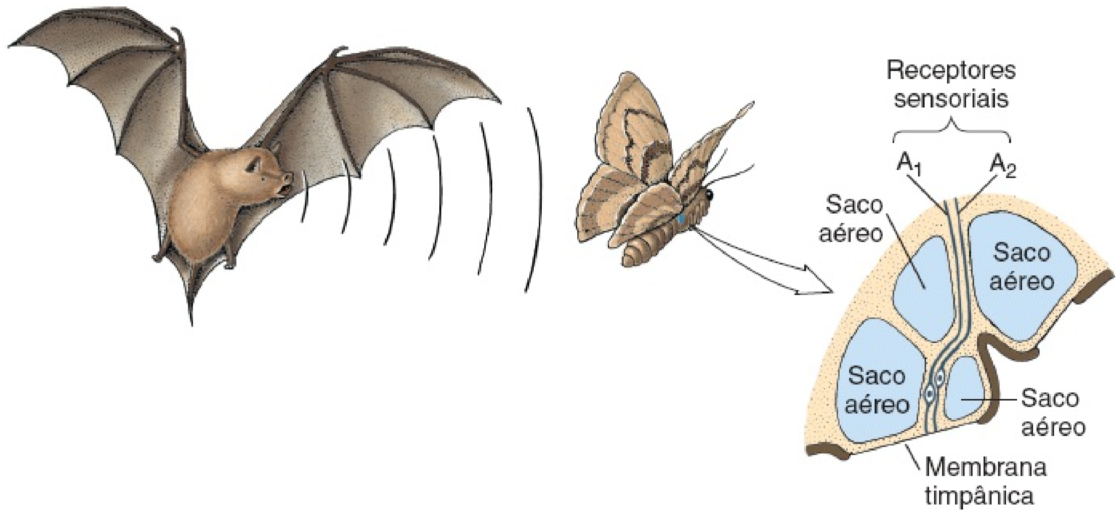


Figura 33.23 Ouvido de uma mariposa utilizado para detectar a aproximação de morcegos. Ver o texto para explicações.

Um ouvido humano (Figura 33.25) é representativo dos ouvidos dos mamíferos. A orelha externa, ou aurícula, recolhe as ondas sonoras e as canaliza através de um **canal auditivo** até um tímpano ou **membrana timpânica**, localizado próximo à orelha média. A orelha média é uma câmara com ar contendo uma notável cadeia de três minúsculos ossinhos, ou ossículos, o **martelo**, a **bigorna** e o **estribo**, nomeados devido à imaginária semelhança com esses objetos. Esses ossos conduzem as ondas sonoras através da orelha média (Figura 33.25B). A ponte de ossos está disposta de tal forma que a força das ondas sonoras empurrando a membrana timpânica é amplificada em até 90 vezes no local onde o estribo entra em contato com a **janela oval** da orelha interna. Os músculos ligados aos ossos da orelha média contraem-se quando o ouvido recebe ruídos muito altos, proporcionando à orelha interna uma certa proteção contra danos. A orelha média conecta-se à faringe por meio da **tuba auditiva**, que permite a equalização de pressão em ambos os lados da membrana timpânica.

A origem dos três minúsculos ossos da orelha média dos mamíferos – o martelo, a bigorna e o estribo – é uma das transições mais extraordinárias e bem documentadas na evolução dos vertebrados. Os anfíbios, os répteis e as aves têm um único ossículo em forma de bastonete no ouvido, o estribo (também chamado de columela), que se originou como um suporte para a mandíbula (o hiomandibular), tal como se observa nos peixes (ver Figura 23.16). Com a evolução dos primeiros tetrápodes, a caixa craniana tornou-se firmemente suturada ao crânio, e o hiomandibular, agora não mais necessário para apoiar a mandíbula, foi

convertido no estribo. De forma semelhante, os dois outros ossículos da orelha média dos mamíferos – o martelo e a bigorna – originaram-se de partes da mandíbula dos primeiros vertebrados. O osso quadrado da maxila dos répteis transformou-se na bigorna, e o osso articular da mandíbula transformou-se no martelo. A homologia dos ossos mandibulares dos répteis com os ossos do ouvido dos mamíferos está claramente documentada no registro fóssil e no desenvolvimento embriológico dos mamíferos.

Dentro da orelha interna está o órgão da audição, ou **cóclea** (Gr. *cochlea*, concha de caracol), que é enrolada nos mamíferos, fazendo duas voltas e meia nos seres humanos (Figura 33.25B). A cóclea está dividida longitudinalmente em três canais tubulares preenchidos por fluido que correm paralelamente entre si. Essa relação está indicada na Figura 33.26. Esses canais tornam-se progressivamente menores da base da cóclea até o ápice. Um desses canais é chamado de **canal vestibular**; sua base é fechada pela janela oval. O **canal timpânico**, que está em comunicação com o canal vestibular na ponta da cóclea, tem sua base fechada pela **janela redonda**. Entre esses dois canais há um **ducto coclear**, que contém o **órgão de Corti**, o dispositivo sensorial de fato (Figura 33.25C e D). Dentro do órgão de Corti existem finas fileiras de células ciliadas que se estendem por todo o comprimento da cóclea, da base até a ponta. Pelo menos 24.000 células ciliadas estão presentes no ouvido humano. Na realidade, os 80 a 100 "cílios" de cada célula são microvilos e um único cílio grande (ver Capítulo 3 e Capítulo 29), que se projeta para dentro da endolinfa do canal coclear. Cada uma das células está conectada a neurônios do nervo auditivo. As células ciliadas repousam na **membrana basilar,** que separa o canal timpânico do ducto coclear, sendo recobertas pela **membrana tectória**, localizada diretamente acima deles (Figura 33.25D).

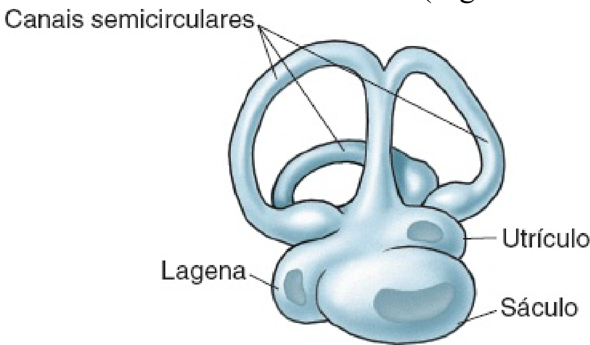


Figura 33.24 Dispositivo vestibular de um peixe teleósteo, contendo três canais semicirculares, que respondem à aceleração angular; dois órgãos de equilíbrio (utrículo e sáculo), que são receptores estáticos que sinalizam a posição do peixe em relação à gravidade; e uma câmara pequena, a lagena, a qual é especializada para a recepção do som.

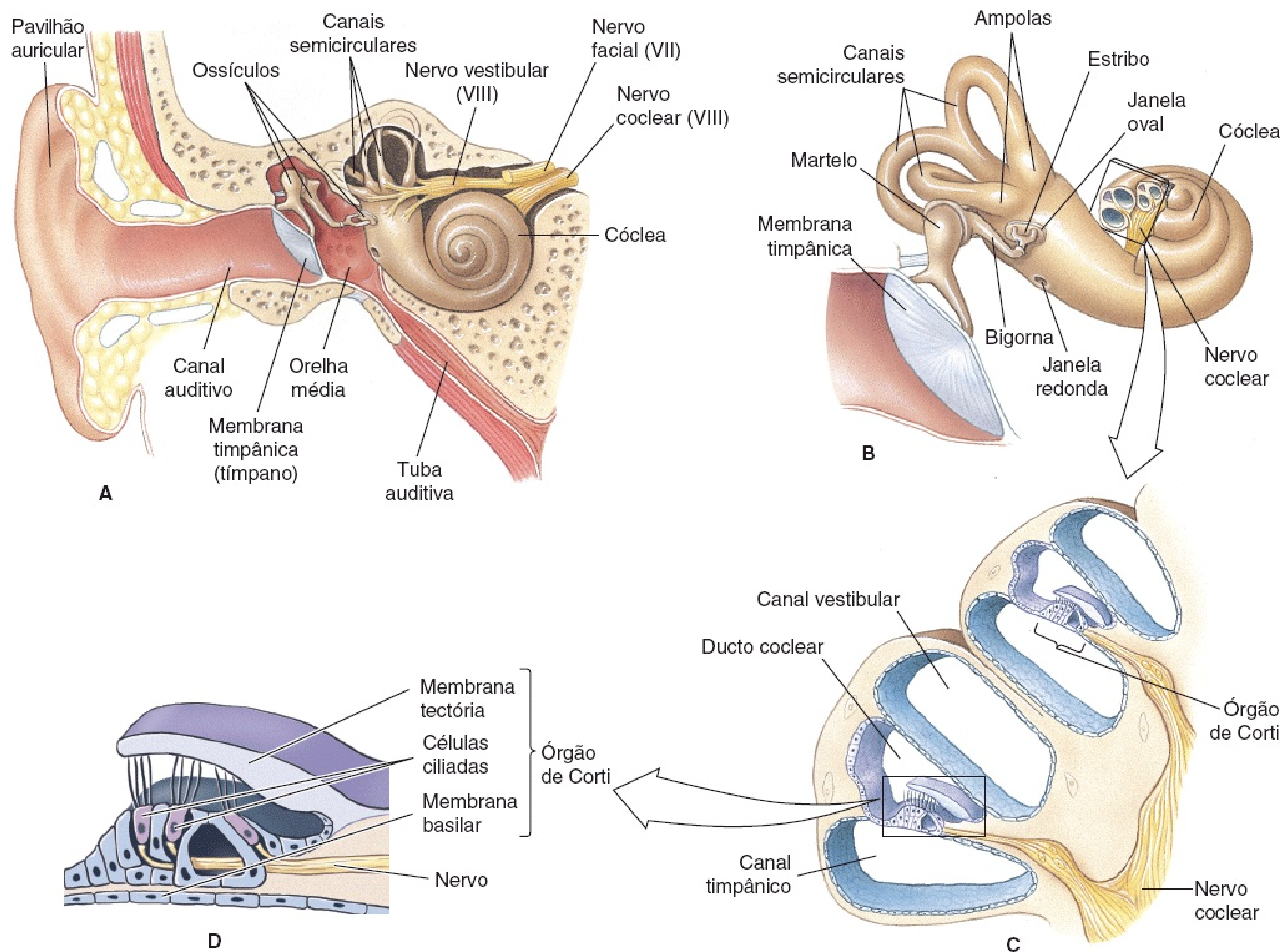


Figura 33.25 O ouvido humano. **A.** Corte longitudinal mostrando as orelhas externa, média e interna. **B.** Ampliação da orelha média e orelha interna. A cóclea da orelha interna foi aberta para mostrar a disposição dos canais em seu interior. **C.** Seção transversal ampliada da cóclea mostrando o órgão de Corti. **D.** Detalhe da ultraestrutura do órgão de Corti.

Quando uma onda sonora atinge o ouvido, a energia é transmitida através dos ossículos da orelha média para a janela oval, a qual oscila para frente e para trás, movendo o fluido dos canais vestibular e timpânico (Figura 33.26). Como esses fluidos não são compressíveis, um movimento da janela oval para dentro produz um movimento correspondente da janela redonda para fora. As oscilações do fluido também fazem a membrana basilar e suas células ciliadas vibrarem simultaneamente.

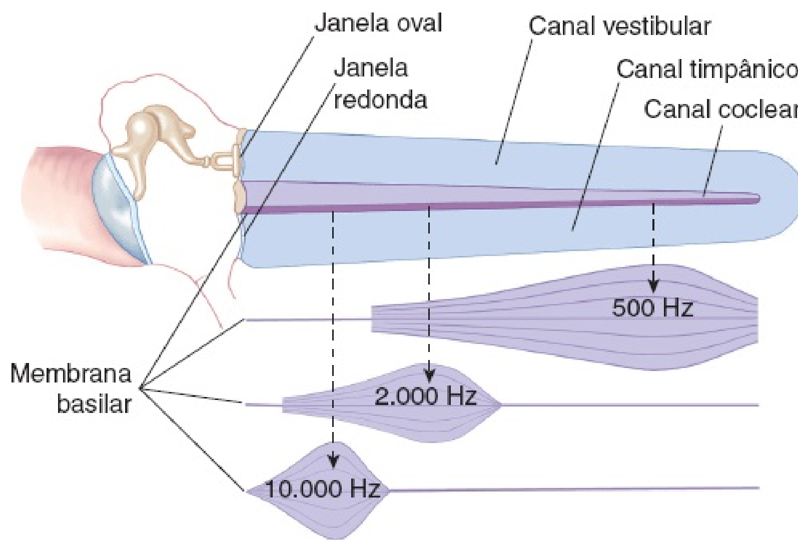


Figura 33.26 Localização das frequências na cóclea do ouvido dos mamíferos como apareceria na cóclea estendida. As ondas sonoras transmitidas à janela oval produzem ondas de vibração que percorrem a membrana basilar. Vibrações de alta frequência fazem a membrana ressonar próximo à janela oval. Tons de baixa frequência são conduzidos mais posteriormente na membrana basilar.

De acordo com a **hipótese localizada da discriminação de sons**, formulada por Georg von Békésy, áreas diferentes da membrana basilar respondem a diferentes frequências; para cada frequência sonora, existe um "lugar" específico na membrana basilar onde as células ciliadas respondem àquela frequência (Figura 33.26). O deslocamento inicial da membrana basilar cria uma onda que se propaga para baixo pela membrana, assim como o ato de sacudir uma corda por uma das extremidades cria uma onda que se desloca por toda a sua extensão (Figura 33.27). A onda de deslocamento aumenta em amplitude à medida que se desloca da janela oval em direção ao ápice da cóclea, atingindo o máximo na região da membrana basilar, onde a frequência natural da membrana corresponde à frequência do som. Nesse ponto, a membrana vibra com tanta facilidade que a energia da onda propagada dissipa-se completamente. As células ciliadas do órgão de Corti nessa região são estimuladas, gerando potenciais receptores graduados (semelhantes a um potencial excitatório pós-sináptico, ver anteriormente) que irão disparar potenciais de ação nos axônios do nervo auditivo. Demonstrou-se que células ciliadas isoladas respondem a faixas específicas de frequências dependendo de sua localização no interior da cóclea. Dessa maneira, potenciais de ação que são transportados por certos axônios do nervo auditivo são interpretados pelo centro da audição como tons específicos. A **altura** (amplitude) de um tom depende do número de células ciliadas estimuladas, enquanto o **timbre**, ou qualidade, de um som é produzido pelo padrão de células ciliadas estimuladas pela vibração. Essa última característica de tom nos possibilita distinguir vozes humanas diferentes e instrumentos musicais diferentes, embora as notas em cada caso possam ser do mesmo tom e altura.

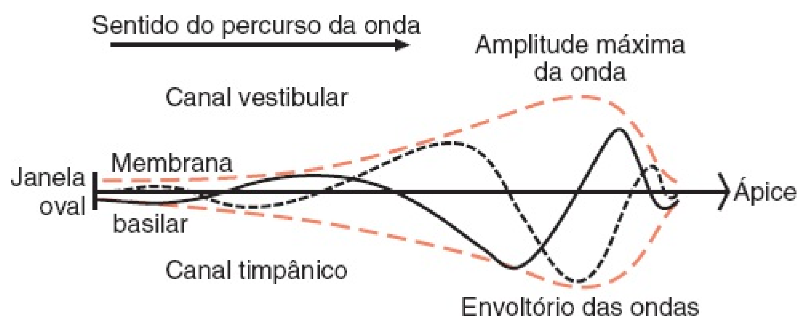


Figura 33.27 Ondas conduzidas ao longo da membrana basilar. A janela oval está à esquerda e o ápice coclear à direita. As duas formações de ondas (*linhas sólidas* e *tracejadas*) ocorrem em diferentes momentos. As curvas coloridas representam os deslocamentos extremos da membrana pelas ondas em propagação conforme elas atingem sua amplitude máxima, onde a frequência natural da membrana basilar corresponde à frequência do som. Nesse ponto, ao longo da membrana basilar, as células ciliadas no órgão de Corti são estimuladas.

As pesquisas sobre a audição têm enfocado um papel mais ativo das células ciliadas dentro do órgão de Corti. Os experimentos demonstraram que as células ciliadas mais externas podem responder a ondas sonoras modificando seu comprimento e, assim, alterando mecanicamente a posição das membranas basilar e tectória. Embora a função de tais

movimentos ainda não tenha sido estabelecida *in vivo*, uma hipótese é que essa resposta ativa dessas células receptoras no órgão de Corti poderia aumentar tanto a sensibilidade quanto a seletividade da audição.

Equilíbrio

Nos invertebrados, os órgãos sensoriais especializados para o monitoramento da gravidade e de vibrações de baixa frequência em geral aparecem como **estatocistos**. Cada um deles é um saco simples revestido por células ciliadas e contendo uma pesada estrutura calcária, o **estatólito** (Figura 33.28). Os delicados filamentos ciliados das células sensoriais são ativados pela mudança de posição do estatólito quando o animal muda de posição. Os estatocistos ocorrem em muitos filos de invertebrados, de cnidários a artrópodes. Todos são construídos com princípios semelhantes.

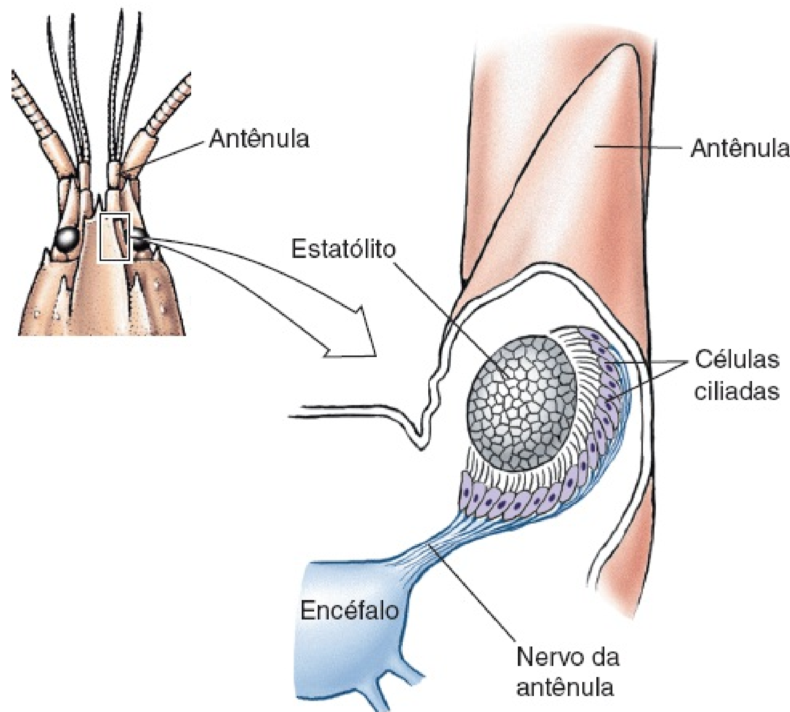


Figura 33.28 Estatocisto de um camarão, o órgão de equilíbrio estático dos invertebrados.

O órgão do equilíbrio dos vertebrados é o **labirinto**, ou **órgão vestibular**. Ele consiste em duas pequenas câmaras (**sáculo** e **utrículo**) e três **canais semicirculares** (ver Figura 33.25B). O sáculo e o utrículo são órgãos de equilíbrio estático que, como os estatocistos dos invertebrados, fornecem informação sobre a posição da cabeça ou corpo em relação à força da gravidade. À medida que a cabeça se inclina em uma direção ou em outra, os estatólitos pressionam grupos diferentes de células ciliadas; essas células enviam potenciais de ação nervosos para o encéfalo, que interpreta essa informação em relação à posição da cabeça.

Os canais semicirculares dos vertebrados são projetados para responder à **aceleração rotacional** e são relativamente insensíveis à aceleração linear. Os três canais semicirculares estão posicionados em ângulo reto entre si, um para cada eixo de rotação. Eles são preenchidos por fluido (endolinfa) e, dentro de cada canal, há um alargamento em forma de bulbo, a **ampola**, a qual contém células ciliadas. As células ciliadas estão imersas em uma membrana gelatinosa, a **cúpula**, a qual se projeta para dentro do fluido. A cúpula tem a estrutura semelhante àquela do sistema da linha lateral dos peixes (ver anteriormente). Quando a cabeça gira, o fluido do canal tem a tendência inicial de não se mover devido à inércia. Uma vez que a cúpula está fixa, sua extremidade livre é empurrada na direção oposta à direção do movimento (Figura 33.29). A inclinação da cúpula distorce e excita as células ciliadas nela imersas, aumenta a frequência de disparos das fibras nervosas sensoriais aferentes que vão da ampola até o encéfalo, e produzem uma sensação de rotação. Uma vez que os três canais de cada ouvido estão em diferentes planos, a aceleração em qualquer direção estimula pelo menos uma ampola.

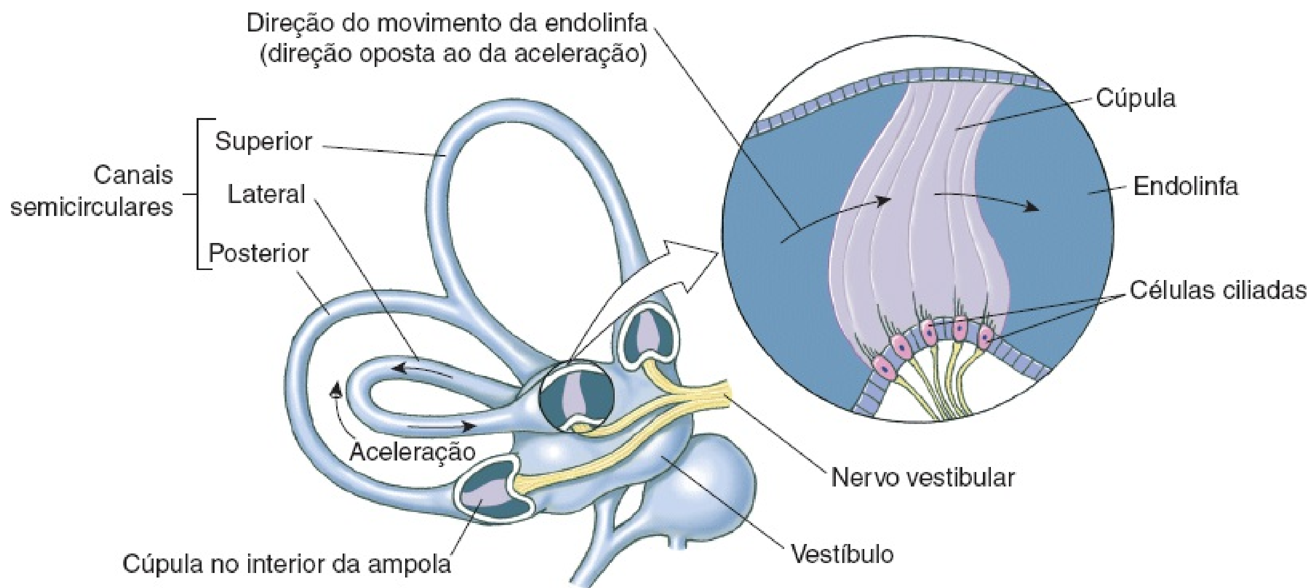


Figura 33.29 Modo como os canais semicirculares respondem à aceleração rotacional. Devido à inércia, a endolinfa no canal semicircular correspondente ao plano de movimento move-se sobre a cúpula na direção oposta àquela da aceleração rotacional. O movimento da cúpula estimula as células ciliadas.

Fotorrecepção | Visão

Receptores sensíveis à luz são chamados de **fotorreceptores**. Esses receptores variam desde células simples sensíveis à luz dispersas randomicamente na superfície do corpo de muitos invertebrados (sensibilidade dérmica à luz) até os olhos perfeitamente desenvolvidos dos vertebrados e cefalópodes, semelhantes a câmeras. As manchas ocelares com uma organização extraordinariamente avançada aparecem até mesmo em algumas formas unicelulares. As do dinoflagelado *Nematodinium* têm uma lente, uma câmara captadora de luz e uma taça de pigmento fotorreceptor – tudo desenvolvido dentro de um organismo unicelular (Figura 33.30). Os receptores dérmicos de luz de muitos invertebrados têm um projeto muito simples. Eles são muito menos sensíveis do que os receptores ópticos, mas são importantes na orientação locomotora, distribuição de pigmentos nos cromatóforos, ajustes fotoperiódicos dos ciclos reprodutivos e outras mudanças comportamentais.

Olhos mais bem organizados, muitos capazes de uma excelente formação de imagem, estão baseados em um dos dois princípios diferentes: ou uma lente única, um olho do tipo câmera, como o dos moluscos cefalópodes e dos vertebrados, ou um olho multifacetado (composto), como o dos artrópodes. Os **olhos compostos** dos artrópodes têm muitas unidades visuais independentes denominadas **omatídios** (Figura 33.31). A luz entra por cada lente da córnea e é absorvida pelos pigmentos visuais no rabdoma das células retinulares. Essas células receptoras despolarizam-se e geram potenciais de ação no axônio que sai de cada omatídeo. Os olhos das abelhas contêm cerca de 15.000 dessas unidades, cada uma das quais enxerga um estreito setor separado do campo visual. Esses olhos formam um mosaico de imagens de brilho variável a partir das unidades separadas. Muitos insetos têm visão em cores; as abelhas podem usar a luz ultravioleta para ver os guias de néctar nas flores. Muitos insetos voadores também detectam luz polarizada e a usam para navegar através de seu ambiente. A resolução (a capacidade de ver os objetos com definição) é fraca em comparação com aquela do olho dos vertebrados. Uma mosca-da-fruta, por exemplo, deve estar a menos de 3 cm para ver outra mosca de sua espécie como alguma coisa além de um ponto isolado. No entanto, um olho composto é especialmente apropriado para detectar movimentos, como qualquer pessoa que tenha tentado matar uma mosca sabe.

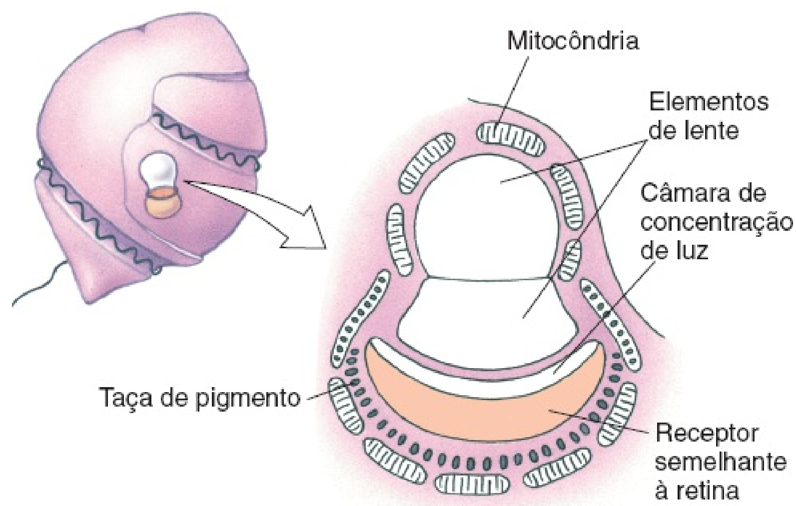


Figura 33.30 Mancha ocelar do dinoflagelado *Nematodinium*.

Os olhos de certos anelídeos, moluscos e de todos os vertebrados são construídos como uma câmera – ou talvez devamos dizer que uma câmera é projetada mais ou menos como esses olhos. Um olho do tipo câmera apresenta, na parte da frente, uma câmara para a entrada e a concentração de luz e um sistema de lentes que focalizam a imagem do campo visual em uma superfície sensível à luz (a retina), localizada no fundo (Figura 33.32; ver também Figura 16.41).

O globo ocular esférico é formado por três camadas: (1) uma rígida **esclerótica** externa branca, para suporte e proteção; (2) uma **coroide** contendo vasos sanguíneos para a nutrição; e (3) uma **retina** sensível à luz (Figura 33.32). A **córnea** é uma modificação anterior transparente da esclerótica. Uma "cortina" pigmentada, ou **íris**, regula o tamanho da abertura de luz, a **pupila**. A pupila geralmente é uma abertura circular ou em forma de fenda vertical nos vertebrados, mas é uma abertura em forma de fenda horizontal nos cefalópodes. Logo atrás da íris está o **cristalino**, um disco oval elástico transparente que causa a inclinação dos raios de luz para focar a imagem sobre a retina. Os **músculos ciliares** estão ligados ao cristalino, circundando-o. Nos vertebrados, eles podem alterar a curvatura do cristalino de modo que imagens em diferentes distâncias do olho podem ser focadas na retina. Nos cefalópodes, os músculos ciliares movimentam o rígido cristalino para perto ou para longe da retina a fim de focar as imagens. Nos vertebrados terrestres, a córnea é que faz realmente a maior parte do desvio dos raios de luz, enquanto o cristalino encarrega-se do foco dos objetos próximos ou distantes. Entre a córnea e o cristalino existe uma **câmara externa** preenchida pelo **humor aquoso**; entre o cristalino e a retina existe uma **câmara interna** muito maior, preenchida pelo viscoso **humor vítreo**.

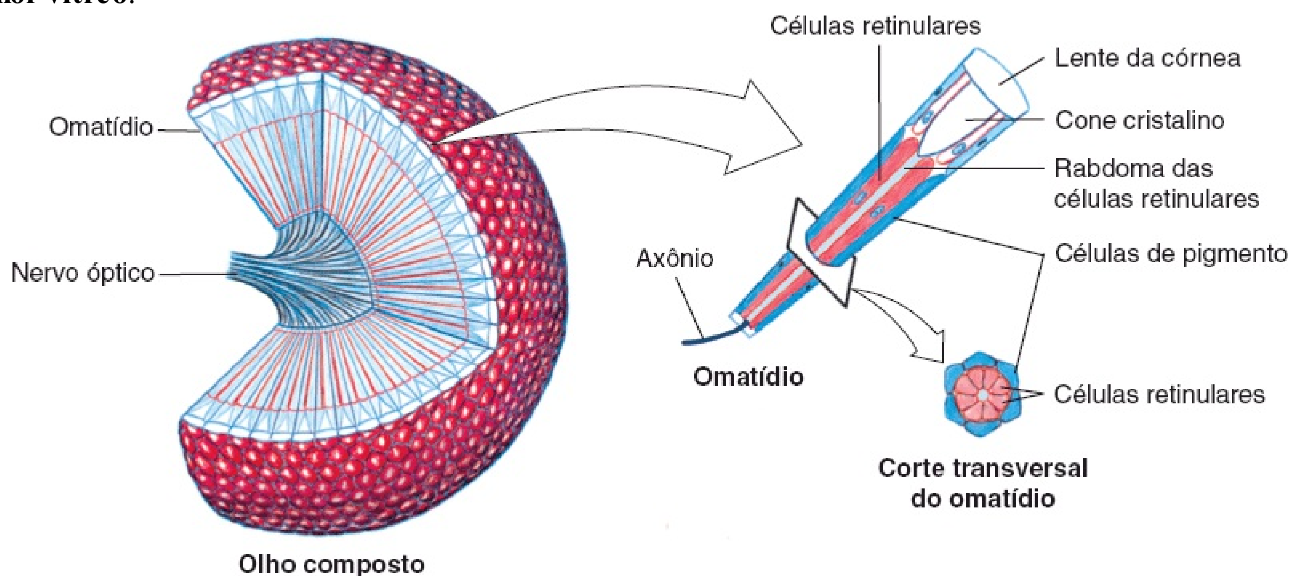


Figura 33.31 Olho composto de um inseto. Um único omatídio é mostrado na ampliação à direita.

Nos cefalópodes, as células fotorreceptoras da retina apontam para frente e absorvem diretamente a luz que entra; nos vertebrados, as células fotorreceptoras apontam para trás e absorvem a luz que reflete do fundo do olho. Nos vertebrados, a retina é formada por várias camadas de células (Figura 33.33). A camada mais externa, mais próxima à esclerótica, é formada por células pigmentares ou **cromatóforos**. Adjacente a essa camada estão os fotorreceptores, **bastonetes** e **cones**.

Aproximadamente 125 milhões de bastonetes e um milhão de cones estão presentes em cada olho humano. Os cones estão relacionados principalmente com a visão em cores sob luz intensa, e os bastonetes, com a visão sem cores sob intensidades luminosas reduzidas. Em seguida, há uma rede de **neurônios intermediários** (células bipolares, horizontais e amácrinas) que processam e transmitem a informação visual dos fotorreceptores para células ganglionares cujos axônios formam o nervo óptico. A rede permite uma alta convergência, especialmente para os bastonetes. A informação proveniente de muitas centenas de bastonetes pode convergir para uma única célula ganglionar, uma adaptação que aumenta muito a eficácia dos bastonetes sob luminosidade reduzida. Os cones apresentam muito pouca convergência. A coordenação das atividades entre diferentes células ganglionares, e o ajuste das sensibilidades das células bipolares, horizontais e amácrinas melhoram o contraste geral e a qualidade da imagem visual.

A **fóvea central**, ou **fóvea**, a região de maior acuidade visual, está localizada no centro da retina (ver Figura 33.32), em linha reta com o centro do cristalino e da córnea. Ela contém apenas cones, uma especialização dos vertebrados para a visão diurna (durante o dia). A acuidade do olho de um animal depende da densidade de cones na fóvea. A fóvea humana e a de um leão têm aproximadamente 150.000 cones por milímetro quadrado, mas muitas aves aquáticas e do campo têm até um milhão de cones por milímetro quadrado. Seus olhos são tão bons quanto seriam os nossos com o auxílio de um binóculo de 8×.

Apenas os bastonetes ocupam as regiões periféricas da retina. Os bastonetes são receptores com alta sensibilidade para intensidades luminosas baixas. À noite, a fóvea repleta de cones não responde aos baixos níveis de luminosidade e nos tornamos funcionalmente cegos para cor (“à noite, todos os gatos são pardos”). Em condições noturnas, a posição de maior acuidade visual não é no centro da fóvea, mas nas suas margens. Por isso, à noite, é mais fácil ver uma estrela não muito brilhante desviando o olhar ligeiramente para um de seus lados.

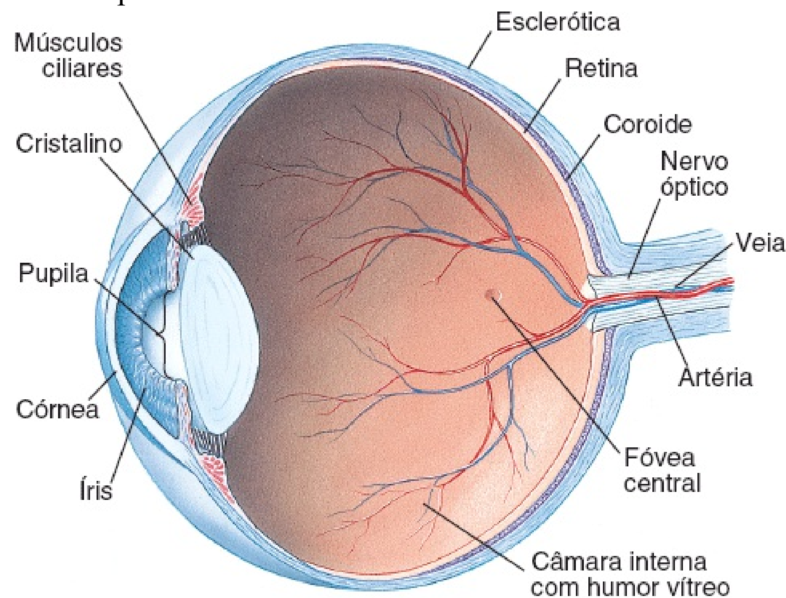


Figura 33.32 Estrutura do olho humano.

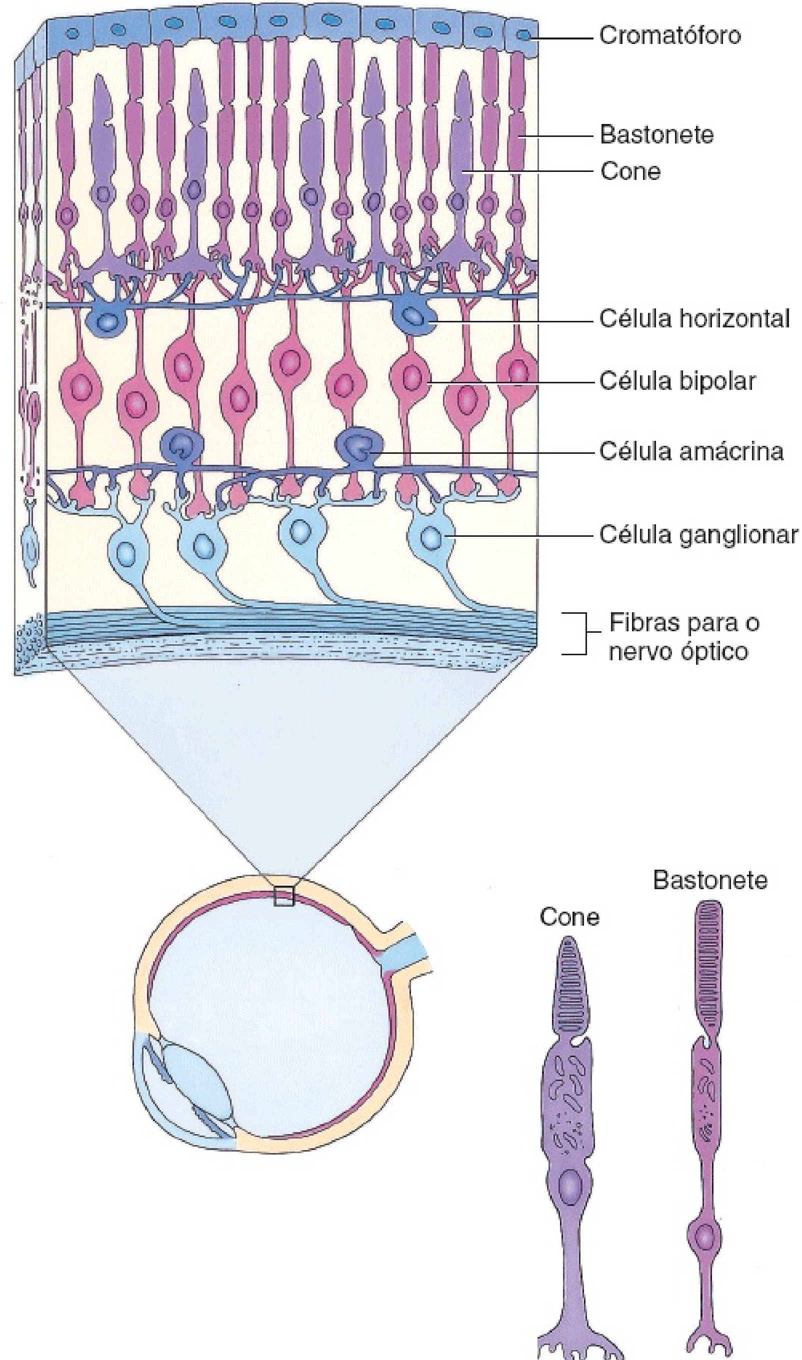


Figura 33.33 Estrutura da retina de um primata, mostrando a organização dos neurônios intermediários que conectam as células fotorreceptoras às células pigmentares do nervo óptico.

Uma das diversas maravilhas do olho dos vertebrados é a sua capacidade de concentrar o enorme espectro de intensidades luminosas apresentado a ele em um estreito espectro com o qual as fibras do nervo óptico conseguem lidar. A intensidade luminosa do meio de um dia ensolarado e de uma noite estrelada difere em mais de 10 bilhões para um. Os bastonetes saturam-se rapidamente com a alta intensidade luminosa, mas os cones, não; eles mudam sua faixa de atuação de acordo com as alterações na intensidade luminosa do ambiente, de modo que uma imagem de alto contraste pode ser percebida em uma ampla gama de condições luminosas. Essa mudança é possível por meio de interações complexas entre a rede de células nervosas que ficam entre os cones e as células ganglionares que geram as informações enviadas ao encéfalo pela retina.

Química da visão

Tanto os bastonetes quanto os cones contêm pigmentos sensíveis à luz, chamados **rodopsinas**. Cada molécula de rodopsina é formada por uma grande proteína, a **opsina**, que é uma enzima, e por uma pequena molécula de caroteno, o **retinal**, um derivado da vitamina A. Quando um *quantum* de luz incide sobre o fotopigmento e é absorvido pela molécula de rodopsina, o retinal é isomerizado, alterando a forma da molécula. Essa mudança molecular dispara a atividade enzimática da opsina, a

qual desencadeia uma sequência bioquímica de diversos passos. Essa sequência complexa comporta-se como uma cascata excitatória que amplifica enormemente a energia de um único fóton causando a hiperpolarização (ver anteriormente) de um bastonete ou cone. Esse sinal de hiperpolarização é transmitido através dos neurônios intermediários e leva à despolarização e à geração de um potencial de ação em uma célula ganglionar. É interessante notar que a recepção de luz nos olhos dos invertebrados leva à *despolarização* das células receptoras, enquanto sinais luminosos semelhantes induzem a *hiperpolarização* nas células receptoras dos vertebrados.

A quantidade de rodopsina intacta em uma retina depende da intensidade de luz que atinge o olho. Um olho adaptado ao escuro contém muita rodopsina e é muito sensível à luz fraca. Ao contrário, em um olho adaptado à luz, grande parte da rodopsina está dividida em retinal e opsina. É preciso aproximadamente meia hora para que um olho adaptado à claridade acomode-se ao escuro, enquanto o nível de rodopsina aumenta gradualmente.

Visão em cores

Os cones atuam na percepção das cores e precisam de 50 a 100 vezes mais luz para sua estimulação do que os bastonetes. Consequentemente, a visão noturna é quase totalmente uma visão feita por bastonetes. Ao contrário dos seres humanos, que têm visão diurna e noturna, alguns vertebrados especializaram-se em uma ou outra. Os animais estritamente noturnos, como os morcegos e corujas, têm retinas formadas apenas por bastonetes. Os exclusivamente diurnos, como os esquilos-cinzentos e algumas aves, têm apenas cones e são virtualmente cegos à noite.

Em 1802, um médico e físico inglês, Thomas Young, postulou a hipótese de que nós enxergamos as cores pela excitação relativa de três tipos de fotorreceptores: um para o vermelho, um para o verde e um para o azul. Na década de 1960, a hipótese precursora de Young foi finalmente corroborada pelo trabalho combinado de vários grupos de pesquisadores. Os humanos têm três tipos de cones, cada qual contendo um pigmento visual que responde a um comprimento de onda da luz em particular (Figura 33.34). Os cones azuis absorvem a maior parte da luz com 430 nm, os verdes com 540 nm e os vermelhos com 575 nm. A variação na estrutura da opsina produz os diferentes pigmentos visuais encontrados nos bastonetes e os três tipos de cones. As cores são percebidas pela comparação dos níveis de excitação dos três diferentes tipos de cones. Por exemplo, uma luz que contém um comprimento de onda de 530 nm excitaria os cones verdes em 95%, os cones vermelhos em cerca de 70% e não excitaria os cones azuis. Essa comparação é feita tanto nos circuitos nervosos da retina quanto no córtex visual do encéfalo, e nosso encéfalo interpreta essa combinação como verde.

A visão em cores ocorre em alguns membros de todos os grupos de vertebrados com a possível exceção dos anfíbios. Os peixes ósseos e as aves têm uma visão em cores particularmente boa. Surpreendentemente, a maioria dos mamíferos não tem visão em cores, com exceção dos primatas e algumas outras espécies, como os esquilos.

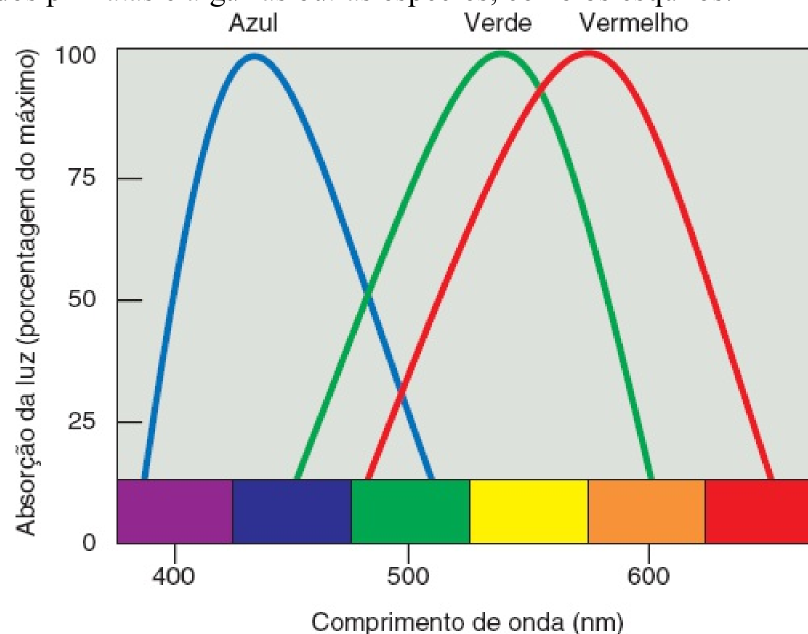


Figura 33.34 O espectro de absorção da visão humana. Três tipos de pigmentos visuais nos cones apresentam o máximo de absorção em 430 nm (cones azuis), 540 nm (cones verdes) e 575 nm (cones vermelhos).

Resumo

O sistema nervoso é um sistema de comunicação rápida que interage continuamente com o sistema endócrino para controlar a coordenação da função corporal. A unidade básica de integração nervosa em todos os animais é o neurônio, uma célula altamente especializada projetada para conduzir eventos elétricos autopropagados, chamados de potenciais de ação, para outras células. Os potenciais de ação são transmitidos de um neurônio para outro através das sinapses, que podem ser tanto elétricas quanto químicas. A estreita separação entre os neurônios nas sinapses químicas é preenchida por uma molécula neurotransmissora química, liberada do botão sináptico, e que pode ser tanto estimuladora quanto inibidora.

A organização mais simples dos neurônios em um sistema é a rede nervosa dos cnidários, basicamente um plexo de células nervosas que, com alguns complementos, forma a base do sistema nervoso de diversos filos de invertebrados. Com o surgimento dos gânglios (centros nervosos) nos platelmintos bilaterais, o sistema nervoso diferenciou-se nas divisões central e periférica. Os moluscos e artrópodes têm um alto nível de complexidade cerebral em relação a outros invertebrados e são capazes de aprendizado. Nos vertebrados, o sistema nervoso central consiste em um encéfalo e uma medula espinal. Os peixes e anfíbios têm um encéfalo dividido em três partes, enquanto, nos mamíferos, o córtex cerebral tornou-se uma estrutura enormemente aumentada e com muitos componentes que assumiu as atividades mais importantes de integração do sistema nervoso. Ele sobrepuja completamente o encéfalo ancestral, ao qual fica reservado o papel de centro de retransmissão e para monitorar numerosas funções inconscientes, porém vitais, como a respiração, a pressão sanguínea e a frequência cardíaca.

Nos seres humanos, o hemisfério cerebral esquerdo normalmente é especializado para a linguagem e as habilidades matemáticas, enquanto o hemisfério direito é especializado para as habilidades visuais – espaciais e musicais.

O sistema nervoso periférico conecta o sistema nervoso central aos receptores e órgãos efetores. Ele é dividido, genericamente, em um sistema aferente, que conduz os sinais sensoriais para o sistema nervoso central, e um sistema eferente, que transmite os impulsos motores para os órgãos efetores. Esse sistema eferente é subdividido em um sistema nervoso somático, que inerva a musculatura esquelética, e um sistema nervoso autônomo, que inerva os músculos lisos e cardíacos e as glândulas. O sistema nervoso autônomo é subdividido em sistemas anatomicamente distintos, o simpático e o parassimpático, cada um enviando fibras para a maioria dos órgãos do corpo. Em geral, o sistema simpático controla as atividades excitatórias, e o sistema parassimpático controla a manutenção e a restauração dos recursos do corpo.

Os órgãos sensoriais são receptores projetados especialmente para responder às mudanças internas ou ambientais. O sentido mais antigo e onipresente é a quimiorrecepção. Os quimiorreceptores podem ser receptores de contato como o sentido do paladar dos insetos e dos vertebrados, ou receptores a distância, como o olfato, que detecta moléculas dispersas no ar. Em ambos os casos, uma substância química específica interage com um receptor em particular, produzindo impulsos transmitidos para o encéfalo e interpretados por ele. A despeito das semelhanças entre eles, o sentido do olfato é muito mais sensível e complexo.

Os receptores para toque, dor, equilíbrio e audição são todos receptores de forças mecânicas. Os receptores de tato e dor são estruturas caracteristicamente simples, mas a audição e o equilíbrio são sentidos altamente especializados baseados em células ciliadas especiais que respondem à deformação mecânica. As ondas sonoras recebidas pelo ouvido são mecanicamente amplificadas e transmitidas para a orelha interna, onde diferentes áreas da cóclea respondem a diferentes frequências sonoras. Os receptores de equilíbrio, também localizados na orelha interna nos vertebrados, consistem em dois órgãos do equilíbrio estático em forma de saco e em três canais semicirculares que detectam aceleração rotacional. Os invertebrados monitoram a gravidade e a posição utilizando estatocistos.

Os receptores visuais (fotorreceptores) estão associados a moléculas especiais de pigmento que se decompõem fotoquimicamente na presença de luz e, assim, disparam potenciais de ação nervosos em fibras ópticas. O desenvolvido olho composto dos artrópodes é especialmente apropriado para detectar movimentos no campo visual. Os cefalópodes e os vertebrados têm um olho do tipo câmera com lentes para focalização. As células fotorreceptoras da retina são de dois tipos: os bastonetes, projetados para alta sensibilidade sob baixa intensidade luminosa, e os cones, projetados para a visão em cores à luz do dia. Os cones predominam na fóvea central dos olhos humanos, a área de maior acuidade visual. Os bastonetes são mais abundantes na área periférica da retina.

Questões de revisão

1. Defina os seguintes termos: neurônio, axônio, dendrito, bainha de mielina, neurônio aferente, neurônio eferente, neurônio

de associação.

2. As células da glia excedem muito, em número, os neurônios e correspondem, de maneira geral, à metade do peso do sistema nervoso dos mamíferos. Que funções as células da glia desempenham no sistema nervoso periférico e no sistema nervoso central?
3. A concentração de íons potássio no interior da membrana de uma célula nervosa é maior do que a concentração de íons sódio fora da membrana; ainda assim, o interior da membrana (onde a concentração de cátions é maior) é negativo em relação ao exterior. Explique essa observação em termos das propriedades de permeabilidade da membrana.
4. Que mudanças iônicas e elétricas ocorrem durante a passagem de um potencial de ação ao longo de um axônio?
5. Explique diferentes formas pelas quais os invertebrados e os vertebrados conseguiram altas velocidades de condução de potenciais de ação. Você consegue sugerir por que a solução dos invertebrados não seria adequada para as aves e os mamíferos homeotérmicos?
6. Por que a bomba de sódio-potássio é *indiretamente* importante para o potencial de ação e para manter o potencial de repouso da membrana?
7. Descreva a microestrutura de uma sinapse química. Resuma o que acontece quando um potencial de ação chega a uma sinapse.
8. Descreva o sistema nervoso de um cnidário (radiado). Como se manifestou a tendência à centralização do sistema nervoso nos platelmintos, anelídeos, moluscos e artrópodes?
9. Como a medula espinal dos vertebrados difere morfologicamente dos cordões nervosos dos invertebrados?
10. O reflexo patelar é frequentemente chamado de reflexo do estiramento porque uma pancada rápida no ligamento patelar distende o quadríceps femoral, o músculo extensor da perna. Descreva os componentes e a sequência de eventos que levam ao "reflexo patelar". Por que esse reflexo é mais simples do que a maioria dos arcos reflexos? Qual a diferença entre um arco reflexo e um ato reflexo?
11. Nomeie as principais funções associadas às seguintes estruturas encefálicas: bulbo, cerebelo, teto, tálamo, hipotálamo, telencéfalo e sistema límbico.
12. Quais as atividades funcionais que estão associadas aos hemisférios esquerdo e direito do córtex cerebral?
13. O que é o sistema nervoso autônomo e que atividades o distinguem do sistema nervoso somático? Por que o sistema nervoso autônomo pode ser descrito como um sistema de "dois neurônios"?
14. Explique o significado da afirmação: "A ideia de que todos os órgãos sensoriais comportam-se como transdutores biológicos é um conceito unificador na fisiologia sensorial."
15. A quimiorrecepção nos vertebrados e nos insetos é mediada através de sentidos claramente distintos de paladar e olfato. Compare esses dois sentidos nos seres humanos em termos de localização anatômica e da natureza dos receptores e da sensibilidade às moléculas químicas.
16. O que é o órgão vomeronasal e que atividade ele desempenha? Por que seu funcionamento é frequentemente considerado distinto do sentido do olfato, mas um componente do sistema olfatório dos vertebrados?
17. Explique como os detectores ultrassônicos de certas mariposas noturnas são adaptados para ajudá-las a escapar de um morcego que se aproxima.
18. Resuma a teoria da discriminação localizada dos tons como uma explicação para a capacidade do ouvido humano de distinguir sons de diferentes frequências.
19. Explique de que forma os canais semicirculares do ouvido são projetados para detectar a rotação da cabeça de um ser humano em qualquer plano direcional.
20. Compare a estrutura e o funcionamento do olho composto dos artrópodes com o olho do tipo câmera dos moluscos cefalópodes e vertebrados.
21. Explique o que acontece quando a luz incide em um bastonete adaptado ao escuro, levando à geração de um impulso nervoso. Qual a diferença entre bastonetes e cones quanto à sua sensibilidade à luz?
22. Em 1802, Thomas Young propôs a hipótese de que nós enxergamos em cores porque a retina contém três tipos de receptores. Que evidências sustentam a hipótese de Young? De que modo percebemos qualquer cor do espectro de luz

visível se as nossas retinas têm apenas três classes de cones sensíveis à cor?

Para aprofundar seu raciocínio. Os animais são continuamente bombardeados por uma enorme quantidade de estímulos ambientais. Faça considerações sobre o modo pelo qual os animais com o sistema nervoso bilateral mais simples e aqueles com o sistema mais complexo (platelmintos e mamíferos, respectivamente) podem filtrar e responder preferencialmente a esses estímulos ambientais.

Referências selecionadas

Axel, R. 1995. The molecular logic of smell. Sci. Am. **273:**154–159 (Oct.). *Descreve uma família surpreendentemente grande de genes que codificam moléculas odoríferas. Essa e outras descobertas ajudam a esclarecer como o nariz e o encéfalo percebem os aromas.*

Behmer, S. T. 2005. Learning in insects. Encyclopedia of entomology. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 1278–1283. *Proporciona uma visão geral sobre o aprendizado, as capacidades e as limitações dos insetos.*

Changeux, J-P. 1993. Chemical signaling in the brain. Sci. Am. **269:**58–62 (Nov.). *Estudos sobre os órgãos elétricos dos peixes fornecem pistas sobre como os neurônios do encéfalo humano transmitem informações entre si.*

Haddad, D., F. Schaupp, R. Brandt, G. Manz, R. Menzel, and A. Haase. 2004. NMR imaging of the honeybee brain. J. Insect Sci. **4:**7–13. *Microscopia de RMN revela de forma não invasiva a estrutura 3D do cérebro das abelhas. Excelentes imagens ilustram as estruturas desse minúsculo encéfalo, capaz de processamento neural rápido, de retenção e comunicação de memória.*

Hill, R. W., G. A. Wyse, and A. Anderson. 2012. Animal Physiology, ed. 3. Sunderland, MA, Sinauer Associates, Inc. Publishers. *Capítulos bem escritos sobre mecanismos neurais, organização do sistema nervoso e sistemas sensoriais.*

Kammermeier, L., and H. Reichert. 2001. Evolution of the nervous system: common developmental genetic mechanisms for patterning invertebrate and vertebrate brains. Br. Res. Bull. **55:**675–682. *Discussão da descoberta de homologia de genes reguladores no desenvolvimento embrionário do cérebro de um inseto* (Drosophila melanogaster) *e de um mamífero (camundongo).*

McClintock, M. K. 2000. Human pheromones: primers, releasers, signalers, or modulates? In K. Wallen and J. E. Schneider (eds.), Reproduction in context. Social and environmental influences on reproduction. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press, pp. 355–420. *Uma discussão dos feromônios, com menção especial à informação equivocada em seres humanos.*

Nathan, P. 1997. The nervous system, ed. 4. London, Whurr Publications Ltd. *Uma das melhores das muitas abordagens semipopulares do sistema nervoso.*

Nef, P. 1998. How we smell: the molecular and cellular bases of olfaction. News Physiol. Sci. **13:**1–5 (Feb.). *Descreve três modelos de percepção do odor, todos baseados em dados experimentais.*

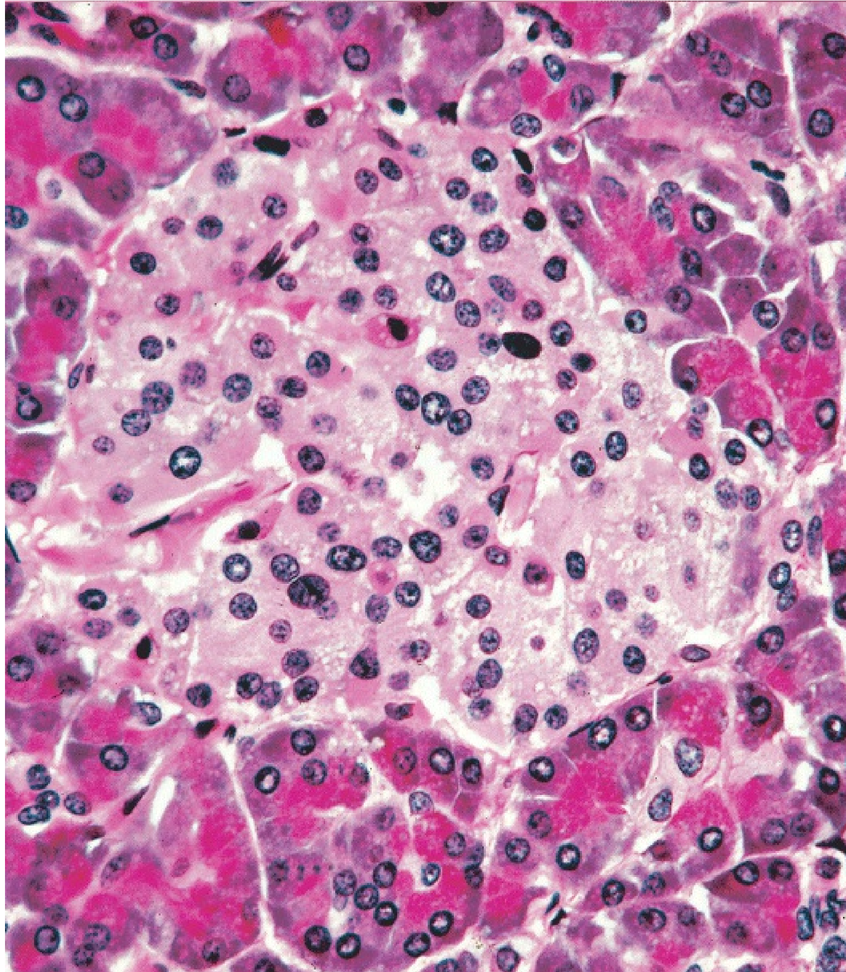
Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations. New York, W. H. Freeman & Company. *Um tratamento abrangente e comparativo da fisiologia animal, com informações particularmente interessantes sobre o sistema nervoso e os órgãos sensoriais dos animais.*

Smith, D. V., and R. F. Margolskee. 2001. Making sense of taste. Sci. Am. **284:**32–39 (March). *Descreve de modo claro o mecanismo de recepção do paladar.*

Ulfendahl, M., and A. Flock. 1998. Outer hair cells provide active tuning in the organ of Corti. News Physiol. Sci. **13:**107–111 (July). *Descreve experimentos que sugerem uma participação mais ativa das células ciliadas sensoriais no sistema auditivo dos mamíferos.*

CAPÍTULO 34

Coordenação Química | Sistema Endócrino



Uma ilhota de Langerhans endócrina, local de síntese de insulina e glucagon no pâncreas humano.

O nascimento da endocrinologia

A data de nascimento da endocrinologia como ciência normalmente é atribuída a 1902, quando dois fisiólogos ingleses, W. H. Bayliss e E. H. Starling (Figura 34.1), demonstraram a ação de um hormônio em um experimento clássico, que ainda é considerado um modelo do método científico. Bayliss e Starling estavam interessados em determinar como o pâncreas secreta seu suco digestivo no intestino delgado no momento certo do processo digestivo. Eles testaram a hipótese de que um alimento ácido entrando no intestino dispara um reflexo nervoso que libera o suco pancreático. Para testar essa hipótese, Bayliss e Starling cortaram todos os nervos ligados a uma alça isolada do intestino delgado de um cachorro anestesiado, deixando a alça isolada conectada ao corpo apenas através da circulação. Injetando ácido na alça sem inervação, eles detectaram um fluxo marcante de suco pancreático. Portanto, em vez de um reflexo nervoso, algum mensageiro químico tinha circulado pelo sangue do intestino até o pâncreas, fazendo-o produzir a secreção. Entretanto, apenas a acidez não poderia ser o fator, porque ela não produzia efeito quando injetada diretamente na circulação.

Bayliss e Starling planejaram, então, o experimento crucial que deu início à nova ciência da endocrinologia. Suspeitando que o mensageiro químico originava-se no revestimento mucoso do intestino, eles prepararam um extrato com raspagem da mucosa, injetaram-no na circulação do cachorro e foram recompensados com um fluxo abundante de suco pancreático. Eles denominaram o mensageiro presente na mucosa intestinal de *secretina*. Mais tarde, Starling cunhou o termo **hormônio** para

descrever todos esses mensageiros químicos, pois ele corretamente supôs que a secretina era apenas o primeiro de muitos hormônios a serem descobertos.

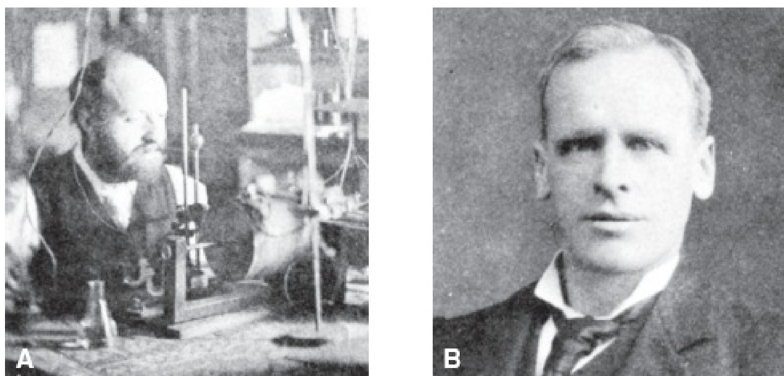


Figura 34.1 Fundadores da endocrinologia. **A.** Sir William H. Bayliss (1860-1924). **B.** Ernest H. Starling (1866-1927).

O sistema endócrino, o segundo grande sistema de integração que controla as atividades de um animal, comunica-se por meio de mensageiros químicos denominados **hormônios** (Gr. *hormōn*, excitar). A definição clássica de hormônios estabelece que eles são compostos químicos liberados no sangue em pequenas quantidades e transportados pelo sistema circulatório por todo o corpo até **células-alvo** distantes, onde desencadeiam respostas fisiológicas.

Muitos hormônios são secretados pelas **glândulas endócrinas**, pequenas glândulas bem vascularizadas e sem ductos, formadas por grupos de células dispostas em cordões ou placas. Como as glândulas endócrinas não têm ductos, sua única conexão com o resto do corpo é através do sangue ou outro fluido corporal; nos vertebrados, elas recebem sua matéria-prima de seu extenso suprimento sanguíneo e nele secretam seu produto hormonal final. As **glândulas exócrinas**, ao contrário, têm ductos para descarregar suas secreções em uma superfície livre. Exemplos de glândulas exócrinas são as glândulas sudoríparas e sebáceas da pele, as glândulas salivares e as várias glândulas secretoras de enzimas presentes na parede do estômago e do intestino (ver Capítulo 32).

Essas definições clássicas de hormônios e glândulas endócrinas supracitadas, assim como muitas outras generalizações na biologia, estão mudando à medida que novas informações surgem. Alguns hormônios, como certas neurossecreções, podem nunca entrar na circulação geral. Além disso, as evidências sugerem que muitos hormônios, como os da digestão (ver Capítulo 32), são sintetizados em quantidades diminutas por células altamente difusas do **sistema enteroendócrino**, alguns são transportados para o encéfalo, onde atuam nos neurônios e células da glia (p. ex., insulina e leptina), e outros, como as citocinas, são secretados pelas células do sistema imune (Capítulo 35). Esses hormônios podem atuar como **neurotransmissores** no encéfalo ou como fatores locais nos tecidos (**para-hormônios**), que estimulam o crescimento celular ou algum processo bioquímico. A maioria dos hormônios, no entanto, é transportada pelo sangue e, dessa forma, difunde-se por todos os espaços dos tecidos do corpo.

Comparados ao sistema nervoso, os sistemas endócrinos são de ação lenta devido ao tempo necessário para um hormônio chegar até o tecido apropriado, atravessar o endotélio capilar e difundir-se pelo fluido dos tecidos até as células e, às vezes, para dentro delas. O tempo mínimo de resposta é de segundos, podendo ainda ser muito maior. As respostas hormonais são, em geral, de longa duração (de minutos a dias), enquanto as sob o controle nervoso são de curta duração (de milissegundos a minutos). Esperamos encontrar controle endócrino onde é necessário um efeito sustentável, como em muitos processos metabólicos, de crescimento e reprodutivos. Apesar dessas diferenças, os sistemas nervoso e endócrino atuam sem uma separação nítida, como um sistema único interdependente. As glândulas endócrinas frequentemente recebem orientações do encéfalo. Inversamente, muitos hormônios atuam no sistema nervoso e afetam significativamente uma grande gama de comportamentos dos animais.

O primeiro experimento formal na endocrinologia foi executado em 1849, pelo Professor Arnold Adolph Berthold, na Universidade de Gottingen. Ele demonstrou conclusivamente que um sinal transportado pelo sangue era produzido pelos testículos e que essa substância química era responsável pela produção das características tanto físicas quanto comportamentais que distinguiam um galo-macho adulto de frangos imaturos e dos galos adultos castrados (capões). Berthold castrou frangos e dividiu-os em três grupos. Ele deixou um grupo-controle, crescendo normalmente sem os testículos. No segundo grupo, ele reimplantou os

testículos nos animais castrados. No terceiro grupo, ele implantou testículos de outros frangos. À medida que os frangos cresciam, ele observou que o grupo castrado desenvolvia-se em capões sem nenhum interesse pelas galinhas e que não apresentavam a plumagem dos galos nem o comportamento agressivo dos machos. O segundo e o terceiro grupos de aves eram indistinguíveis um do outro, com a plumagem completa dos machos, comportamento agressivo normal e interesse pelas galinhas. Berthold, então, matou as aves e as dissecou. Ele descobriu que os testículos transplantados haviam desenvolvido seu próprio suprimento sanguíneo e funcionavam normalmente. Desse experimento clássico, Berthold concluiu que, como não havia inervação até os testículos, eles deviam secretar um sinal transportado pelo sangue que produzia todas as características masculinas.

Todos os hormônios são sinais de baixo nível. Mesmo quando uma glândula endócrina está no máximo da atividade secretora, seu hormônio é tão diluído pelo grande volume de sangue no qual ele entra que sua concentração plasmática raramente excede 10^{-9} M (ou um bilionésimo da concentração de 1 M). Algumas células-alvo respondem a concentrações plasmáticas de hormônios tão baixas quanto 10^{-12} M. Uma vez que os hormônios exercem uma influência de longo alcance e frequentemente poderosa sobre as células, é evidente que seus efeitos são enormemente amplificados no nível celular.

MECANISMOS DE AÇÃO HORMONAL

A ampla distribuição dos hormônios em um animal permite que alguns deles, como o hormônio do crescimento da glândula pituitária dos vertebrados, afetem a maior parte das células ou talvez todas elas, durante estágios específicos da diferenciação celular. Se os hormônios vão produzir respostas amplas ou respostas altamente específicas apenas em certas células e em certos momentos, isso depende da presença de **moléculas receptoras** nas células-alvo (ou dentro delas). Um hormônio liga-se apenas às células com o receptor que, graças à sua forma molecular específica, combina-se às moléculas deste. Outras células são insensíveis à presença do hormônio porque não têm os receptores específicos. Os hormônios atuam por meio de **receptores de membrana**: **receptores nucleares** e **receptores citoplasmáticos**.

Receptores de membrana e o conceito de segundo mensageiro

Muitos hormônios, como a maioria dos derivados de aminoácidos e os hormônios peptídicos que são muito grandes ou muito polares para passar através da membrana plasmática, ligam-se a proteínas transmembrana (ver Figura 3.6, Capítulo 3) que atuam como sítios receptores na superfície das membranas das células-alvo. O hormônio e o receptor formam um complexo que desencadeia uma cascata de eventos moleculares dentro da célula. Portanto, o hormônio comporta-se como um **primeiro mensageiro** que causa a ativação de um sistema de **segundo mensageiro** no citoplasma. Pelo menos seis moléculas diferentes foram identificadas como segundos mensageiros. Cada uma atua através de uma **quinase** específica, que causa a ativação ou inativação de enzimas limitantes (ver Capítulo 4) que modificam a direção e a taxa de processos citoplasmáticos (Figura 34.2). Uma vez que muitas moléculas são ativadas a cada nível da cascata do sistema de segundo mensageiro após a ligação de uma única molécula de hormônio, a mensagem é amplificada, talvez, muitas milhares de vezes.

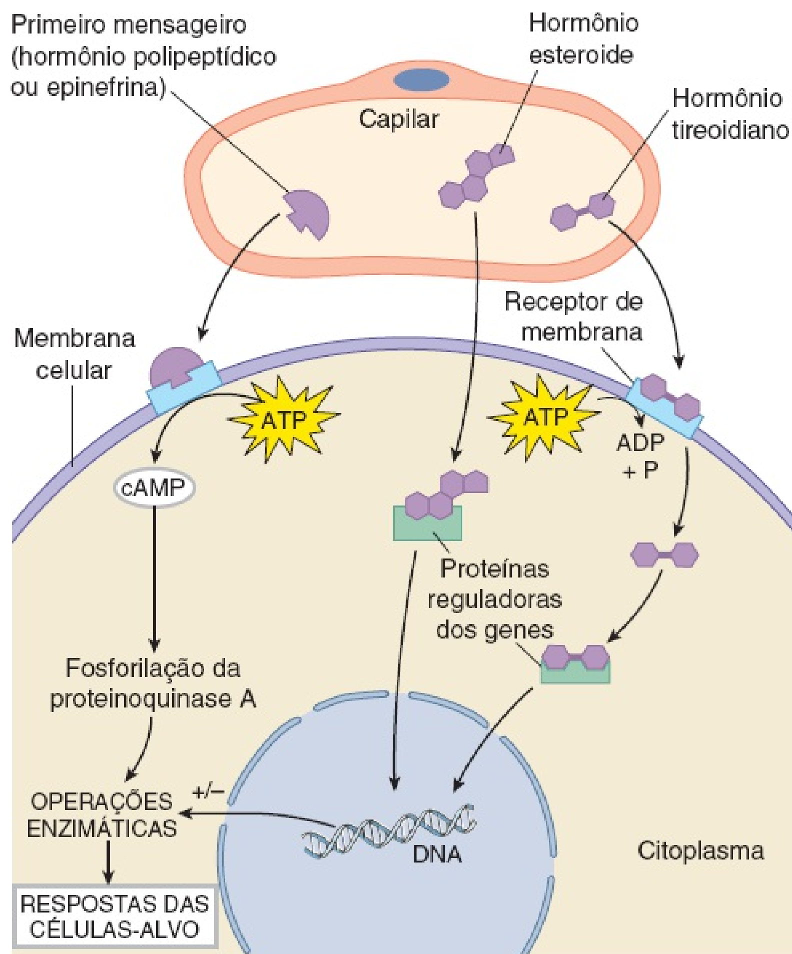


Figura 34.2 Mecanismos da ação hormonal. Hormônios peptídicos e a epinefrina atuam através do sistema de segundo mensageiro, como, por exemplo, o AMP cíclico, mostrado aqui. A combinação do hormônio com o receptor de membrana estimula a enzima adenilato-ciclase a catalisar a formação do AMP cíclico (segundo mensageiro). Os hormônios tireoidianos ligam-se a um receptor de membrana e são transportados para dentro da célula por transporte ativo. Nesse ambiente, eles se combinam a receptores citoplasmáticos que são transportados para o núcleo a fim de alterar a transcrição gênica. Os hormônios esteroides difundem-se através da membrana celular, combinando-se com os receptores citoplasmáticos ou nucleares que alteram a transcrição gênica.

Os sistemas de segundo mensageiro conhecidos que participam nas ações hormonais são o **AMP cíclico (cAMP),** o **GMP cíclico (GMPc),** a **Ca^{++}/calmodulina,** o **inositol-trifosfato (IP_3)** e o **diacilglicerol (DAG).** O AMP cíclico foi o primeiro a ser investigado e foi demonstrado como mediador da ação de muitos hormônios peptídicos, incluindo o hormônio paratireoidiano, o glucagon, o hormônio adrenocorticotrófico (ACTH – *adrenocorticotropic hormone*), o hormônio tireotrófico (TSH – *thyrotropic hormone*), o hormônio estimulador dos melanócitos (MSH – *melanophore-stimulating hormone*) e a vasopressina. Ele também atua como mediador da ação da epinefrina (também chamada de adrenalina), um derivado de aminoácido. É interessante que o mesmo hormônio pode ativar diferentes sistemas de segundo mensageiro em cada tipo de célula-alvo, de tal modo que um único hormônio produz múltiplas ações dentro de um animal.

Outros receptores ligados à membrana têm sua própria atividade de quinase e são ativados quando o hormônio se combina ao receptor, como, por exemplo, os receptores de membrana da insulina e do fator de crescimento semelhante à insulina.

Em 2012, o Prêmio Nobel de Química foi concedido a Brian Kobilka (Stanford) e Robert Lefkowitz (Duke) por seu trabalho sobre outra classe de receptores de membrana, os chamados **receptores acoplados à proteína G** (GPCRs, do inglês *G protein coupled receptors*). Trata-se de uma grande classe de receptores importantes não somente para os hormônios proteicos e peptídicos, mas também para os neurotransmissores (ver Capítulo 33). Os GPCRs podem ser acoplados a qualquer um dos sistemas de segundo mensageiro citados anteriormente, produzindo respostas diversas a partir de um hormônio que interage com vários alvos

celulares. Os GPCRs podem produzir respostas excitatórias e inibidoras nas células-alvo dependendo do subtipo de GPCR presente na membrana. Esses receptores estão se tornando extremamente importantes na medicina como alvos farmacológicos.

Receptores nucleares

Ao contrário dos hormônios peptídicos e da epinefrina, que são muito grandes para passar através das membranas plasmáticas, os **hormônios esteroides** (p. ex., estrogênio, testosterona e aldosterona) são moléculas lipossolúveis que se difundem prontamente através das membranas plasmáticas. Uma vez dentro do citoplasma das células-alvo, os hormônios esteroides ligam-se seletivamente a moléculas receptoras. Embora essas moléculas receptoras possam estar localizadas tanto no citoplasma quanto no núcleo, seu local final de atividade é nuclear. O complexo hormônio-receptor, agora chamado de **proteína reguladora do gene**, ativa ou inibe genes específicos. Como resultado, a transcrição gênica é alterada (ver Capítulo 5), já que as moléculas de RNA mensageiro são sintetizadas de acordo com sequências específicas do DNA. A estimulação ou a inibição da formação de mRNA modificam a produção de enzimas-chave, desencadeando, portanto, o efeito observado do hormônio (Figura 34.2). Os hormônios da tireoide e o hormônio da muda dos insetos, a ecdisona (um esteroide, Capítulo 2), também agem através de receptores nucleares. Os hormônios tireoidianos ligam-se primeiro a uma molécula de transporte, que consiste em uma proteína transmembrana (Capítulo 3) que usa o ATP para transferir os hormônios para o interior da célula.

Comparados aos hormônios peptídicos, que atuam *indiretamente* através de sistemas de segundo mensageiro, os hormônios esteroides e tireoidianos têm um efeito *direto* na síntese de proteínas porque se ligam a um receptor nuclear que modifica a atividade de um gene específico.

Receptores citoplasmáticos

Hoje se sabe que os hormônios lipossolúveis, como o estrogênio, interagem não somente com os receptores nucleares, mas também com os receptores citoplasmáticos ligados ou não à membrana dentro do citoplasma. Uma vez ativados, esses complexos de hormônio-receptor interagem com os sistemas de segundo mensageiro no interior do citoplasma (como os hormônios peptídicos) ou por meio de uma cadeia de eventos que ativam fatores que entram no núcleo para estimular ou inibir os processos de transcrição (ver Capítulo 5). Desse modo, os hormônios lipossolúveis fornecem um controle múltiplo e complexo das células-alvo.

Controle das taxas de secreção dos hormônios

Os hormônios influenciam as funções celulares alterando as taxas de muitos processos bioquímicos diferentes. Muitos afetam a atividade enzimática e, portanto, alteram o metabolismo celular; alguns modificam a permeabilidade da membrana; alguns regulam a síntese de proteínas celulares; e alguns estimulam a liberação de hormônios de outras glândulas endócrinas. Como todos esses são processos dinâmicos que precisam adaptar-se às demandas metabólicas variáveis, eles precisam ser controlados, e não simplesmente ativados, pelos hormônios apropriados. Esse controle é realizado pela liberação precisamente controlada de um hormônio no sangue. A concentração de um hormônio no fluido corporal depende de dois fatores: sua taxa de secreção e a taxa na qual ele é desativado e removido da circulação. Consequentemente, se a secreção deve ser controlada corretamente, uma glândula endócrina precisa de informações sobre o nível de seu(s) próprio(s) hormônio(s) no plasma.

A maioria dos hormônios é controlada por **sistemas de retroalimentação negativa** que operam entre as glândulas que secretam os hormônios e os produtos ou efeitos das células-alvo (Figura 34.3). Um padrão de retroalimentação é aquele no qual a produção é sempre comparada a um ponto de referência, como um termostato. Por exemplo, o CRH (*corticotropin-releasing hormone* – hormônio liberador de corticotrofina), secretado pelo hipotálamo, estimula a hipófise (que contém as células-alvo) a liberar ACTH. O ACTH estimula a glândula suprarrenal (que contém as células-alvo) a secretar cortisol. À medida que o nível de ACTH eleva-se no plasma, ele atua ou "retroalimenta" o hipotálamo, para inibir a liberação do CRH. De modo semelhante, à medida que o nível de cortisol sobe no plasma, ele "retroalimenta" o hipotálamo e a hipófise para inibir a liberação tanto do CRH quanto do ACTH, respectivamente. Assim, qualquer desvio do ponto de referência (um nível específico de cada hormônio no plasma) leva a uma ação corretiva no sentido oposto (Figura 34.3). Esse sistema de retroalimentação negativa é altamente eficaz para impedir oscilações extremas na produção hormonal. No entanto, os sistemas de retroalimentação hormonal são mais complexos do que um rígido sistema de "circuito fechado" como um termostato que

controla o sistema de aquecimento central de uma casa, porque a retroalimentação hormonal pode ser alterada por informações do sistema nervoso, por metabólitos ou por outros hormônios.

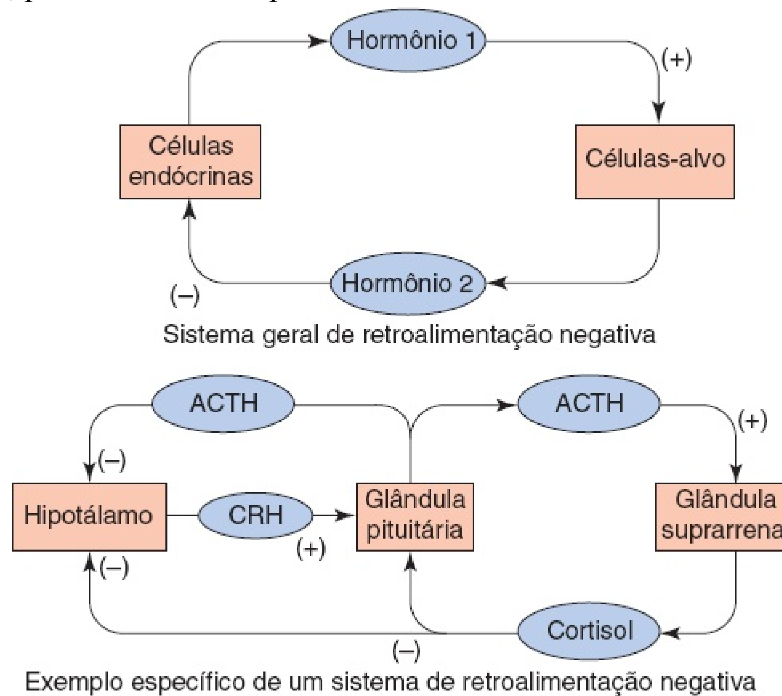


Figura 34.3 Sistemas de retroalimentação negativa.

De fato, oscilações extremas na produção hormonal ocorrem algumas vezes em condições naturais. Entretanto, como elas têm o potencial de perturbar os mecanismos homeostáticos precisamente ajustados, como as oscilações extremas, resultantes de uma **retroalimentação positiva**, são altamente reguladas e possuem um mecanismo bem marcado de interrupção. Durante a retroalimentação positiva, o sinal (ou a saída do sistema) retroalimenta o sistema de controle e causa um aumento no sinal inicial. Dessa forma, o sinal inicial torna-se progressivamente amplificado a fim de produzir um evento explosivo. Por exemplo, os hormônios que controlam o parto elevam-se do seu ponto de referência normal e são interrompidos pelo nascimento da cria que sai do útero (ver Capítulo 7).

HORMÔNIOS DOS INVERTEBRADOS

Todos os táxons de invertebrados produzem hormônios, e os cnidários, nematódeos e anelídeos têm células endócrinas que agem de maneira autônoma e não estão organizadas em glândulas. As glândulas endócrinas aparecem nos moluscos e artrópodes e são mais complexas nestes últimos. Na maioria dos filos de invertebrados, esses sinais químicos devem se mover da fonte para as células-alvo por meio dos fluidos corporais que não sejam o sangue em circulação. Os hormônios dos invertebrados são peptídios (frequentemente neuropeptídios), esteroides ou terpenoides (moléculas orgânicas lipossolúveis), porém os peptídios e neuropeptídios são os mais comuns entre diferentes grupos de invertebrados. Alguns hormônios são parecidos com os dos vertebrados em estrutura e função (p. ex., os esteroides), mas existe uma diversidade muito maior na função endócrina dos invertebrados do que na dos vertebrados. Os hormônios dos invertebrados controlam mudanças de cor, crescimento, reprodução e mecanismos homeostáticos internos, como o metabolismo, os níveis de combustíveis metabólicos e a osmorregulação.

Em muitos filos de animais, a principal fonte de hormônios são as **células neurossecretoras**, células nervosas especializadas capazes de sintetizar e secretar hormônios. Seus produtos, chamados de hormônios neurossecretores ou neurossecreções, são descarregados diretamente nos fluidos corporais e atuam como uma ligação crucial entre os sistemas nervoso e endócrino.

Tem sido demonstrado que peptídios e neuropeptídios controlam muitos processos fisiológicos nos invertebrados. Nos crustáceos, o **peptídio cardioativo** aumenta a taxa cardíaca. Os hormônios que regulam o metabolismo dos carboidratos, gorduras e aminoácidos pertencem à família dos **hormônios hiperglicêmicos de crustáceos** (CHH – *crustacean hyperglycaemic hormone*) e à família dos **hormônios adipocinéticos** nos insetos. Os **hormônios diuréticos** estimulam a secreção de fluido nos túbulos de Malpighi dos insetos (Capítulo 30). Uma família de pequenos neuropeptídios chamados de **peptídios relacionados com o FMRFamida** (FaRPs – *FMRFamide-related peptides*) parece ter evoluído junto com a simetria

bilateral, e suas funções parecem ter sido conservadas por todos os filos. Sabe-se que os peptídios dessa família controlam os tecidos musculares do corpo, e os processos digestivos e reprodutivos em muitos invertebrados, bem como processos de osmorregulação nos nematódeos, anelídeos, moluscos e insetos, além do fluxo de hemolinfa arterial nos crustáceos. Agora, eles têm sido isolados e caracterizados nos vertebrados. Um processo neurossecretor extensivamente estudado nos invertebrados é o controle do desenvolvimento e metamorfose dos insetos. Nos insetos, assim como em outros artrópodes, o crescimento ocorre ao longo de uma série de passos nos quais o rígido exoesqueleto não expansível é periodicamente descartado e substituído por um novo exoesqueleto maior. A maioria dos insetos passa por um processo de metamorfose (Capítulo 21), no qual uma série de estágios juvenis, cada qual exigindo a formação de um novo exoesqueleto, termina com uma muda.

Os fisiólogos que estudam insetos descobriram que a muda e a metamorfose (ver Capítulo 21) são controladas, principalmente, pela interação de dois hormônios: um que favorece o crescimento e a diferenciação das estruturas do adulto; outro que favorece a retenção das estruturas juvenis. Esses dois hormônios são o **hormônio da muda** ou **ecdisona**, um esteroide produzido pela glândula protorácica, e o **hormônio juvenil**, um terpenoide produzido pelos *corpora allata* (Figura 34.4).

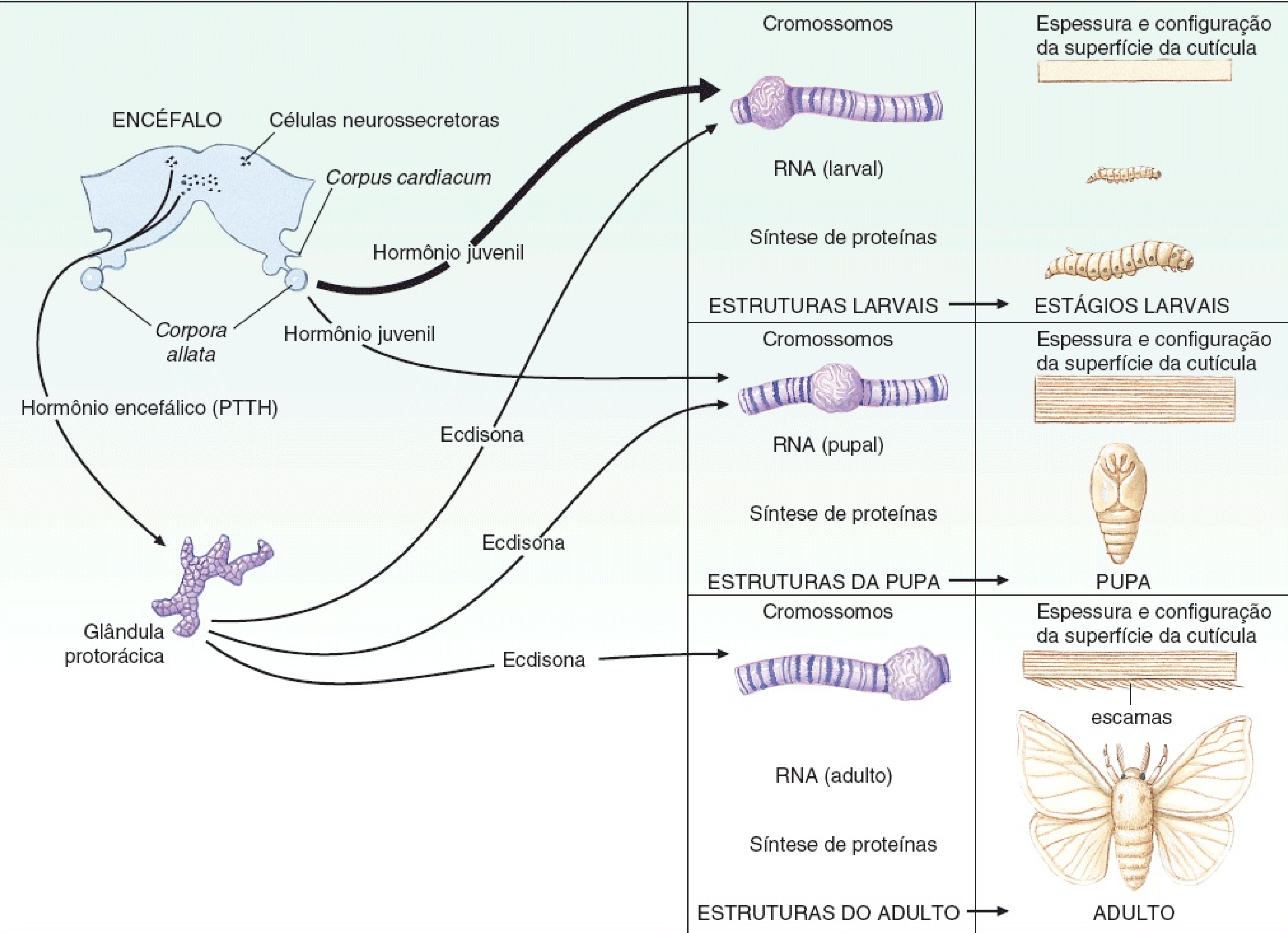


Figura 34.4 Controle endócrino da muda em uma mariposa, típico dos insetos que sofrem metamorfose completa. Muitas mariposas acasalam na primavera ou no verão, e os ovos logo eclodem no primeiro de vários estágios larvais denominados instares. Após a última muda larval, a última e maior larva (taturana) tece um casulo no qual irá passar pela pupa. A pupa hiberna durante o inverno, e um adulto emerge na primavera para começar uma nova geração. O hormônio juvenil e a ecdisona interagem a fim de controlar a muda e a formação da pupa. Muitos genes são ativados durante a metamorfose, como se observa nos cromossomos politênicos (coluna

central). As politenias formam-se em sequência durante as sucessivas mudas. Mudanças na espessura da cutícula e nas características superficiais são mostradas à direita.

A ecdisona é controlada pelo **hormônio protoracicotrófico** ou **PTTH** (*prothoracicotropic hormone*). Esse hormônio é um polipeptídio (peso molecular de cerca de 5.000) produzido por células neurossecretoras do cérebro e transportado por axônios para os *corpora cardiacum*, onde é armazenado. Periodicamente, durante o crescimento juvenil, a liberação de PTTH no sangue estimula a glândula protorácica a secretar ecdisona. A ecdisona ligada ao seu receptor nuclear atua diretamente nos cromossomos como uma proteína reguladora dos genes (Figura 34.2), para causar a muda e o subsequente desenvolvimento das estruturas adultas. No entanto, ela é mantida sob controle do hormônio juvenil, que favorece a manutenção de características juvenis. Durante os estágios juvenis, predomina o hormônio juvenil e cada muda produz outro jovem maior (Figura 34.4). Finalmente, a produção de hormônio juvenil diminui, permitindo a metamorfose final para o estágio adulto.

Pelo menos para alguns insetos, o hormônio juvenil parece ser importante durante a **diapausa** (ou desenvolvimento interrompido), que pode ocorre em qualquer estágio da metamorfose. A diapausa normalmente ocorre devido a mudanças sazonais nas condições ambientais, como temperaturas frias ou mudanças no comprimento do dia. Em alguns insetos, os altos níveis de hormônio juvenil inibem a liberação de PTTH, e, assim, os níveis de ecdisona permanecem baixos e o desenvolvimento para o próximo estágio é interrompido. Em outros insetos, a diapausa é devida a uma diminuição na atividade neurossecretora cerebral e uma redução direta de PTTH, ou por um efeito direto da temperatura nas glândulas protorácicas, causando a diminuição da secreção de ecdisona. O hormônio juvenil também está presente nos insetos adultos, onde está envolvido na regulação do desenvolvimento dos óvulos nas fêmeas. Além disso, níveis baixos causam uma diminuição da função reprodutiva durante a diapausa do adulto (ou dormência), que ocorre durante os meses de inverno em alguns insetos.

Baseados em extensos estudos sobre todos os aspectos da regulação endócrina nos insetos, os cientistas sintetizaram muitos disruptores endócrinos diferentes, projetados para controlar as populações de insetos, como potentes análogos do hormônio juvenil, que induzem mudas finais anormais ou prolongam, ou ainda bloqueiam o desenvolvimento. Ao contrário dos inseticidas químicos, eles são altamente específicos, porém, considerando a semelhança das funções dos hormônios entre os diversos grupos de invertebrados, eles são, ecologicamente, menos benignos do que originalmente se pensava.

GLÂNDULAS ENDÓCRINAS E HORMÔNIOS DOS VERTEBRADOS

Descreveremos alguns dos hormônios vertebrados mais bem compreendidos e importantes, incluindo um breve resumo dos mecanismos hormonais dos mamíferos (porque os mamíferos de laboratório e os seres humanos sempre foram objeto de pesquisas mais intensas) e uma discussão sobre algumas diferenças importantes nos papéis funcionais dos hormônios nos diferentes grupos de vertebrados.

Hormônios do hipotálamo e da hipófise

A **hipófise**, ou glândula pituitária, é uma pequena glândula (0,5 g nos seres humanos) localizada em uma depressão na base do crânio (Figura 34.5). É uma glândula de duas partes com uma origem embrionária dupla. A **adeno-hipófise** (hipófise anterior) é derivada embriologicamente do céu da boca. A **neuro-hipófise** (hipófise posterior) surge de uma porção ventral do encéfalo, o **hipotálamo**, e está conectada a ele por meio de um pedúnculo, o **infundíbulo**. Embora a adeno-hipófise não tenha qualquer conexão anatômica com o encéfalo, está conectada funcionalmente por um sistema circulatório portal especial (porta-hipofisário). A circulação portal é aquela que transporta sangue de uma rede capilar para outra (Figuras 34.5 e 34.6). Nesse caso, a circulação portal provê uma conexão entre as células neurossecretoras do hipotálamo e as endócrinas da adeno-hipófise.

Hipotálamo e neurossecreção

Devido à importância estratégica da hipófise, influenciando a maioria das atividades hormonais do corpo, ela já foi chamada de “glândula mestre”. Entretanto, essa descrição não é apropriada porque os hormônios da adeno-hipófise são controlados por uma instância superior, os centros neurossecretores do hipotálamo. O próprio hipotálamo é em última instância controlado por outras regiões do encéfalo. O hipotálamo contém grupos de células neurossecretoras, que são células nervosas especializadas (Figuras 34.5 e 34.6) que produzem neuro-hormônios. Os que regulam a adeno-hipófise são denominados **hormônios liberadores** ou **hormônios de inibição** (ou “fatores”). Esses neuro-hormônios percorrem os axônios nervosos até suas

terminações na eminência média. Aqui, eles entram em uma rede capilar para completar sua jornada até a adeno-hipófise através do sistema porta-hipotalâmico-hipofisário. Os hormônios hipotalâmicos, então, estimulam ou inibem a liberação de vários hormônios da adeno-hipófise. Diversos hormônios hipotalâmicos liberadores e inibidores foram descobertos, caracterizados quimicamente e isolados em estado puro (Quadro 34.1), embora a identificação e a ação de alguns hormônios hipotalâmicos listados no Quadro 34.1 ainda sejam hipotéticas. Outras células neurossecretoras hipotalâmicas possuem axônios que viajam pelo infundíbulo e têm suas terminações nervosas na neuro-hipófise. Elas secretam os neuro-hormônios diretamente na circulação sanguínea geral, e não no sistema porta-hipotalâmico-hipofisário (Figura 34.5).

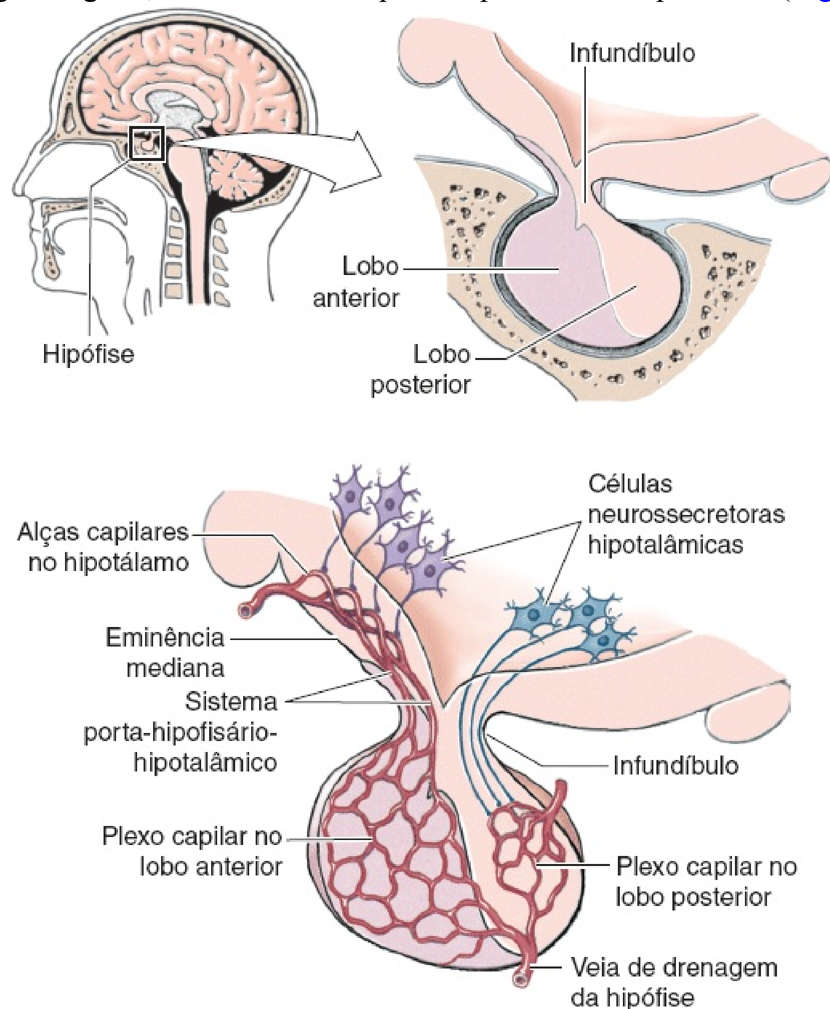


Figura 34.5 Hipotálamo e hipófise humanos. O lobo posterior está conectado diretamente ao hipotálamo por axônios das células neurossecretoras. O lobo anterior está conectado indiretamente ao hipotálamo por uma circulação portal (mostrado em vermelho), começando na base do hipotálamo e terminando na adeno-hipófise.

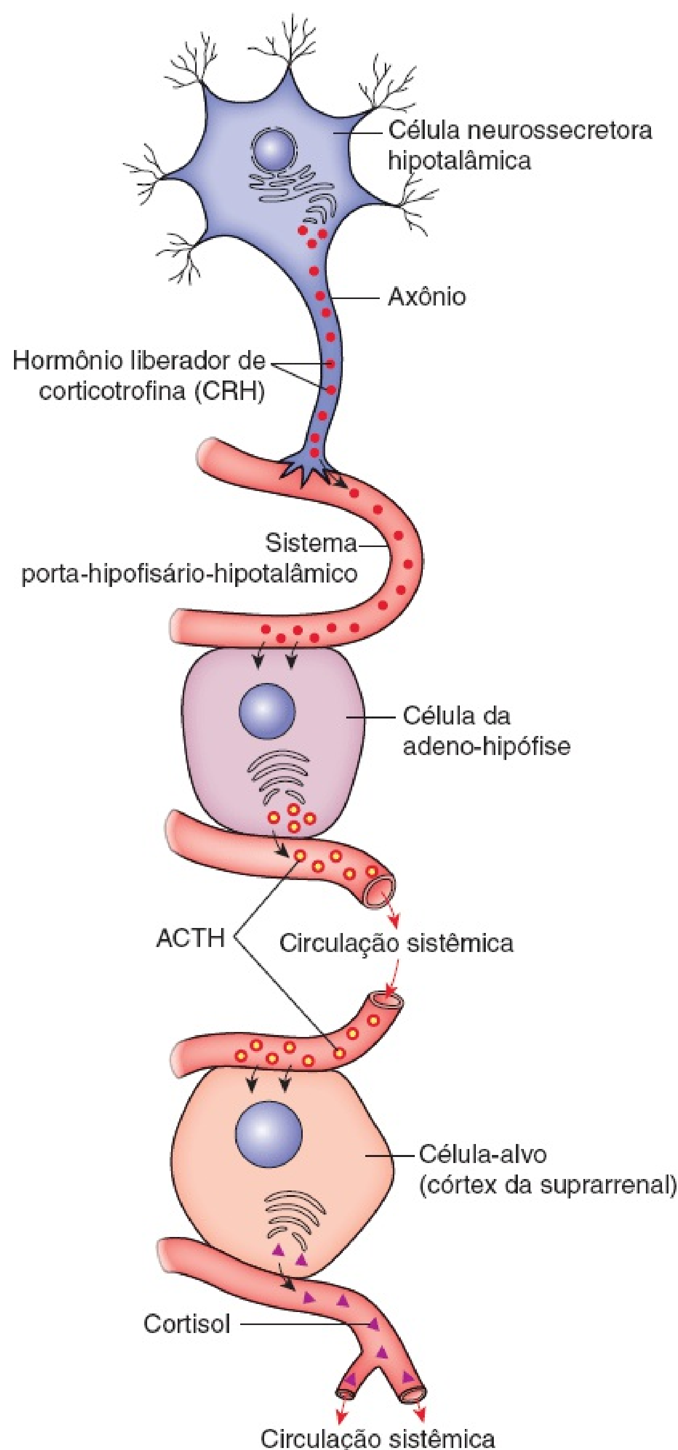


Figura 34.6 Relação entre os hormônios hipotalâmicos, hipofisários e das glândulas-alvo. A sequência hormonal que controla a liberação do cortisol do córtex da suprarrenal é usada como um exemplo.

Adeno-hipófise

A adeno-hipófise consiste em um **lobo anterior** (*pars distalis*), conforme mostrado na Figura 34.5, e um **lobo intermediário** (*pars intermedia*), ausente em alguns animais (incluindo os humanos). A adeno-hipófise produz sete hormônios e, nos animais com um lobo intermediário, todos, exceto um, são liberados pelo lobo anterior.

A adeno-hipófise produz quatro hormônios, coletivamente chamados de **hormônios tróficos** (do grego *tropē*, virar-se na direção de), que regulam outras glândulas endócrinas (Quadro 34.1). O **hormônio tireoestimulante** (**TSH** – *thyroid-stimulating hormone*) ou **tireotrofina** estimula a produção de hormônios pela tireoide. Dois hormônios tróficos, comumente chamados de **gonadotrofinas**, atuam nas gônadas (ovários das fêmeas, testículos dos machos). Estes são o **hormônio foliculoestimulante** (**FSH** – *follicle-stimulating hormone*) e o **hormônio luteinizante** (**LH** – *luteinizing hormone*). O FSH promove a produção de óvulos e a secreção de estrogênio nas fêmeas, e sustenta a produção de espermatozoides nos machos. O LH induz à ovulação, à produção do corpo lúteo e à secreção dos esteroides sexuais femininos: a progesterona e o estrogênio. Nos machos, o LH promove a produção dos esteroides sexuais masculinos (principalmente testosterona). Ele já foi

chamado de hormônio estimulador das células intersticiais (ICSH) nos machos, antes de se descobrir que era idêntico ao LH das fêmeas. O controle hormonal da reprodução está extensamente discutido no Capítulo 7. O quarto hormônio trófico, **hormônio adrenocorticotrófico** (**ACTH** – *adrenocorticotropic hormone*), aumenta a produção e a secreção dos hormônios esteroides do córtex da suprarrenal.

A **prolactina** e o **hormônio do crescimento** (**GH** – *growth hormone*), estruturalmente relacionados, são proteínas. A prolactina é essencial para preparar as glândulas mamárias para lactação; depois do nascimento, é necessária para a produção de leite. A prolactina também está envolvida no comportamento parental em uma grande diversidade de vertebrados. Além do seu papel mais tradicional nos processos reprodutivos, ela regula o equilíbrio hídrico e de eletrólitos em muitas espécies. Mais recentemente, foi demonstrado que a prolactina é um mediador químico do sistema imunológico e importante na formação de novos vasos sanguíneos (angiogênese). Ao contrário dos hormônios tróficos, a prolactina age diretamente nos tecidos-alvo, em vez de através de outros hormônios.

O **GH** (também chamado de somatotrofina) desempenha um papel vital no controle do crescimento do corpo através de seu efeito estimulador na mitose celular, na síntese de RNA mensageiro e proteínas, e no metabolismo, especialmente nos tecidos novos dos vertebrados jovens. O hormônio do crescimento atua diretamente no crescimento e no metabolismo, bem como indiretamente através de um hormônio polipeptídico, o **fator de crescimento semelhante à insulina** (**IGF** – *insulin-like growth factor*) ou somatomedina, produzido pelo fígado.

O único hormônio da adeno-hipófise produzido pelo lobo intermediário é o **hormônio estimulador dos melanócitos** (**MSH** – *melanocyte-stimulating hormone*). Nos peixes cartilaginosos e ósseos, anfíbios e répteis não aves, o MSH é um hormônio de ação direta que promove a dispersão do pigmento melanina no interior dos melanócitos, causando o escurecimento da pele. Nas aves e mamíferos, o MSH é produzido por células no interior da adeno-hipófise, em vez de no lobo intermediário, mas sua função fisiológica permanece incerta. O MSH não parece estar relacionado com a pigmentação nos endotérmicos, apesar de causar o escurecimento da pele nos seres humanos se injetado na circulação. Até recentemente, muitos endocrinologistas consideravam o MSH um hormônio vestigial nos mamíferos, mas o interesse foi reativado por estudos que demonstraram que ele aumenta a memória e o crescimento do feto. Além disso, o MSH foi isolado a partir de regiões específicas do hipotálamo, onde está ligado à regulação do comportamento alimentar e metabólico em mamíferos adultos. Estudos futuros determinarão se existe um papel semelhante para o MSH durante o desenvolvimento. O MSH e o ACTH são derivados de uma molécula precursora (pró-opiomelanocortina ou POMC), que é transcrita e traduzida de um único gene.

Quadro 34.1 **Hormônios da hipófise dos vertebrados**

	Hormônio	Natureza química	Principal ação	Controle hipotalâmico
Adeno-hipófise				
(Lobo anterior)	Hormônio tireoestimulante (TSH)	Glicoproteína	Estimula a síntese e a secreção do hormônio da tireoide	Hormônio liberador do TSH (TRH)
	Hormônio foliculoestimulante (FSH)	Glicoproteína	Fêmeas: estimulação do folículo e síntese de estrogênio Machos: estimula a	Hormônio liberador da gonadotrofina (GnRH) [1]

			produção de espermatozoides	
	Hormônio luteinizante (LH)	Glicoproteína	Fêmeas: estimula a ovulação, a formação de corpo lúteo e a síntese de estrogênio e de progesterona Machos: secreção de testosterona	Hormônio liberador da gonadotrofina (GnRH)[1] Hormônio liberador/inibidor da gonadotrofina (GnIH)[2]
	Prolactina (PRL)	Proteína	Crescimento das glândulas mamárias, produção de leite nas fêmeas, resposta imunológica e angiogênese em mamíferos, comportamento parental e equilíbrio eletrolítico e hídrico nos vertebrados inferiores	Dopamina (hormônio liberador/inibidor da prolactina, ou PIH) Fator liberador da prolactina (PRF)?
	Hormônio do crescimento (somatotrofina)	Proteína	Estimula o crescimento de tecidos moles e ossos, a síntese de proteínas, a mobilização do glicogênio e das reservas lipídicas	Hormônio liberador do hormônio de crescimento (GHRH) Hormônio liberador-inibidor do hormônio de crescimento (GHIH), ou somatostatina
	Hormônio adrenocorticotrófico (ACTH)	Polipeptídio	Estimula a síntese de glicocorticoides pelo córtex da suprarrenal	Hormônio liberador da corticotrofina (CRH)
Lobo intermediário[3]	Hormônio estimulador dos melanócitos (MSH)	Polipeptídio	Aumenta a síntese de melanina pelos melanócitos na epiderme dos	Hormônio inibidor do hormônio estimulador

			ectotérmicos, função não esclarecida nos endotérmicos	dos melanócitos (MSHIH)
Neuro-hipófise				
(Lobo posterior)	Ocitocina	Octapeptídio	Ejeção do leite e contrações uterinas nas fêmeas, comportamento sexual e formação de pares nas espécies monógamas	
	Vasopressina[4] (hormônio antidiurético ou ADH)	Octapeptídio	Reabsorção de água nos rins dos mamíferos	
	Vasotocina[5]	Octapeptídio	Aumenta a reabsorção de água	

[1]Um único hormônio, GnRH, controla tanto o FSH quanto o LH, porém alguns estudos sugerem a existência de um hormônio liberador do FSH (FSH-RH) diferente.

[2]GnIH foi descoberto em aves e mamíferos.

[3]As aves e alguns mamíferos não têm o lobo intermediário. Nesses animais, o MSH é produzido pelo lobo anterior.

[4]Nos mamíferos.

[5]Em todas as classes de vertebrados, exceto mamíferos, têm sido identificados hormônios relacionados.

Neuro-hipófise

O hipotálamo é a fonte de dois hormônios do lobo posterior da hipófise (Quadro 34.1). Eles são formados em células neurossecretoras no hipotálamo, cujos axônios se estendem para baixo pelo pedúnculo infundibular e para dentro do lobo posterior. Os hormônios são secretados de terminais axônios que terminam próximo a capilares sanguíneos, nos quais os hormônios entram quando liberados (ver Figura 34.5). De certa maneira, o lobo posterior não é uma glândula endócrina verdadeira, mas um centro de armazenamento e liberação para hormônios produzidos inteiramente no hipotálamo. Os dois hormônios do lobo posterior dos mamíferos, a ocitocina e a vasopressina, são muito parecidos quimicamente. Ambos são polipeptídios consistindo em oito aminoácidos (octapeptídios, Figura 34.7). Esses hormônios estão entre os de ação mais rápida, pois podem produzir uma resposta em segundos após sua liberação pelo lobo posterior.

A **ocitocina** tem duas importantes funções reprodutivas especializadas nas fêmeas adultas dos mamíferos. Ela estimula a contração da musculatura lisa uterina durante o parto (nascimento de jovem). Na prática clínica, a ocitocina é utilizada para induzir as contrações durante um trabalho de parto prolongado e para evitar a hemorragia uterina após o nascimento. Uma segunda ação da ocitocina é a da ejeção do leite pelas glândulas mamárias em resposta à sucção. Trabalhos recentes também estabeleceram um papel para a ocitocina no comportamento de formação de casais, em ambos os sexos, em algumas espécies monógamas de ratos do campo.

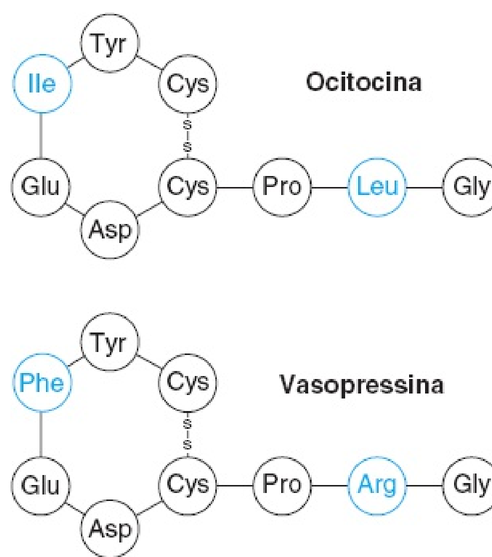


Figura 34.7 Hormônios da neuro-hipófise dos mamíferos. Tanto a ocitocina quanto a vasopressina consistem em oito aminoácidos (as duas moléculas de cisteína ligadas ao enxofre são consideradas um único aminoácido, a cistina). A ocitocina e a vasopressina são idênticas, exceto pela substituição de aminoácidos nas posições em azul. As abreviações representam os aminoácidos.

A **vasopressina**, o segundo hormônio do lobo posterior, atua nos ductos coletores do rim a fim de aumentar a reabsorção de água e, assim, restringir o fluxo urinário, conforme já descrito no Capítulo 30. É, portanto, frequentemente chamado de **hormônio antidiurético** ou **ADH**. A vasopressina também aumenta a pressão sanguínea por meio de seu efeito vasoconstritor generalizado nos músculos lisos das arteríolas e atua centralmente aumentando a sede e, portanto, o comportamento de beber. Por fim, a vasopressina tem sido associada ao comportamento de formação de casais em algumas espécies monógamas de roedores.

Todos os vertebrados com maxilas secretam dois hormônios do lobo posterior que são muito semelhantes àqueles dos mamíferos. Todos são octapeptídios, porém sua estrutura varia devido às substituições de aminoácidos em três das suas oito posições na molécula.

De todos os hormônios do lobo posterior, a **vasotocina** (Quadro 34.1) tem a mais ampla distribuição filogenética e é considerada o hormônio “ancestral” do qual outros octapeptídios evoluíram. Ele ocorre em todas as classes de vertebrados, exceto nos mamíferos. É um hormônio de equilíbrio hídrico nos anfíbios, especialmente nos sapos, nos quais atua na conservação de água (1) aumentando a permeabilidade da pele (para favorecer a absorção de água do ambiente), (2) estimulando a reabsorção de água a partir da bexiga urinária e (3) diminuindo o fluxo urinário. A ação da vasotocina é mais bem compreendida nos anfíbios, mas parece desempenhar algum papel na conservação de água também nas aves e nos répteis não aves.

Glândula pineal

Em todos os vertebrados, a parte dorsal do encéfalo, o diencéfalo (Figura 33.13, no Capítulo 33), origina uma evaginação saculiforme chamada de complexo pineal, que se localiza logo abaixo do crânio, em uma posição mediana. Nos vertebrados ectotérmicos, o complexo pineal contém tecido glandular e um órgão sensorial fotorreceptor envolvido nas respostas de pigmentação e nos ritmos biológicos relacionados com o ciclo luz/escuro. Nas lampreias, muitos anfíbios, lagartos e tuataras (*Sphenodon*, Capítulo 26), o órgão fotorreceptor mediano é tão bem desenvolvido, contendo estruturas análogas às lentes e córnea dos olhos laterais, que é frequentemente chamado de terceiro olho. Nas aves e mamíferos, o complexo pineal é uma estrutura completamente glandular chamada de **glândula pineal**. A glândula pineal produz o hormônio **melatonina**. A secreção de melatonina é fortemente afetada pela exposição à luz. Sua produção é menor durante o dia e maior à noite. Nos vertebrados não mamíferos a glândula pineal é responsável por manter os **ritmos circadianos** – ritmos autogerados (endógenos) que têm cerca de 24 h de duração. Um ritmo circadiano serve como um relógio biológico para muitos processos fisiológicos que seguem um padrão regular.

Nos mamíferos, uma área do hipotálamo denominada **núcleo supraquiasmático** tornou-se o principal marca-passo circadiano, embora a glândula pineal ainda produza melatonina à noite e atue reforçando o ritmo circadiano do núcleo

supraquiasmático. Nas aves e nos mamíferos, nos quais os ritmos sazonais da reprodução são regulados pelo **fotoperíodo**, a melatonina desempenha um papel crítico na temporização da atividade das gônadas. Nos animais que se reproduzem em dias longos, como os cavalos, furões, *hamsters* e camundongos *Peromyscus*, uma redução na estimulação luminosa, devido a um encurtamento do dia no outono, aumenta a secreção de melatonina, e, nessas espécies, a atividade reprodutiva é suprimida durante os meses de inverno. O aumento da duração dos dias na primavera tem o efeito oposto, e as atividades reprodutivas são retomadas. Os reprodutores de dias curtos, como o veado-de-cauda-branca (*Odocoileus virginianus*), a raposa-prateada (*Vulpes vulpes*), a jaritataca e as ovelhas, são estimulados pelo comprimento reduzido do dia no outono; o aumento dos níveis de melatonina nessa época está associado com o aumento da atividade reprodutiva. O papel da melatonina é indireto em ambos os casos porque ela própria não estimula nem inibe o ciclo reprodutivo.

A glândula pineal produz efeitos sutis nos ritmos circadianos e anuais de mamíferos não regulados pelo fotoperíodo (como os seres humanos). Por exemplo, a secreção de melatonina tem sido relacionada com uma doença de alterações no sono e na alimentação em humanos, chamada de transtorno afetivo sazonal (SAD – *seasonal affective disorder*). Algumas pessoas que vivem em latitudes mais ao norte, onde os dias são bem curtos no inverno e a produção de melatonina aumenta, ficam deprimidas durante essa estação, dormem longos períodos e podem comer descontroladamente. Em geral essa depressão de inverno pode ser tratada via exposição a lâmpadas que emitem luz semelhante à do Sol, abrangendo todo o espectro luminoso. Essa exposição diminui a secreção de melatonina pela glândula pineal. Os ritmos fisiológicos alterados, associados à mudança de fuso horário, trabalho em turnos e envelhecimento, também estão relacionados com ritmos inadequados de melatonina. Estudos recentes sugerem que os problemas de ritmos circadianos também podem estar relacionados com distúrbios psiquiátricos, síndromes metabólicas (ocorrência simultânea de pressão sanguínea alta, altos níveis de insulina, excesso de gordura corporal ao redor da cintura ou elevados níveis de colesterol) e riscos de câncer aumentados.

Neuropeptídios encefálicos

A distinção cinzenta entre os sistemas endócrino e nervoso é ainda mais evidente na lista crescente de neuropeptídios semelhantes a hormônios que têm sido descobertos no sistema nervoso central e periférico dos vertebrados e dos invertebrados. Os neuropeptídios e os GPCRs associados (ver anteriormente) foram identificados nos cnidários, assim como nos protostômios e deuterostômios. Nos mamíferos, aproximadamente 40 neuropeptídios (cadeias curtas de aminoácidos) foram localizados usando marcação imunológica com anticorpos e visualizados em cortes histológicos sob o microscópio, e a lista ainda está aumentando. Muitos levam uma vida dupla – comportam-se como hormônios, levando sinais das células glandulares até seus alvos, e como neurotransmissores, retransmitindo sinais entre células nervosas. Por exemplo, tanto a ocitocina quanto a vasopressina foram localizadas em locais dispersos no encéfalo por métodos imunológicos. Essa descoberta está relacionada com a fascinante observação de que pessoas e animais de laboratório injetados com diminutas quantidades de vasopressina experimentaram um aumento no aprendizado e na memória. Esse efeito da vasopressina no tecido encefálico não está relacionado com a sua bem conhecida função antidiurética no rim (Capítulo 30). Diversos hormônios, como a gastrina e a colecistocinina (Capítulo 32) (considerados anteriormente como apenas parte do sistema enteroendócrino do trato gastrintestinal), foram descobertos no córtex cerebral, hipocampo e hipotálamo. Além das suas ações gastrintestinais, a colecistocinina controla o comportamento de alimentação e a saciedade e pode ter outras funções como a neurorregulação cerebral. As endorfinas e encefalinas, neuropeptídios que se ligam a receptores opioides e influenciam a percepção de prazer e de dor (ver nota no Capítulo 33), também funcionam em circuitos encefálicos que modulam outras funções não relacionadas com o prazer e a dor, como o controle da pressão sanguínea, temperatura corporal, movimentos do corpo, alimentação e reprodução. Ainda mais intrigante é o fato de as endorfinas serem derivadas do mesmo pró-hormônio (POMC) que origina os hormônios ACTH e MSH da adeno-hipófise.

A técnica do radioimunoensaio, desenvolvida por Solomon Berson e Rosalyn Yalow por volta de 1960, revolucionou a endocrinologia e a neuroquímica. Em primeiro lugar, os anticorpos do hormônio de interesse (p. ex., insulina) são preparados injetando-o em um mamífero, como porquinhos-da-índia ou coelhos. Depois, uma quantidade fixa de insulina marcada radioativamente e anticorpos de insulina não marcados são misturados a uma amostra do plasma sanguíneo a ser medido. A insulina nativa no plasma sanguíneo e a insulina radioativa competem pelos anticorpos de insulina. Quanto mais insulina estiver presente na amostra, menos insulina radioativa se combinará aos anticorpos. As insulinas combinadas e não combinadas são separadas e suas radioatividades medidas, junto com as de soluções

padrão apropriadas que contêm quantidades conhecidas de insulina para determinar a quantidade de insulina presente na amostra de sangue.

Prostaglandinas e citocinas

Prostaglandinas

As **prostaglandinas** são derivadas de ácidos graxos insaturados de cadeia longa que foram descobertas no fluido seminal na década de 1930. A princípio, pensou-se que fossem produzidas apenas pela glândula da próstata (por isso o nome), mas agora têm sido encontradas em virtualmente todos os tecidos dos mamíferos. As prostaglandinas frequentemente atuam como hormônios locais e têm ações diversas em muitos tecidos diferentes, tornando difíceis generalizações sobre seus efeitos. Muitos de seus efeitos, no entanto, envolvem os músculos lisos. Em alguns tecidos, as prostaglandinas regulam a vasodilatação ou a vasoconstrição pela sua ação nos músculos lisos das paredes dos vasos sanguíneos. Sabe-se que elas estimulam a contração do músculo liso do útero durante o trabalho de parto. Também existem evidências de que a superprodução de prostaglandinas uterinas é responsável pelos sintomas dolorosos da menstruação (dismenorreia) experimentados por muitas mulheres. Vários inibidores das prostaglandinas que proporcionam alívio para esses sintomas foram aprovados como medicamentos. Entre outras ações das prostaglandinas estão a intensificação da dor em tecidos danificados, a mediação da resposta inflamatória (ver Capítulo 35) e o envolvimento na febre.

Citocinas

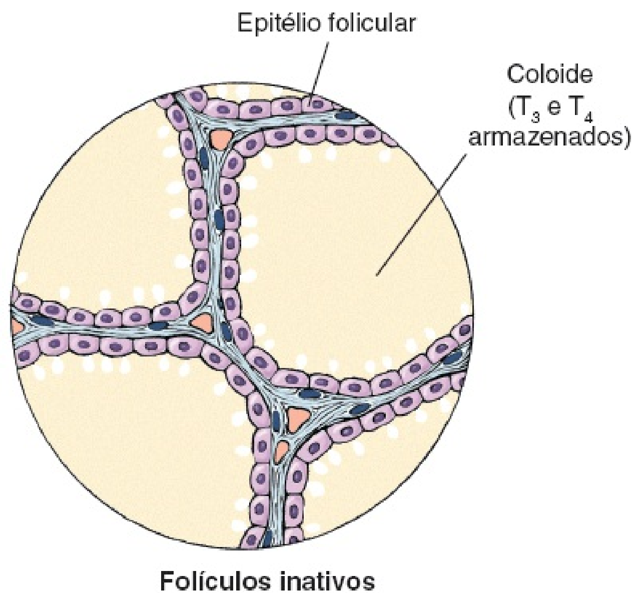
Já há algum tempo sabemos que as células do sistema imunológico comunicam-se entre si e que essa comunicação é crucial para a resposta imunológica. Agora, compreendemos que um grande grupo de hormônios polipeptídicos, chamados de **citocinas** (Capítulo 35), media a comunicação de uma ampla variedade de células e pode afetar as células que as secretam, células próximas, assim como outros hormônios, até células em locais distantes. Suas células-alvo têm receptores específicos para as citocinas, ligados à superfície da membrana. As citocinas coordenam uma rede complexa, com algumas células-alvo sendo ativadas, estimuladas a se dividir e, frequentemente, a secretar suas próprias citocinas. As mesmas citocinas que ativam algumas células podem suprimir a divisão de outras células-alvo. As citocinas também estão envolvidas na produção do sangue e na regulação do balanço energético pelo sistema nervoso central. Muitas citocinas que são secretadas pelo tecido adiposo, denominadas **adipocinas**, tornaram-se foco de pesquisa da regulação do equilíbrio energético e da obesidade.

Hormônios do metabolismo

Um importante grupo de hormônios ajusta o delicado equilíbrio das atividades metabólicas. As taxas das reações químicas dentro das células são frequentemente reguladas por longas sequências de enzimas (ver Capítulo 4). Os hormônios podem alterar a atividade de enzimas cruciais em um processo metabólico, acelerando ou inibindo assim todo o processo. Os hormônios mais importantes do metabolismo são os da tireoide, paratireoide, glândula suprarrenal, pâncreas e tecido adiposo branco, bem como o hormônio do crescimento da adeno-hipófise, anteriormente mencionado. Mais recentemente, o músculo esquelético foi acrescentado a essa lista.

Hormônios da tireoide

A glândula tireoide é uma grande glândula endócrina localizada no pescoço de todos os vertebrados. Ela é composta por milhares de minúsculas unidades em forma de esfera, chamadas de folículos, onde dois hormônios, a **tri-iodotironina** e a **tiroxina** (T_3 e T_4, respectivamente), são sintetizados, armazenados e liberados na corrente sanguínea quando necessário. O tamanho dos folículos e as quantidades de T_3 e T_4 neles armazenadas dependem da atividade da glândula (Figura 34.8). Um terceiro hormônio, a **calcitonina**, também é secretado pelas células C da glândula tireoide dos mamíferos; esse hormônio é discutido na seção do metabolismo do cálcio (adiante).



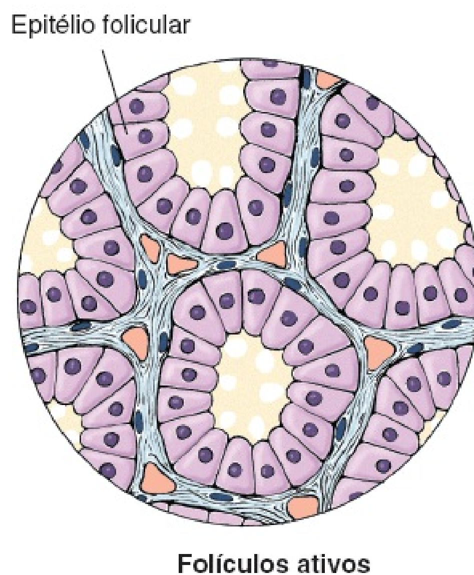


Figura 34.8 Aparência dos folículos da glândula tireoide, vistos através de um microscópio (aproximadamente 350×). Quando inativos, os folículos ficam distendidos com coloide, a forma de armazenamento dos hormônios tireoidianos, e as células epiteliais ficam achatadas. Quando ativos, o coloide desaparece à medida que os hormônios tireoidianos são secretados na circulação e as células epiteliais tornam-se muito maiores.

Uma característica única da glândula tireoide é a sua capacidade de concentrar altos níveis de **iodo**; na maioria dos animais, essa única glândula contém bem mais da metade do estoque de iodo do corpo. As células epiteliais dos folículos da tireoide capturam o iodo ativamente do sangue, combinando-o com o aminoácido tirosina, criando os dois hormônios tireoidianos. A T_3 contém três átomos de iodo, e a T_4, quatro átomos. A T_4 é formada em quantidades muito maiores do que a T_3, porém, em muitos animais, a T_3 é o hormônio fisiologicamente mais ativo. Atualmente, a T_4 é considerada precursora da T_3. As ações mais importantes da T_3 e da T_4 são: (1) promover o crescimento e o desenvolvimento normais do sistema nervoso dos animais em crescimento e (2) estimular a taxa metabólica.

A secreção deficiente de hormônios tireoidianos em peixes, aves e mamíferos prejudica dramaticamente o crescimento, especialmente do sistema nervoso. O mau funcionamento da tireoide desde uma idade muito tenra produz o **cretino**, um anão mentalmente inválido. Ao contrário, a supersecreção dos hormônios tireoidianos causa desenvolvimento precoce em todos os vertebrados, apesar de seus efeitos serem particularmente notáveis nos peixes e anfíbios. Nas rãs e nos sapos, a transformação de um girino aquático herbívoro sem pulmões ou pernas em um adulto semiterrestre ou terrestre carnívoro com pulmões e quatro pernas ocorre quando a glândula tireoide torna-se ativa no fim do desenvolvimento larval. Estimulado pelos crescentes níveis de hormônios tireoidianos no sangue, a metamorfose e o clímax ocorrem (Figura 34.9). O crescimento das rãs depois da metamorfose é dirigido pelo hormônio do crescimento.

Nas aves e mamíferos, as ações mais bem conhecidas dos hormônios tireoidianos são o controle do consumo de oxigênio e da produção de calor. A tireoide mantém a atividade metabólica dos homeotermos (aves e mamíferos) em um nível normal. A supersecreção dos hormônios tireoidianos acelera os processos corporais em até 50%, causando irritabilidade, nervosismo, alta frequência cardíaca, intolerância a ambientes quentes e perda de peso, a despeito de um apetite maior. A secreção deficiente dos hormônios tireoidianos reduz as atividades metabólicas, causando perda de atenção mental, diminuição da frequência cardíaca, fraqueza muscular, sensibilidade aumentada ao frio e aumento de peso. Uma função importante da glândula tireoide é promover a adaptação a ambientes frios por meio do aumento da produção de calor. Os hormônios da tireoide estimulam as células a produzir mais calor e armazenar menos energia química (ATP); em outras palavras, os hormônios tireoidianos *reduzem* a eficiência da fosforilação oxidativa celular (Capítulo 4). Consequentemente, muitos mamíferos adaptados ao frio têm maior apetite e comem mais alimentos no inverno do que no verão, embora seu nível de atividade seja aproximadamente o mesmo em ambas as estações. No inverno, uma grande parte do alimento está sendo convertida diretamente em calor para aquecer o corpo.

A síntese e a liberação dos hormônios da tireoide são controladas pelo hormônio tireotrófico (TSH – *thyrotropic hormone*) da adeno-hipófise (Quadro 34.1). O TSH é controlado, por sua vez, pelo hormônio liberador de tireotrofina (TRH – *thyrotropin-releasing hormone*) do hipotálamo. Como mencionado anteriormente, o TRH é parte de uma instância reguladora superior que controla os hormônios tróficos da adeno-hipófise. O TRH e o TSH controlam a atividade tireoidiana em um exemplo excelente de retroalimentação negativa (ver anteriormente). No entanto, esse mecanismo pode ser sobrepassado por estímulos neurais, como exposição ao frio, que estimula diretamente um aumento de TRH e, portanto, de TSH.

Na década de 1930, uma doença chamada de bócio era comum entre as pessoas que viviam na região dos Grandes Lagos dos EUA e Canadá, bem como em outras partes do mundo, como os Alpes suíços. Esse tipo de bócio é um aumento da glândula tireoide causado pela deficiência de iodo na dieta. Portanto, os níveis de TSH aumentavam devido a uma diminuição na retroalimentação negativa do hormônio na tireoide. A superestimulação da glândula tireoide pelo TSH para produzir hormônios tireoidianos sem iodo suficiente faz a glândula hipertrofiar, às vezes de tal modo que toda a região do pescoço se torna inchada (Figura 34.10). O bócio causado por deficiência de iodo raramente ocorre na América do Norte por causa do uso disseminado de sal iodado. Entretanto, estima-se que ainda hoje cerca de 200 milhões de pessoas em todo o mundo sofram de bócio em vários graus, principalmente nas altas montanhas da América do Sul, Europa e Ásia.

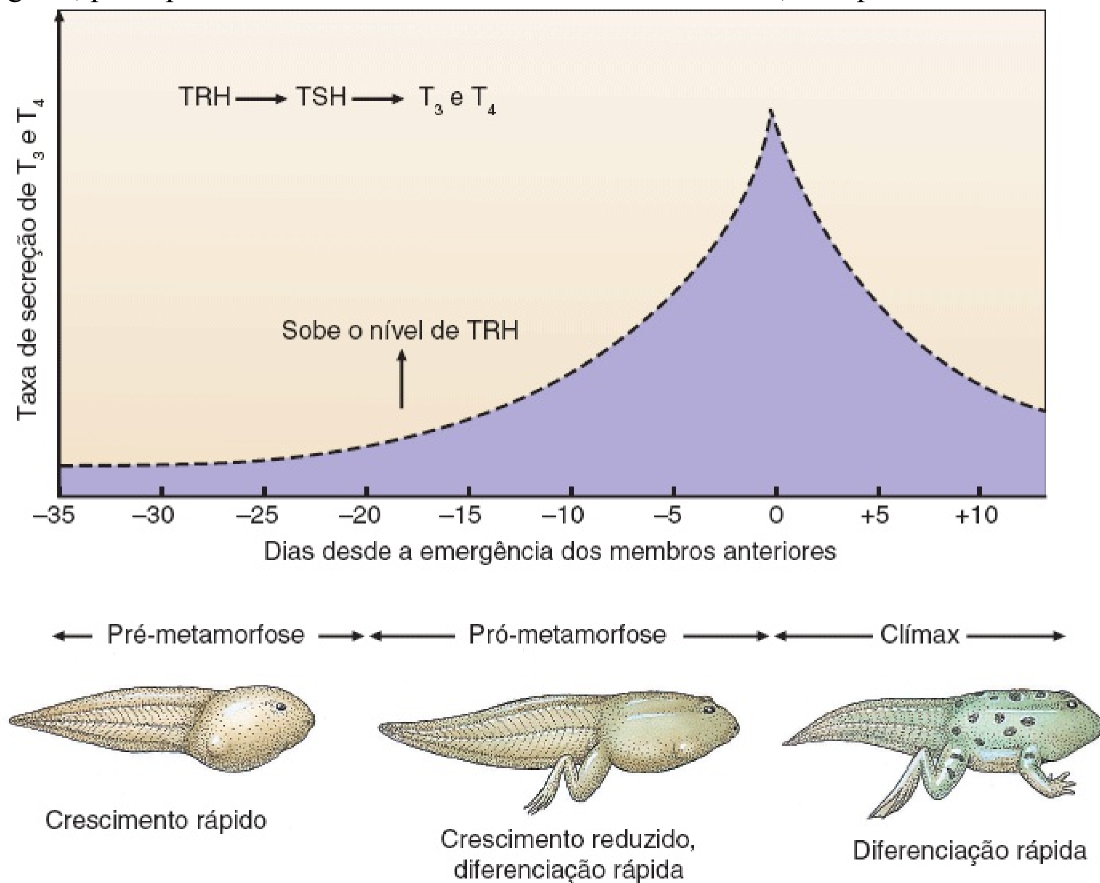


Figura 34.9 Efeito dos hormônios tireoidianos (T_3 e T_4) no crescimento e na metamorfose de uma rã. A liberação

de TRH pelo hipotálamo no fim da pré-metamorfose inicia mudanças hormonais (aumento do TRH, T_3 e T_4) que levam à metamorfose. Os níveis dos hormônios da tireoide atingem seu máximo no momento em que emergem os membros anteriores.



Figura 34.10 Um bócio bem desenvolvido causado por deficiência de iodo. A superestimulação pelo excesso de TSH faz com que a glândula aumente enormemente, à medida que a tireoide é estimulada para extrair iodo suficiente do sangue a fim de sintetizar as demandas do corpo por hormônios tireoidianos.

Regulação hormonal do metabolismo do cálcio

As **glândulas paratireoides** são intimamente associadas à glândula tireoide e, em alguns animais, inseridas dentro delas. Essas minúsculas glândulas ocorrem como dois pares nos seres humanos, mas variam em número e posição em outros vertebrados. Nas aves e mamíferos, incluindo os seres humanos, a remoção das paratireoides rapidamente reduz o nível de cálcio no sangue, levando a um grave aumento na excitabilidade do sistema nervoso, espasmos musculares severos, tetania e, finalmente, à morte. As glândulas paratireoides secretam um hormônio, o **hormônio paratireoidiano** (**PTH** – *parathyroid hormone*), essencial para a manutenção da homeostase do cálcio. Os íons cálcio são extremamente importantes para a formação de ossos saudáveis. Além disso, são necessários para inúmeras funções, como a liberação de neurotransmissores e hormônios, contração muscular, sinalização intracelular e coagulação sanguínea.

Antes de considerar como os hormônios mantêm a homeostase do cálcio, seria útil resumir o metabolismo mineral no osso, um depósito denso e compacto de cálcio e fósforo (ver Capítulo 29, sobre estrutura e função do osso). O osso contém aproximadamente 98% do cálcio e 80% do fósforo nos seres humanos. Embora os ossos estejam em segundo lugar, atrás apenas dos dentes, como o material mais durável no corpo (como evidenciado pela preservação de ossos fósseis por milhões de anos), eles estão em um processo de constante substituição nos vertebrados vivos. As células formadoras dos ossos (**osteoblastos**) sintetizam as fibras orgânicas e as glicoproteínas da matriz óssea, que se torna mineralizada na forma de um fosfato de cálcio, denominado hidroxiapatita. As células que reabsorvem os ossos (**osteoclastos**) são células multinucleadas gigantes que dissolvem a matriz óssea, liberando o cálcio e o fósforo no sangue. Essas atividades opostas permitem ao osso se remodelar constantemente, especialmente em um animal em desenvolvimento, produzindo aprimoramentos estruturais para lidar com novas tensões mecânicas sobre o corpo. Eles proporcionam, adicionalmente, um reservatório vasto e acessível de minerais que podem ser requisitados conforme as necessidades gerais das células.

O nível de cálcio no sangue é mantido por três hormônios que coordenam a absorção, armazenamento e excreção dos íons cálcio. Se o cálcio sanguíneo deve diminuir ligeiramente, a glândula paratireoide aumenta sua secreção de PTH. Esse aumento estimula os osteoclastos a dissolver os ossos próximos a elas, liberando, dessa forma, cálcio e fosfato na corrente sanguínea e retornando os níveis de cálcio sanguíneos ao normal. O PTH também reduz a taxa de excreção de cálcio pelo rim e aumenta a produção do hormônio 1,25-di-hidroxivitamina D_3. Os níveis de PTH variam de modo inverso aos níveis de cálcio no sangue, conforme mostra a Figura 34.11.

Um segundo hormônio envolvido no metabolismo do cálcio de todos os tetrápodes é derivado da vitamina D_3. Como todas as vitaminas, ela é um requisito na dieta. Mas, diferente das outras vitaminas, a vitamina D_3 também pode ser sintetizada na pele a partir de um precursor pela irradiação da luz ultravioleta do Sol. A vitamina D_3 é, então, convertida em uma oxidação de dois passos para uma forma hormonal, o **1,25-di-hidroxivitamina D_3**. Esse hormônio esteroide é essencial para uma absorção ativa do cálcio pelo intestino (Figura 34.12). A produção de 1,25-di-hidroxivitamina D_3 é estimulada por baixa concentração de fosfato no plasma, bem como por um aumento na secreção de PTH.

Nos seres humanos, a deficiência de vitamina D_3 causa raquitismo, uma doença caracterizada por baixo cálcio sanguíneo e ossos fracos, pouco calcificados, que tendem a se curvar sob estresses posturais e gravitacionais. O raquitismo tem sido chamado de doença dos invernos do norte, quando a luz solar é mínima. Ela já foi comum nas cidades escurecidas pela fumaça da Inglaterra e Europa continental.

Um terceiro hormônio regulador do cálcio, a **calcitonina**, é secretado por células especializadas (células C) na glândula tireoide dos mamíferos e nas glândulas ultimobranquiais dos outros vertebrados. A calcitonina é liberada em resposta a níveis elevados de cálcio no sangue. Ela suprime rapidamente a retirada de cálcio do osso, diminui a sua absorção intestinal de cálcio e aumenta a excreção dele pelos rins. Desse modo, a calcitonina protege o corpo contra um aumento no nível de cálcio no sangue, assim como o hormônio paratireoidiano o protege contra a diminuição do cálcio no sangue (Figura 34.12). A calcitonina foi identificada em todos os grupos de vertebrados, porém sua importância é incerta porque a reposição da calcitonina não é necessária para a manutenção da homeostase do cálcio, pelo menos nos seres humanos, se a glândula tireoide for removida cirurgicamente (removendo-se, também, as células C).

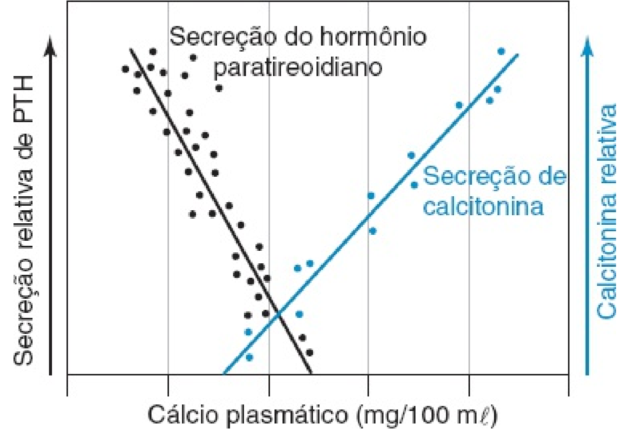


Figura 34.11 Como as taxas de secreção do hormônio paratireoidiano (PTH) e da calcitonina respondem às mudanças no nível de cálcio no sangue de um mamífero.

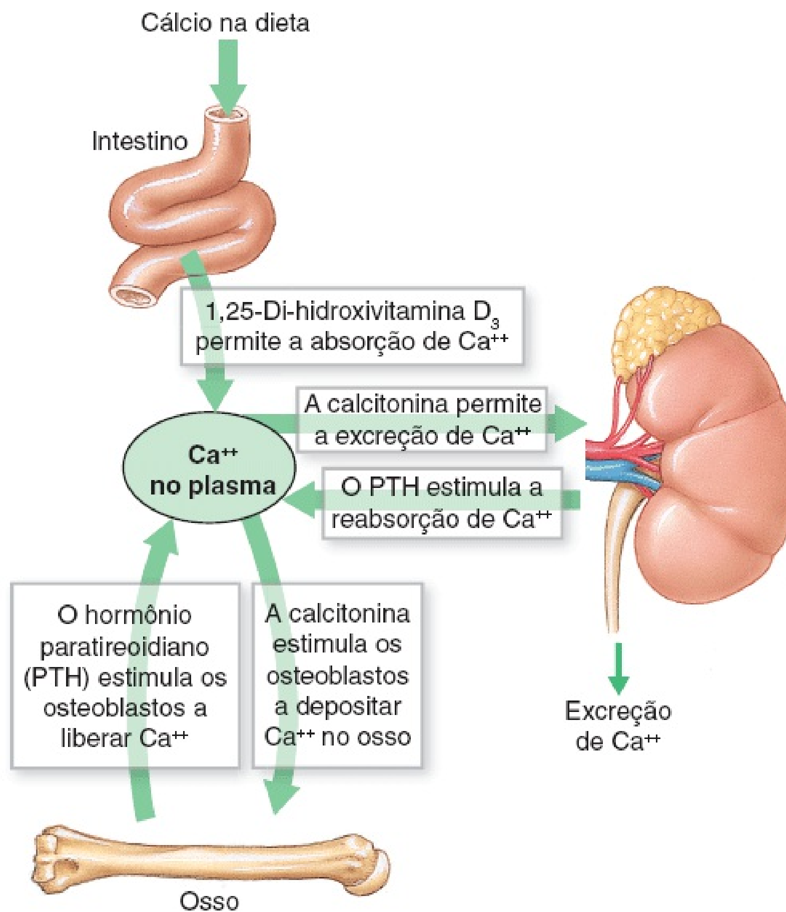


Figura 34.12 Regulação do cálcio no sangue de aves e mamíferos.

Hormônios do córtex da suprarrenal

A glândula suprarrenal dos mamíferos é uma glândula dupla composta por dois tipos não relacionados de tecido glandular: uma região externa de células adrenocorticais, ou **córtex**, e uma região interna de células especializadas, a **medula** (Figura 34.13). Nos vertebrados não mamíferos, células homólogas às adrenocorticais e medulares estão organizadas de modo muito diferente; elas podem estar misturadas ou separadas, porém nunca dispostas em um arranjo córtex-medula como nos mamíferos.

Pelo menos 30 compostos diferentes foram isolados do tecido adrenocortical, todos eles esteroides estreitamente relacionados. Apenas alguns poucos desses compostos são hormônios esteroides verdadeiros; a maioria é composta de diversos intermediários na síntese dos hormônios esteroides do **colesterol** (Figura 34.14). Os hormônios corticosteroides são comumente classificados em dois grupos, de acordo com sua função: glicocorticoides ou mineralocorticoides.

Os **glicocorticoides**, como o **cortisol** (Figura 34.14) e a **corticosterona**, influenciam o metabolismo dos alimentos, a inflamação e o estresse. Eles promovem a síntese de glicose a partir de outros compostos além do carboidrato, particularmente aminoácidos e gorduras. O efeito geral desse processo, chamado de **gliconeogênese**, é o aumento do nível de glicose no sangue, proporcionando, dessa forma, uma rápida fonte de energia para os tecidos muscular e nervoso. Os glicocorticoides também são importantes para diminuir a resposta imunológica a várias condições inflamatórias. Como diversas doenças dos humanos são inflamatórias (p. ex., alergias, hipersensibilidade e artrite reumatoide), esses corticosteroides têm importantes aplicações médicas.

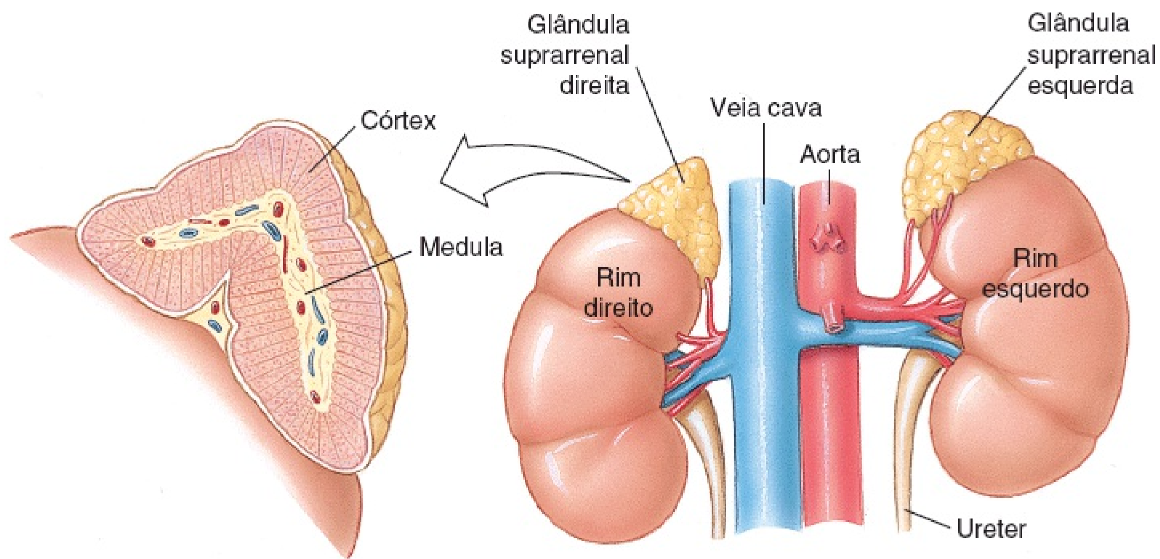


Figura 34.13 Par de glândulas suprarrenais dos humanos, mostrando a estrutura geral e a posição nos polos superiores dos rins. Os hormônios esteroides são produzidos pelo córtex. Os hormônios simpáticos, epinefrina e norepinefrina, são produzidos pela medula.

A síntese e a secreção dos glicocorticoides são controladas principalmente pelo ACTH da adeno-hipófise (ver Figura 34.6), enquanto o ACTH, por sua vez, é controlado pelo hormônio liberador de corticotrofina (CRH – *corticotropin-releasing hormone*) do hipotálamo (Quadro 34.1). Assim como no controle hipofisário da tireoide, existe uma retroalimentação negativa entre CRH, ACTH e o córtex da suprarrenal (ver Figura 34.3). Um aumento na liberação de glicocorticoides suprime a produção de CRH e ACTH; o declínio resultante nos níveis de CRH e ACTH no sangue inibe, então, a liberação adicional de glicocorticoides pelo córtex da suprarrenal. Uma sequência oposta de eventos acontece caso o nível de glicocorticoides no sangue caia: a produção de CRH e ACTH aumenta e, por sua vez, estimula a secreção dos glicocorticoides. Sabe-se que o CRH atua como mediador em estímulos estressantes através do eixo da suprarrenal.

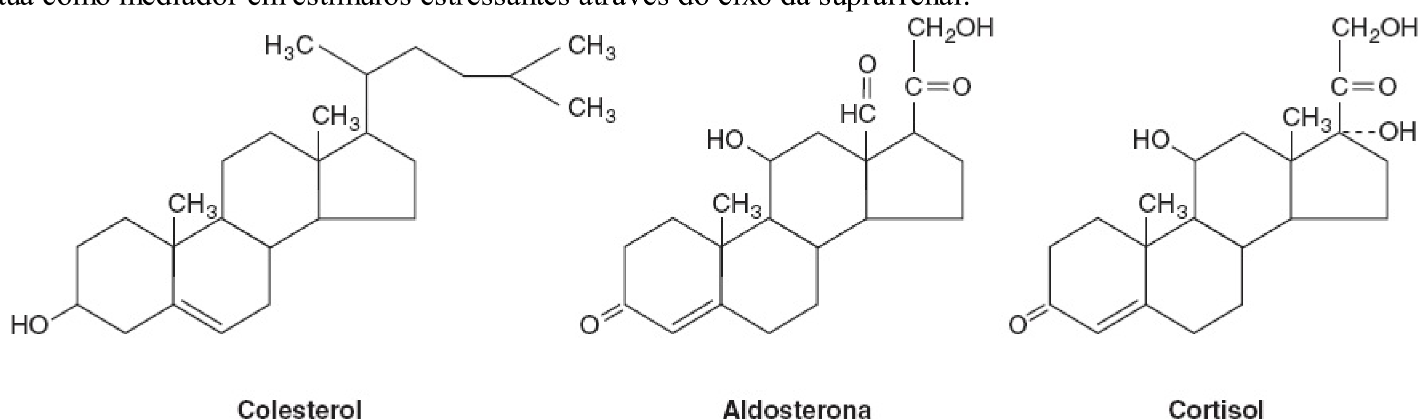


Figura 34.14 Hormônios do córtex da suprarrenal. O cortisol (um glicocorticoide) e a aldosterona (um mineralocorticoide) são dois dos vários hormônios esteroides sintetizados a partir do colesterol no córtex da suprarrenal.

Os **mineralocorticoides**, o segundo grupo de corticosteroides, são aqueles que regulam o equilíbrio salino. A **aldosterona** (Figura 34.14) é de longe o esteroide mais importante desse grupo. A aldosterona promove a reabsorção tubular de sódio e a secreção tubular de potássio pelos rins. Uma vez que o sódio normalmente tem baixo suprimento nas dietas de muitos animais e potássio em excesso, os mineralocorticoides desempenham papéis vitais na preservação do equilíbrio correto dos eletrólitos do sangue. A ação reguladora da aldosterona sobre os sais é controlada pelo sistema renina-angiotensina e pelos níveis de potássio no sangue, descritos no Capítulo 30.

Os hormônios esteroides da suprarrenal, especialmente os glicocorticoides, são notavelmente efetivos no alívio de sintomas de artrite reumatoide, alergias e várias doenças do tecido conjuntivo, da pele e do sangue. A partir do relatório, em 1948, de P. S. Hench e colegas na Clínica Mayo, de que a cortisona aliviava intensamente a dor e os efeitos deformadores da artrite avançada, os hormônios esteroides foram saudados pela mídia como "drogas maravilhosas". No entanto,

esse otimismo logo diminuiu quando ficou evidente que efeitos colaterais graves sempre acompanhavam o uso prolongado de esteroides anti-inflamatórios. A terapia com esteroides induz o córtex da suprarrenal à inatividade e pode prejudicar permanentemente a capacidade do organismo de produzir seus próprios esteroides. Toda terapia com esteroides é aplicada com cautela, porque a resposta inflamatória (ver Capítulo 35) é uma parte necessária das defesas do corpo.

O tecido adrenocortical também produz os **androgênios** (Gr. *andros*, homem, + *genesis*, origem), que, como o nome indica, são semelhantes no efeito ao hormônio sexual masculino, a testosterona. Os androgênios da suprarrenal promovem algumas mudanças no desenvolvimento, como o estirão de crescimento que ocorre logo antes da puberdade nos homens e nas mulheres. O desenvolvimento de **esteroides anabolizantes**, hormônios sintéticos semelhantes à testosterona, tem levado a um abuso generalizado dos esteroides entre os atletas.

A despeito da condenação quase universal das autoridades esportivas olímpicas, médicas e das faculdades, um programa não científico e clandestino de experimentos com esteroides anabolizantes tornou-se popular entre muitos atletas amadores e profissionais em muitos países. Esses sintéticos (e a testosterona e seus precursores) causam a hipertrofia dos músculos esqueléticos e melhoram o desempenho que dependa de força. Infelizmente, eles também têm sérios efeitos colaterais, incluindo a atrofia testicular (e infertilidade), períodos de irritabilidade, anormalidade das funções hepáticas e doenças cardiovasculares. Dados recentes sugerem que o abuso de esteroides entre os adolescentes diminuiu desde 2008. A maioria dos usuários é masculina e, em 2010, estimativas autorrelatadas de uso eram de 0,5% para estudantes de 13 a 14 anos, 1% para estudantes de 15 a 16 anos, e 1,5% para estudantes de 17 a 18 anos (http://drugabuse.gov/drugs-abuse/steroids-anabolic). O uso entre atletas profissionais está bem documentado na mídia, mesmo que esteja banido em muitos esportes.

Hormônios da medula da suprarrenal

As células medulares da suprarrenal secretam dois hormônios estruturalmente semelhantes: a **epinefrina (adrenalina)** e a **norepinefrina (noradrenalina)**. A medula da suprarrenal é derivada embriologicamente do mesmo tecido que origina os neurônios pós-ganglionares simpáticos do sistema nervoso autônomo (Capítulo 33). A norepinefrina atua como neurotransmissor nas terminações dos axônios neurais simpáticos. Portanto, funcionalmente, bem como embriologicamente, a medula da suprarrenal pode ser considerada um gânglio simpático muito grande.

Não é surpreendente, portanto, que os hormônios da medula da suprarrenal e o sistema nervoso simpático tenham os mesmos efeitos gerais no corpo. Esses efeitos se concentram nas respostas a emergências, como medo e fortes estados emocionais, fuga do perigo, luta, falta de oxigênio, perda de sangue e exposição à dor. Walter B. Cannon, famoso pelo termo homeostase (Capítulo 30), denominou essas respostas, apropriadas para a sobrevivência, de “luta ou fuga”. Estamos familiarizados com o aumento nos batimentos cardíacos, o aperto no estômago, a boca seca, o tremor muscular, o sentimento geral de ansiedade e o aumento no estado de alerta que acompanham o medo súbito ou outros estados emocionais intensos. Esses efeitos são atribuídos à maior atividade do sistema nervoso simpático e à rápida liberação de epinefrina e norepinefrina no sangue a partir da medula da suprarrenal. A ativação da medula da suprarrenal pelo sistema nervoso simpático prolonga os efeitos da ativação desse sistema.

A epinefrina e a norepinefrina têm muitos outros efeitos sobre os quais não estamos tão cientes, incluindo a constrição das arteríolas (que, juntamente com o aumento da frequência cardíaca, eleva a pressão sanguínea), a mobilização das reservas de glicogênio e de lipídios do fígado a fim de liberar glicose e ácidos graxos para o aumento da disponibilidade de energia, o aumento do consumo de oxigênio e da produção de calor, a aceleração da coagulação sanguínea e a inibição do trato gastrintestinal. Essas mudanças preparam o corpo para emergências e são ativadas em situações de estresse.

Hormônios das células das ilhotas pancreáticas

O pâncreas é tanto um órgão exócrino como endócrino (Figura 34.15). A porção exócrina produz o suco pancreático, uma mistura de enzimas digestivas e íons bicarbonato conduzida por um ducto (ou ductos) ao trato digestivo (ver Capítulo 32). Espalhadas entre a extensa porção exócrina do pâncreas estão pequenas e numerosas ilhotas de tecido, chamadas de **ilhotas de Langerhans** (Figura 34.15 e fotografia no início do Capítulo). Essa porção endócrina do pâncreas representa apenas 1 a 2% do peso total do órgão. As ilhotas não têm ductos e secretam seus hormônios diretamente nos vasos sanguíneos que se estendem por todo o pâncreas.

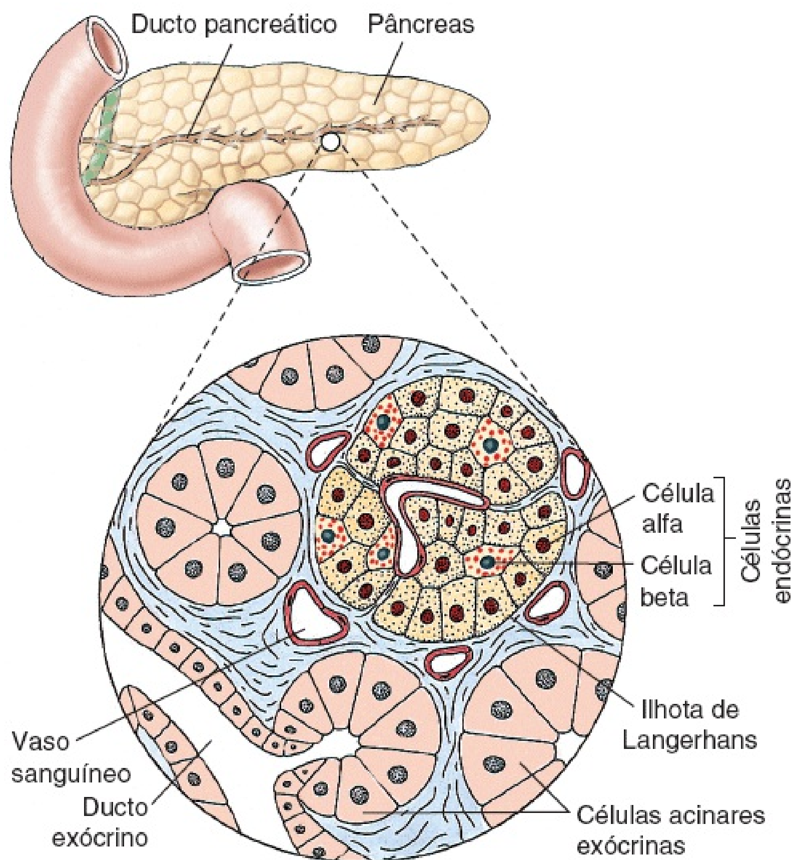


Figura 34.15 O pâncreas é composto por dois tipos de tecido glandular: células acinares exócrinas, secretoras de sucos digestivos que entram no intestino através do ducto pancreático, e ilhotas de Langerhans endócrinas. As ilhotas de Langerhans secretam os hormônios insulina, amilina, glucagon, somatostatina e polipeptídio pancreático diretamente na circulação sanguínea.

Diversos hormônios polipeptídicos são secretados por diferentes tipos de células dentro das ilhotas: a **insulina** e a **amilina** produzidas pelas **células beta**; o **glucagon** produzido pelas **células alfa**; a **somatostatina** produzida pelas **células delta**; e o **polipeptídio pancreático (PP)** produzido pelas **células gama**. A insulina e o glucagon têm ações antagonistas de grande importância no metabolismo dos carboidratos e lipídios. As refeições ricas em carboidrato estimulam a liberação de insulina e a amilina à medida que os níveis de glicose no sangue se elevam após a digestão e absorção da refeição (Capítulo 32). A insulina é essencial para que as células retirem a glicose presente no sangue, especialmente as células da musculatura esquelética. A insulina promove a entrada da glicose nas células do corpo mediante sua ação sobre uma molécula transportadora de glicose encontrada nas membranas celulares. As ações da amilina parecem intensificar as ações da insulina. Embora tenha sido demonstrada a presença de moléculas transportadoras de glicose dependentes de insulina nos neurônios do sistema nervoso central, os neurônios não precisam de insulina para absorver glicose. Essa independência da insulina é muito importante porque, ao contrário de outras células do corpo, os neurônios usam quase exclusivamente a glicose como fonte de energia. Não se sabe ao certo qual o papel exato dos transportadores de glicose dependentes de insulina no encéfalo, porém a insulina é importante na regulação central da assimilação de alimento e peso corporal. As células do resto do corpo, no entanto, necessitam da insulina para usar a glicose; sem a insulina, o nível de glicose no sangue sobe a níveis altos anormais, uma condição denominada hiperglicemia. Quando esse nível excede a capacidade máxima de transporte pelos rins (ver nota no Capítulo 30), o açúcar (a glicose) aparece na urina. A deficiência de insulina também inibe a assimilação de aminoácidos pelos músculos esqueléticos, e as gorduras e proteínas são metabolizadas para proporcionar energia nos músculos. As células do corpo entram em inanição, enquanto na urina há uma abundância da mesma substância de que o corpo necessita. A doença de deficiência de insulina, chamada de **diabetes melito tipo 1**, aflige cerca de 5% dos seres humanos em vários graus de severidade. Se for deixada sem tratamento, ela pode levar a danos graves nos rins, olhos e vasos sanguíneos, e pode diminuir muito a expectativa de vida. Os humanos também podem desenvolver uma insensibilidade à insulina ou **diabetes melito tipo 2**, com sintomas semelhantes ao diabetes melito tipo 1. Essa doença tem ocorrido com uma frequência crescente à medida que mais indivíduos ficam com sobrepeso ou obesos (ver Capítulo 32). Em 2000, a estimativa global de seres humanos com

diabetes tipo 2 era de 171 milhões, com uma projeção de aumento para 366 milhões até 2030. Aumento na quantidade de exercícios e mudança na dieta podem ajudar a diminuir os níveis de insulina e a aliviar os sintomas nesses indivíduos.

Em 1982, a insulina tornou-se o primeiro hormônio produzido por engenharia genética (tecnologia do DNA recombinante, Capítulo 5) para ser comercializado para uso humano. A insulina recombinante tem a estrutura exata da insulina humana e, dessa forma, não estimula uma resposta imunológica (ver Capítulo 35), o que frequentemente é um problema para os diabéticos que recebem insulina purificada do pâncreas suíno ou bovino.

A primeira extração de insulina em 1921 por dois canadenses, Frederick Banting e Charles Best, foi um dos mais dramáticos e importantes eventos na história da medicina. Muitos anos antes, dois cientistas alemães, J. Von Mering e O. Minkowski, descobriram que a remoção cirúrgica do pâncreas em cachorros invariavelmente causava sintomas graves de diabetes, levando à morte do animal em poucas semanas. Muitas tentativas foram feitas para isolar o fator que impedia o diabetes, mas todas falharam porque poderosas enzimas digestivas que degradam proteínas, presentes na porção exócrina do pâncreas, destruíam o hormônio durante os procedimentos de extração. Seguindo a intuição, Banting, em colaboração com Best e seu professor de fisiologia J. J. R. Macleod, amarrou os ductos pancreáticos de diversos cachorros. Isso fez com que a porção exócrina da glândula, com a enzima que destruía o hormônio, degenerasse, mas deixou os tecidos das ilhotas saudáveis pelo tempo suficiente para que Banting e Best extraíssem a insulina dessas glândulas com sucesso. Injetada em outro cachorro, a insulina reduziu imediatamente o nível de açúcar no sangue (Figura 34.16). Esse experimento abriu caminho para a extração comercial de insulina de animais de matadouro. Isso significou que milhões de pessoas com diabetes, anteriormente condenadas à invalidez ou à morte, poderiam ter esperança de uma vida mais normal.

O glucagon, outro hormônio do pâncreas, exerce diversos efeitos no metabolismo dos carboidratos e lipídios, que são opostos aos efeitos da insulina. Baixos níveis de glicose no sangue e a absorção de aminoácidos no sangue depois da digestão (Capítulo 32) estimulam a secreção de glucagon. Por exemplo, o glucagon eleva o nível de glicose no sangue (convertendo o glicogênio do fígado em glicose), enquanto a insulina diminui o nível de glicose. O glucagon e a insulina não têm os mesmos efeitos em todos os vertebrados e, em alguns, o glucagon está completamente ausente.

A somatostatina, secretada pelas células delta pancreáticas, inibe a secreção de outros hormônios pancreáticos, reduz a taxa de esvaziamento gástrico e inibe a secreção exócrina pancreática. A somatostatina também é secretada pelo hipotálamo (aqui denominada hormônio liberador-inibidor do hormônio do crescimento) e inibe a liberação do hormônio do crescimento pela adeno-hipófise (ver anteriormente).

Um hormônio pancreático recentemente descoberto, PP, é liberado após uma refeição e reduz o apetite. Até agora seu papel fisiológico no metabolismo energético é desconhecido, embora pareça diminuir as secreções da glândula exócrina pancreática e da vesícula biliar, e inibir a motilidade intestinal. Porém, quando administrado a camundongos e humanos, tem o efeito de reduzir a tomada de alimento, razão pela qual tornou-se foco de pesquisas na luta contra a obesidade.



Figura 34.16 Charles H. Best e Sir Frederick Banting em 1921, com o primeiro cachorro mantido vivo com

insulina.

Hormônio do crescimento e metabolismo

O **hormônio do crescimento (GH)** é um hormônio metabólico particularmente importante durante o crescimento e desenvolvimento dos animais jovens. Ele atua diretamente nos ossos longos, promovendo o crescimento da cartilagem e a formação dos ossos através da divisão celular e da síntese de proteínas, produzindo, dessa maneira, um aumento no comprimento e na densidade do osso. O GH também atua indiretamente no crescimento por meio da estimulação da liberação do **fator de crescimento semelhante à insulina (IGF –** ***insulin-like growth factor*****)** ou somatomedina a partir do fígado. Esse hormônio polipeptídico promove a mobilização de glicogênio das reservas hepáticas e a liberação de lipídios armazenados no tecido adiposo, necessários para os processos de crescimento. Portanto, o GH é considerado um **hormônio diabetogênico**, uma vez que a secreção excessiva leva a um aumento da glicose no sangue e pode causar a insensibilidade à insulina ou diabetes melito tipo 2. Se for produzido em excesso, o GH causa gigantismo. A deficiência desse hormônio em uma criança leva ao nanismo.

Tecido adiposo branco como um órgão endócrino

A descoberta, em 1994, do gene *ob* que codifica o hormônio **leptina** (Gr. *leptos*, magro), produzido pelo tecido adiposo branco, iniciou um período de intensas pesquisas sobre o tecido adiposo como um possível regulador da obesidade humana (Capítulo 32). Até agora, foram descritos muitos hormônios derivados do tecido adiposo com funções autócrinas, parácrinas e endócrinas.

A leptina é um importante hormônio que regula o comportamento alimentar e o equilíbrio energético a longo prazo como parte de um sistema de retroalimentação que informa o encéfalo, particularmente o hipotálamo e o tronco encefálico, da situação energética da periferia. As evidências sugerem que a leptina é mais importante durante períodos de baixa disponibilidade de alimento e energia, uma vez que reservas lipídicas reduzidas secretam menos leptina. Nesses momentos, o encéfalo responde desviando a energia disponível de processos não essenciais, como a reprodução, e estimula o aumento do comportamento de forragear e de alimentação. Os níveis de leptina no plasma sanguíneo refletem aqueles da insulina, que também proporciona um importante sinal de retroalimentação para o encéfalo com relação aos estoques do tecido adiposo.

Da longa lista dos hormônios recentemente descobertos, derivados do tecido adiposo, existem vários, além da leptina, que parecem estar envolvidos na regulação do equilíbrio energético. A **adiponectina** tende a diminuir os níveis de glicose do sangue, por meio do aumento dos efeitos da insulina sobre o fígado e sobre o músculo esquelético. Diversos estudos também sugerem que baixos níveis de adiponectina no sangue estão ligados à incidência de obesidade e de diabetes tipo 2. Além disso, altos níveis de adiponectina no sangue estão associados a um menor risco de doenças coronárias, o que é devido, em parte, à diminuição da ocorrência de depósitos de colesterol nas paredes arteriais pela adiponectina (Capítulo 31). O **fator de necrose tumoral alfa (TNF alfa –** ***tumor necrosis factor-α*****)**, bem como outras citocinas, é secretado pelo tecido adiposo (denominado adipocinas), e altos níveis estão associados à insensibilidade à insulina relacionada com a obesidade.

Músculo esquelético como um tecido endócrino

O músculo esquelético foi recentemente adicionado ao conjunto cada vez maior de tecidos que secretam hormônios. O hormônio recém-descoberto, **irisina**, é secretado quando o músculo esquelético se ativa durante o exercício. A irisina parece aumentar o gasto de energia sem que se aumente a ingestão de alimentos, além de melhorar os mecanismos de regulação da glicose. Além disso, converte o tecido adiposo branco, que armazena energia, em tecido adiposo marrom, que libera a energia em forma de calor (ver Capítulo 32). Esses efeitos têm sido observados em camundongos e humanos. Ao que parece, os benefícios da atividade física sobre o corpo podem ser mediados, em parte, pela irisina.

Resumo

Os hormônios são mensageiros químicos sintetizados por células endócrinas especiais e outras células, e transportados pelo sangue ou por outro fluido corporal até células-alvo, nas quais eles afetam a função celular, alterando processos bioquímicos específicos. A especificidade da resposta é assegurada pela presença de receptores proteicos nas células-alvo, ou dentro delas, que se ligam apenas a determinados hormônios. Os efeitos dos hormônios são vastamente amplificados nas células-alvo por meio da ação de um dos dois mecanismos básicos. Muitos hormônios, incluindo a epinefrina, o glucagon, a vasopressina e alguns hormônios da adeno-hipófise, causam a produção de um "segundo mensageiro", como o AMP cíclico, que transmite a mensagem do hormônio a partir do receptor de superfície para a maquinaria bioquímica da célula. Os hormônios esteroides e

os hormônios da tireoide operam principalmente por meio de receptores citoplasmáticos ou nucleares. Um complexo de hormônio-receptor é formado e altera a síntese de proteínas mediante estimulação ou inibição da transcrição gênica.

A maioria dos hormônios dos invertebrados é produto de células neurossecretoras, embora ocorram células endócrinas nos cnidários, nematódeos e anelídeos, assim como glândulas endócrinas nos moluscos e artrópodes. Hormônios peptídicos, neuropeptídicos, esteroides e terpenoides regulam muitos processos fisiológicos. O sistema endócrino mais bem compreendido dos invertebrados é aquele que controla a muda e a metamorfose nos insetos. Um inseto imaturo cresce passando por uma série de mudas controladas por dois hormônios: um que favorece a muda para o adulto (ecdisona) e outro que favorece a retenção das características juvenis (hormônio juvenil). A ecdisona é controlada por um hormônio neurossecretor (PTTH) do cérebro. O hormônio juvenil, a ecdisona e o PTTH desempenham um papel importante na regulação da diapausa (desenvolvimento interrompido) que pode ocorrer em qualquer estágio da metamorfose, bem como no adulto (dormência).

O sistema endócrino dos vertebrados é regido pelo hipotálamo. A liberação de todos os hormônios da adeno-hipófise é regulada primariamente pelos produtos da neurossecreção hipotalâmica, chamados hormônios liberadores (ou liberadores-inibidores). O hipotálamo também produz dois hormônios neurossecretores, que são armazenados e liberados no lobo posterior da hipófise. Nos mamíferos, esses dois hormônios são a ocitocina, que estimula a produção de leite e as contrações uterinas durante o trabalho de parto, e a vasopressina (hormônio antidiurético), que atua no rim restringindo a produção de urina, causa constrição dos vasos sanguíneos e aumenta a sede. Nos anfíbios, répteis e aves, a vasotocina substitui a vasopressina como o hormônio do equilíbrio hídrico.

O lobo anterior da hipófise produz sete hormônios bem caracterizados. Quatro deles são hormônios tróficos que regulam glândulas endócrinas subordinadas: o hormônio tireotrófico (TSH), que controla a secreção dos hormônios da tireoide; o hormônio adrenocorticotrófico (ACTH), que estimula a liberação dos hormônios esteroides pelo córtex da suprarrenal, principalmente os glicocorticoides, cortisol e corticosterona; e os hormônios foliculoestimulante (FSH) e luteinizante (LH), que atuam nos ovários e testículos. Os três hormônios de ação direta são: (1) a prolactina, que desempenha diversos papéis diferentes, incluindo a produção de leite durante a lactação; (2) o hormônio do crescimento, que governa o crescimento e o metabolismo do corpo; e (3) o hormônio estimulador dos melanócitos (MSH), que controla a dispersão de melanina nos melanócitos dos vertebrados ectotérmicos.

A glândula pineal, derivada do complexo pineal do diencéfalo, produz o hormônio melatonina. Em muitos vertebrados, a melatonina, que é liberada em resposta ao escuro, mantém os ritmos circadianos. Nas aves e mamíferos que se reproduzem sazonalmente, o nível de melatonina proporciona informação em relação ao comprimento do dia e, assim, controla indiretamente a atividade reprodutiva sazonal.

A aplicação de técnicas radioimunoquímicas ultrassensíveis revelou diversos neuropeptídios no encéfalo, muitos dos quais atuam como neurotransmissores encefálicos e como hormônios em outros locais do corpo. A definição clássica de hormônio tem sido modificada para incluir outros mensageiros químicos, como as prostaglandinas e citocinas, que se originam em outras fontes diferentes das glândulas endócrinas claramente definidas.

Muitos hormônios desempenham papéis importantes no controle das atividades metabólicas celulares. Dois hormônios tireoidianos, a tri-iodotironina (T_3) e a tiroxina (T_4), controlam o crescimento, o desenvolvimento do sistema nervoso e o metabolismo celular. O metabolismo do cálcio é regulado principalmente por três hormônios: o hormônio da paratireoide, produzido por essas glândulas; um derivado hormonal da vitamina D_3, 1,25-di-hidroxivitamina D_3; e a calcitonina, produzida pelas células C da glândula tireoide ou pelas glândulas ultimobranquiais. O hormônio da paratireoide e a 1,25-di-hidroxivitamina D_3 aumentam os níveis plasmáticos de cálcio; a calcitonina diminui esses níveis.

Os principais hormônios esteroides do córtex da suprarrenal são os glicocorticoides, que estimulam a formação de glicose de fontes não glicólicas (gliconeogênese), e os mineralocorticoides, que regulam o equilíbrio eletrolítico do sangue. A medula da suprarrenal é a fonte de epinefrina e norepinefrina, que produzem muitos efeitos, inclusive auxiliar o sistema nervoso simpático nas respostas em emergências. Elas também aumentam os substratos energéticos no sangue para o uso em situações de emergência.

O metabolismo da glicose é controlado pela ação antagonista de três hormônios pancreáticos. A insulina é necessária

para o uso da glicose do sangue pelas células; ela também aumenta o armazenamento de lipídios no tecido adiposo e a tomada de aminoácidos pelos músculos. A amilina intensifica as ações da insulina. O glucagon opõe-se à ação da insulina e da amilina. A somatostatina pancreática inibe a secreção exócrina e endócrina pancreática e inibe o esvaziamento gástrico. O polipeptídio pancreático é liberado após as refeições e reduz o apetite.

O tecido adiposo branco agora é considerado um órgão endócrino e secreta muitos peptídios. A leptina tem um efeito de retroalimentação sobre o hipotálamo para modular a tomada de alimento e o equilíbrio energético a longo prazo. A adiponectina tende a abaixar os níveis sanguíneos de glicose e diminui o risco de doenças cardiovasculares; enquanto o fator de necrose tumoral alfa parece aumentar o risco de insensibilidade à insulina relacionada com a obesidade.

Observou-se recentemente que o músculo esquelético secreta o hormônio irisina, que parece regular de maneira benéfica o metabolismo energético.

Questões de revisão

1. Resuma o primeiro experimento endócrino, de Berthold. Qual era a hipótese?
2. Dê as definições para os seguintes termos: hormônio, glândula endócrina, glândula exócrina, molécula receptora de hormônio.
3. As moléculas receptoras de hormônios são a chave para entender a especificidade da ação hormonal nas células-alvo. Descreva e faça a distinção entre os receptores localizados na superfície da célula e aqueles localizados no núcleo das células-alvo. Dê o nome de dois hormônios cujas ações sejam mediadas através de cada tipo de receptor.
4. Qual a importância dos sistemas de retroalimentação no controle da produção hormonal? Dê um exemplo de um padrão de retroalimentação hormonal.
5. Dê dois exemplos de hormônios que regulam o metabolismo nos invertebrados.
6. Explique de que modo os três hormônios envolvidos no crescimento dos insetos – ecdisona, hormônio juvenil e PTTH – interagem na muda e na metamorfose.
7. Dê o nome de sete hormônios produzidos pela adeno-hipófise. Por que quatro desses sete hormônios são denominados “hormônios tróficos”? Explique como as células neurossecretoras do hipotálamo controlam a secreção dos hormônios da adeno-hipófise.
8. Descreva a natureza química e o funcionamento de dois hormônios da neuro-hipófise – a ocitocina e a vasopressina. O que há de diferente na forma pela qual esses dois hormônios neurossecretores são secretados quando comparados com os hormônios neurossecretores liberadores e liberadores-inibidores que controlam os hormônios da adeno-hipófise?
9. Qual é a origem evolutiva da glândula pineal das aves e dos mamíferos? Explique o papel do hormônio da pineal, a melatonina, na regulação dos ritmos reprodutivos sazonais das aves e mamíferos. A melatonina tem alguma função nos seres humanos?
10. O que são as endorfinas e as encefalinas? O que são prostaglandinas?
11. Quais são algumas funções dos hormônios denominados citocinas?
12. Quais são as duas funções mais importantes dos hormônios da tireoide?
13. Explique de que forma você interpretaria o gráfico da Figura 34.11 para mostrar que o PTH e a calcitonina atuam de modo complementar para controlar o nível de cálcio no sangue.
14. Descreva as principais funções dos dois maiores grupos de esteroides adrenocorticais, os glicocorticoides e os mineralocorticoides. Até que ponto esses nomes oferecem pistas para suas funções?
15. Onde são produzidos os hormônios epinefrina e norepinefrina e qual a sua relação com o sistema nervoso simpático e com a resposta em situações de emergência?
16. Explique as ações dos dois hormônios das ilhotas de Langerhans sobre o nível de glicose do sangue. Qual é a consequência da insuficiência de insulina ou a insensibilidade a ela, como ocorre na doença diabetes melito?
17. Qual é a função do hormônio leptina? Por que sua descoberta provou ser importante na área de regulação da alimentação?
18. Por que o tecido adiposo é considerado um órgão endócrino?

    Para aprofundar seu raciocínio. Geralmente, o controle endócrino do corpo é significativamente mais lento do que os

mecanismos neurais de regulação. Considere os benefícios acarretados por tal controle lento que poderiam estar relacionados com o desenvolvimento desse sistema.

Referências selecionadas

Bostrom, P., J. Wu, M. P. Jedrychowski, A. Korde, L. Ye, J. C. Lo, K. A. Rasbach, E. A. Bostrom, J. H. Choi, J. Z. Long, S. Kajimura, M. C. Zingaretti, B. F. Vind, H. Tu, S. Cinti, K. Hojlund, S. P. Gygi, and B. S. Spiegelman. 2012. A PGC1-alpha-dependent myokine that drives brown-fat-like development of white fat and thermogenesis. Nature **481:**463–469. *Este artigo descreve a pesquisa original sobre o recém-descoberto hormônio do músculo esquelético, a irisina.*

Cornelis, J. P., Grimmelikhuijzen, and F. Hauser. 2012. Mini-review: the evolution of neuropeptide signaling. Regulatory Peptides **177:**S6–S9. *Este breve artigo analisa a evolução dos receptores acoplados à proteína G nas sinalizações endócrina e neural, desde os cnidários até os vertebrados.*

Dockray, G. J. 2004. The expanding family of –RFamide related peptides and their effects on feeding behavior. Exp. Physiol. **89:**229–235. *Esta revisão descreve uma crescente família de neuropeptídios (FaRPs) que parecem regular diversas funções endócrinas em invertebrados e vertebrados.*

Hadley, M. E., and J. E. Levine. 2007. Endocrinology, ed. 6. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Livro acadêmico sobre a endocrinologia dos vertebrados.*

Kahn, S. E., R. L. Hull, and K. M. Utzschneider. 2006. Mechanisms linking obesity to insulin resistance and type 2 diabetes. Nature **444:**840–846. *Esta revisão discute os mecanismos endócrinos que podem levar ao diabetes tipo 2 em seres humanos obesos.*

Kovacs, W. J. and S. R. Ojeda. 2011. Textbook of endocrine physiology, ed. 6. Oxford, Oxford University Press. *Excelente texto acadêmico sobre endocrinologia humana.*

Krajniak, K. G. 2005. Annelid endocrine disruptors and a survey of invertebrate FMRFamide-related peptides. Integr. Comp. Biol. **45:**88–96. *Na segunda parte desta revisão, encontra-se uma breve descrição das funções dos peptídios relacionados com a FMRFamida (FaRPs) nos invertebrados.*

LaFont, R. 2000. The endocrinology of invertebrates. Ecotoxicology **9:**41–57. *Revisão bem escrita da endocrinologia dos invertebrados em comparação à função endócrina nos vertebrados.*

Oehlmann, J., and U. Schulte-Oehlmann. 2003. Endocrine disruption in invertebrates. Pure Appl. Chem. **75:**2207–2218. *Fornece uma visão geral sobre os hormônios dos invertebrados e os efeitos dos disruptores endócrinos nos grupos de invertebrados.*

Phillips, M. L. 2009. Of owls, larks and alarm clocks. Nature **458:**142–144. *Destaca o progresso das pesquisas em determinar a influência dos ritmos circadianos em doenças humanas.*

Ronti, T., G. Lupattelli, and E. Mannarino. 2006. The endocrine function of adipose tissue: an update. Clin. Endocrinol. **64:**355–365. *Discute as evidências do tecido adiposo branco como um órgão endócrino.*

Rosen, E. D., and B. M. Spiegelman. 2006. Nature **444:**847–853. *Discute a biologia do tecido adiposo branco e o seu papel na regulação endócrina do equilíbrio energético.*

Tarrant, A. M. 2005. Endocrine-like signaling in cnidarians: current understanding and implications for ecophysiology. Integr. Comp. Biol. **45:**201–214. *Revisa a função endócrina nos cnidários em comparação à endocrinologia dos outros invertebrados e vertebrados.*

Van Gaal, L. F., I. L. Mertens, and C. E. De Block. 2006. Mechanisms linking obesity with cardiovascular disease. Nature **444:**875–880. *Apresenta um excelente resumo dos mecanismos pelos quais a obesidade pode levar a um risco elevado de doença cardiovascular.*

Woods, S. C., P. A. Rushing, and R. J. Seeley. 2001. Neuropeptides and the control of energy homeostasis. Nutrition and Brain **5:**93–115. *Uma clara discussão sobre regulação da ingestão alimentar e controle do peso corporal, considerando as atuais hipóteses sobre a leptina.*

CAPÍTULO 35

Imunidade



Um leucócito (*em laranja*) está englobando células de *Bacillus* (*em azul*, em forma de bastonete) aderidas a ele. Posteriormente, ele utilizará enzimas para digerir as bactérias. O processo inteiro é denominado fagocitose.

A linguagem das células na imunidade

As células do sistema imunológico comunicam-se entre si através de mecanismos semelhantes àqueles utilizados por um hormônio peptídico (ver Capítulo 34). As células-alvo têm receptores na sua membrana plasmática que se ligam especificamente às moléculas sinalizadoras e apenas a elas. A ligação de uma molécula sinalizadora causa modificações na molécula receptora (ou na proteína de membrana associada), e isso inicia uma cascata de ativações envolvendo proteinoquinases e fosforilases (enzimas que transferem grupos fosfato). Os fatores de transcrição são mobilizados e, no núcleo, iniciam a transcrição de genes anteriormente inativos, levando à síntese de proteínas necessárias para uma resposta imunológica (ver Capítulo 5).

As moléculas sinalizadoras do sistema imunológico incluem as *citocinas*. As citocinas e seus receptores executam um balé intricado e elaborado de ativação e regulação, fazendo algumas células proliferarem, suprimindo a proliferação de outras e estimulando a secreção de citocinas adicionais ou outras moléculas de defesa. A sinalização precisa entre as células e a execução exata de seus deveres é essencial para a manutenção da saúde e defesa contra vírus, bactérias e parasitas invasores, e para a prevenção de uma divisão celular descontrolada, como no câncer. O estabelecimento bem-sucedido de invasores em nosso corpo depende da capacidade destes de evitar ou corromper nosso sistema imunológico, e uma resposta inadequada das

células imunológicas pode ela mesma produzir doença. Nós aprendemos a manipular a resposta imunológica, de forma que podemos transplantar órgãos entre indivíduos; porém, uma falha progressiva na comunicação entre as células imunológicas causa doenças graves, como a AIDS.

O sistema imunológico está distribuído por todo o corpo de um animal e é crucial para a sobrevivência, como qualquer outro sistema corporal. Todos os ambientes de qualquer animal estão repletos de parasitas e potenciais parasitas: platelmintos, nematódeos, artrópodes, eucariotas unicelulares, bactérias e vírus. Se um parasita infectar um animal, o **hospedeiro**, a gravidade resultante da doença depende, em grande parte, do sistema de defesa do hospedeiro.

SUSCETIBILIDADE E RESISTÊNCIA

Um hospedeiro é **suscetível** a um parasita se ele não conseguir eliminá-lo antes de este se estabelecer. O hospedeiro é **resistente** se o seu estado fisiológico evita o estabelecimento e a sobrevivência do parasita. Do ponto de vista do parasita, os termos correspondentes seriam **contagioso** e **não contagioso**.

Esses termos denotam apenas o sucesso ou fracasso da infecção, não os mecanismos subjacentes. Os mecanismos que aumentam a resistência (e, correspondentemente, reduzem a suscetibilidade e a infectividade) podem envolver tanto atributos de um hospedeiro não relacionados com os mecanismos de defesa ativa quanto mecanismos específicos de defesa estabelecidos pelo hospedeiro em resposta a um intruso invasor. É importante lembrar que esses termos são relativos, não absolutos; um organismo pode ser mais ou menos resistente do que outro, por exemplo, e sua resistência pode variar dependendo da idade, estado de saúde e exposição ao ambiente.

O termo **imunidade** é frequentemente utilizado como sinônimo para resistência. Uma afirmação mais precisa é que *um animal demonstra imunidade se ele tem células ou tecidos capazes de reconhecer e protegê-lo contra invasores externos*. A maioria dos animais demonstra algum grau de **imunidade inata**, uma defesa que não depende da exposição prévia ao invasor. Além de apresentarem uma imunidade inata, os vertebrados desenvolveram uma **imunidade adquirida**, que é específica a determinado material invasor, requer tempo para seu desenvolvimento e ocorre mais rápida e vigorosamente em uma exposição subsequente.

Com frequência, a resistência conferida por mecanismos imunológicos não é completa. Em alguns casos, o hospedeiro pode se recuperar clinicamente e tornar-se resistente a um agressor específico, mas alguns parasitas podem permanecer e reproduzir-se vagarosamente, como na toxoplasmose, na doença de Chagas e na malária (ver Capítulo 11). Essa condição é denominada **premunição**.

MECANISMOS INATOS DE DEFESA

Os mecanismos inatos de defesa enquadram-se em diversas categorias: (1) barreiras físicas e defesas químicas, (2) defesas celulares, como a fagocitose, e (3) resposta inflamatória. Discutiremos cada uma dessas categorias. As respostas dos invertebrados são consideradas numa seção separada, pois evidências atuais sugerem que alguns grupos de invertebrados têm aspectos tanto de respostas inatas quanto de respostas imunológicas adquiridas.

Barreiras físicas e defesas químicas

A superfície inquebrável da maioria dos animais proporciona uma barreira para os organismos invasores. Ela pode ser rígida e queratinizada, como em muitos vertebrados terrestres, ou esclerotizada, como nos artrópodes (ver Figura 29.1, no Capítulo 29). As superfícies externas moles normalmente são protegidas por uma camada de muco, que lubrifica a superfície e ajuda a expelir partículas aderidas a ela.

Uma diversidade de substâncias antimicrobianas ocorre nas secreções dos animais. Nos insetos, patógenos, como os ovos de vespas parasitas, induzem a liberação de substâncias químicas que formam melanina para encapsular os ovos. As defesas químicas presentes em muitos vertebrados incluem um baixo pH no estômago e na vagina e enzimas hidrolíticas nas secreções do trato alimentar. Membranas mucosas que revestem os tratos digestivo e respiratório dos vertebrados produzem muco que contém substâncias parasiticidas, como a **IgA** e a **lisozima**. O IgA é uma classe de anticorpo (ver adiante) que pode atravessar as barreiras celulares facilmente e é um agente importante de proteção no muco do epitélio intestinal. Ele é secretado na superfície das células que revestem o canal alimentar em resposta à invasão de bactérias específicas. Assim, faz parte da resposta imunológica adquirida de um animal (adiante). A IgA também está presente na saliva e no suor. A lisozima é uma enzima que ataca a parede celular de muitas bactérias.

Várias células, incluindo aquelas envolvidas na resposta imunológica adquirida, liberam compostos protetores. Uma família de glicoproteínas de baixo peso molecular, as **interferonas**, é liberada por diversas células eucarióticas em resposta à invasão de parasitas intracelulares (incluindo vírus) e outros estímulos. O **fator de necrose tumoral** (**TNF** – *tumor necrosis factor*) é um membro da família de moléculas proteicas sinalizadoras chamadas de **citocinas** (ver Quadro 35.3) e é produzido, principalmente, pelas células denominadas **macrófagos**, alguns **linfócitos T** (ver adiante) e tecido adiposo branco (Capítulo 34). O TNF é um importante mediador da inflamação (adiante) e, em concentrações suficientes, causa **febre**. Nos mamíferos, a febre é um dos sintomas mais comuns de infecção. O papel protetor da febre, caso exista, permanece obscuro, mas a alta temperatura do corpo pode desestabilizar certos vírus e bactérias.

O intestino da maioria dos animais aloja uma população de bactérias que parece não ser atacada pelas defesas do hospedeiro, nem desencadeia qualquer resposta de defesa protetora, embora inibam o estabelecimento de micróbios patogênicos. Dados recentes sugerem que essas bactérias são contidas dentro no intestino por secreções de citocina das células linfoides inatas (adiante).

As substâncias no leite humano normal podem matar parasitas intestinais como a *Giardia lamblia* e a *Entamoeba histolytica* (ver Capítulo 11), e essas substâncias podem ser importantes para proteger os bebês contra essas e outras infecções. Os elementos antimicrobianos no leite do peito humano incluem a lisozima, as defensinas (ver item *Defesas celulares | Fagocitose*), a IgA, a IgG (outra classe de anticorpo), as interferonas e os leucócitos (glóbulos brancos, ver também no Capítulo 31).

Algumas espécies de mamíferos são suscetíveis a infecções por parasitas como o *Schistosoma mansoni* (ver Capítulo 14), e outras são parcial ou completamente resistentes. Os macrófagos (ver adiante) das espécies mais resistentes (ratos, porquinhos-da-índia, coelhos) matam as fases jovens do esquistossomo, mas os macrófagos das espécies suscetíveis, não.

O **complemento** é uma série de proteínas ativadas em sequência como uma resposta do hospedeiro a organismos invasores. A ativação do complemento pela **via clássica** (assim chamada apenas porque foi descoberta primeiro) depende de o anticorpo ligar-se à superfície do organismo invasor e, assim, é um mecanismo efetor na resposta imunológica adquirida (adiante). O complemento ativado pela **via alternativa** é uma defesa inata importante contra a invasão por bactérias e alguns fungos. A ativação dessa via ocorre por meio da interação entre as proteínas complementares, produzidas no início da sequência em cascata com os polissacarídios do revestimento externo do microrganismo. Ambas as vias baseiam-se na ativação do terceiro componente na cascata complementar (C3), e, desse ponto em diante, ambas as vias são iguais. O C3 ativo inicia a cascata que resulta, em última instância, na lise (dissolução) da célula invasora. As próprias células do hospedeiro não são dissolvidas porque as proteínas reguladoras rapidamente desativam o primeiro componente ativo do complemento quando ele se liga às células do hospedeiro, mas não às células estranhas. O componente C3 ativo também se liga às células-alvo invasoras, marcando-as, efetivamente, para **fagocitose** (ver Capítulo 3). O processo de marcar patógenos para uma subsequente fagocitose é denominado **opsonização**; as moléculas marcadas são chamadas de **opsoninas**. Finalmente, o C3 ativo atrai os linfócitos para o local da infecção e intensifica a inflamação (adiante). As proteínas semelhantes aos complementos, denominadas Teps (*thioester-containing proteins*) foram descobertas em insetos e parecem funcionar de modo semelhante à via alternativa do sistema complementar.

Os insetos tendem a ser resistentes à infecção por muitos patógenos microbianos. Na década de 1980, experimentos mostraram que a inoculação de larvas de mariposa com bactérias causava a liberação de uma barreira de agentes antimicrobianos que matavam as bactérias, mesmo sem uma exposição prévia a esses invasores. Desde então, centenas de **peptídios antimicrobianos** foram descritos de um amplo espectro de animais, invertebrados e vertebrados. Eles são especialmente importantes nas superfícies onde o organismo se encontra com o ambiente, como a pele ou as membranas mucosas. Por exemplo, as glândulas epiteliais na pele das rãs secretam altas concentrações de peptídios antimicrobianos em locais de irritação ou machucados. Os peptídios antimicrobianos não têm uma alta especificidade como a resposta imunológica adquirida dos vertebrados, mas, em vez disso, cada peptídio é eficaz contra uma categoria diferente de micróbios, por exemplo, as bactérias gram-positivas (bactérias que são coradas por "corante Gram"), bactérias gram-negativas e fungos. A liberação dos peptídios é imediata ao contato com o organismo entranho e não está sujeita a uma experiência prévia de imunização com o micróbio. Os antibióticos convencionais normalmente funcionam bloqueando uma

proteína crítica no micróbio invasor, porém esses peptídios interferem na sinalização interna do micróbio ou perfuram sua superfície com buracos.

Os peptídios antimicrobianos foram chamados de **defensinas**. Eles não causam danos às células do organismo do qual se originam. As defensinas são secretadas por macrófagos, neutrófilos, eosinófilos (ver Quadro 35.2), bem como por células próximas ao revestimento dos tratos intestinal, respiratório e urogenital, em resposta à estimulação causada por moléculas presentes na superfície dos micróbios ou, em alguns casos, a seus produtos metabólicos. Essas moléculas existem em uma gama de micróbios, mas não nas células dos hospedeiros. As defensinas podem ser quimiotóxicas para os neutrófilos, ou podem intensificar a resposta inflamatória, ou a resposta imunológica adquirida (adiante). Diversos neuropeptídios (Capítulo 34) e citocinas (ver Quadro 35.3) demonstram atividade antimicrobiana.

A liberação dos peptídios começa quando os receptores na superfície da célula reconhecem uma molécula microbiana. Muitos desses receptores são proteínas **Toll** ou receptores **tipo Toll** (**TLR** – *Toll-like receptors*), assim chamados porque ocorrem em uma membrana celular onde recebem sinais do exterior. Pelo menos nove TLR foram descritos em seres humanos, cada um dos quais reconhece um padrão específico de moléculas de uma classe de micróbios. A ativação de um TLR específico sinaliza o núcleo para sintetizar um peptídio contra o micróbio específico. Novas descobertas incluem uma lista crescente de não TLR que também funcionam como sistemas imunológicos receptores inatos.

Defesas celulares | Fagocitose

Para se defenderem contra um invasor, as células de um animal devem reconhecer quando uma substância não lhe pertence; elas devem reconhecer *invasores*. A **fagocitose** ilustra o processo do reconhecimento de invasores e também serve como um processo para remover as células senescentes e resíduos celulares do hospedeiro. A fagocitose ocorre em quase todos os animais e é um mecanismo de alimentação em muitos eucariotas unicelulares (Capítulo 11). Uma célula que tem essa habilidade é um **fagócito**. Os fagócitos engolfam ou englobam uma partícula em uma invaginação da sua membrana celular (ver Figura 3.20, no Capítulo 3). A invaginação é destacada e a partícula fica presa dentro de um vacúolo intracelular. Outras vesículas citoplasmáticas chamadas de **lisossomos** (ver Capítulo 3) unem-se ao vacúolo que contém a partícula e fornecem enzimas digestivas para destruí-la. Os lisossomos de muitos fagócitos também contêm enzimas que catalisam a produção de **espécies reativas de oxigênio** (**ROI** – *reactive oxygen intermediates*) e **de nitrogênio** (**RNI** – *reactive nitrogen intermediates*) citotóxicos. Os ROI incluem o radial superóxido (O_2^-), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o oxigênio *singlet* ($^1O_2$) e o radical hidroxila (OH•). Os RNI incluem o óxido nítrico (NO) e suas formas oxidadas, nitrito (NO_2^-) e nitrato (NO_3^-). Todos esses intermediários são potencialmente tóxicos a microrganismos invasores e parasitas.

Fagócitos e outras células de defesa

Muitos invertebrados têm células especializadas que atuam como policiais itinerantes no interior do corpo, englobando ou encapsulando substâncias estranhas (ver Quadro 35.1) e agindo no reparo de ferimentos. Elas são chamadas, de maneira geral, de amebócitos, hemócitos ou celomócitos em diferentes animais. Se a partícula estranha é pequena, ela é engolfada por fagocitose; porém, se for maior do que 10 μm, ela normalmente é encapsulada. Os artrópodes podem encapsular um objeto estranho por deposição de melanina ao seu redor, proveniente das células da cápsula ou pela precipitação da hemolinfa (sangue).

Nos vertebrados, diversas categorias de células executam fagocitose (Quadro 35.2). Os **monócitos** surgem de células-tronco da medula óssea (Figura 35.1) e originam os **macrófagos**. Essas células são membros do **sistema fagocitário mononuclear** (anteriormente chamado de **sistema reticuloendotelial**), que são células fagocitárias da família dos macrófagos distribuídas por todo o corpo. O sistema fagocitário mononuclear inclui os macrófagos presentes no tecido conjuntivo, nos nódulos linfáticos, no baço e nos pulmões; as **células de Kupffer** presentes nos sinusoides do fígado; os **osteoclastos** do osso; as **células de Langerhans (células dendríticas)** da pele; e as **células da micróglia** no sistema nervoso central. Os macrófagos também desempenham um papel importante na resposta imunológica adquirida dos vertebrados (ver adiante) porque, além da fagocitose, eles são **células apresentadoras de antígeno** (**APC** – *antigen-presenting cells*). As APC são células que ativam as respostas imunológicas adquiridas e incluem os macrófagos, as células de Kupffer, as células de Langerhans, as células da micróglia e os linfócitos B (adiante).

Quadro 35.1 Alguns leucócitos de invertebrados e suas funções.

Grupo	Tipos de células e funções	Fagocitose	Encapsulação	Rejeição de heterotransplante	Rejeição de xenotransplante
Esponjas	Arqueócitos (células móveis que se diferenciam em outros tipos de células e que podem atuar como fagócitos)	+	+	+*	+*
Cnidários	Amebócitos; “linfócitos”	+		+	+
Nemertinos	Leucócitos agranulares; células granulares semelhantes a macrófagos	+		−	±
Anelídeos	Amebócitos basofílicos (acumulam-se como “corpos marrons”), granulócitos acidófilos	+	+	+	+
Sipúnculos	Diversos tipos	+	+	±	+
Insetos	Diversos tipos, dependendo da família; por exemplo, plasmócitos, granulócitos, células	+	+	−	±

	esferoides, coagulócitos (coagulação sanguínea)				
Crustáceos	Fagócitos granulares, células refratárias que se rompem e liberam o conteúdo	+	+	−	+
Moluscos	Amebócitos	+	+	−	+
Equinodermos	Amebócitos, células esferoides, células pigmentares, células vibráteis (coagulação sanguínea)	+	+	+	+
Tunicados	Muitos tipos, incluindo fagócitos; “linfócitos”	+	+	+	+

Dados de Lackie, A.M. 1980. Parasitology **80**:393–412 (ver o artigo de Lackie para referências).

*Reações ao transplante ocorrem, mas o grau de envolvimento dos leucócitos é desconhecido.

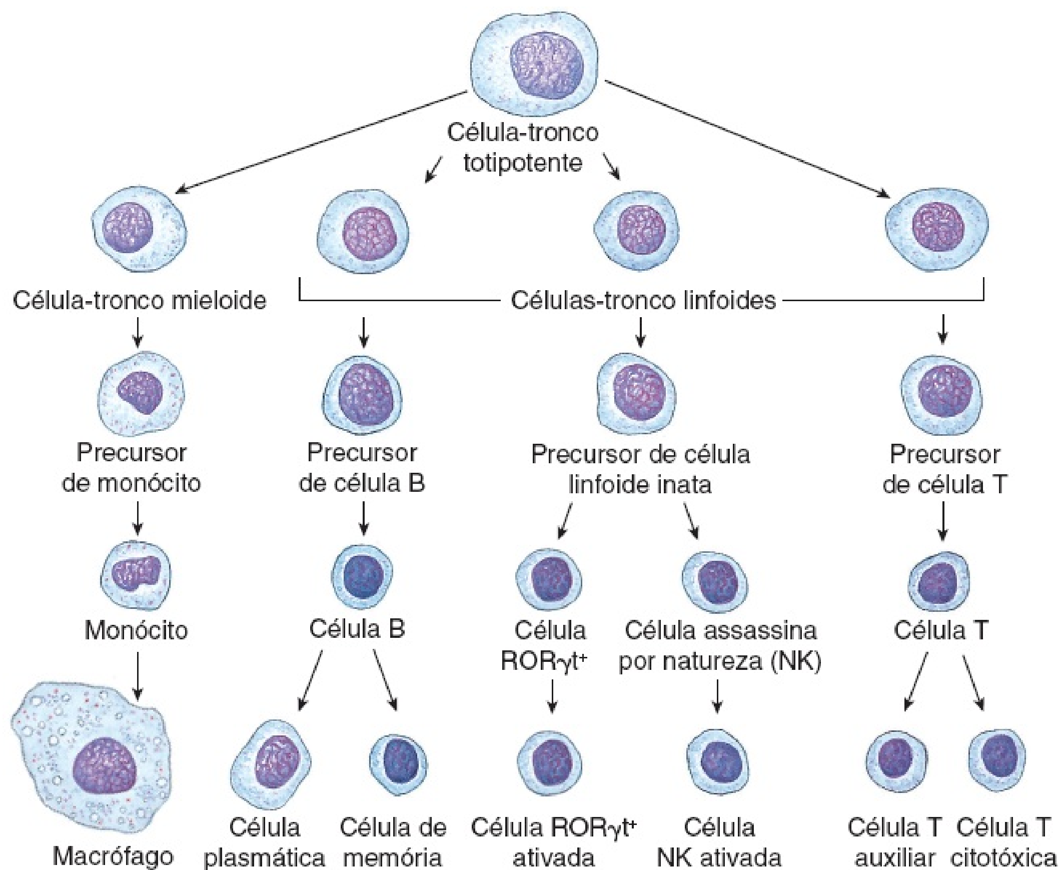


Figura 35.1 A linhagem de algumas células ativas na resposta imunológica. Essas células, bem como os glóbulos vermelhos e outros glóbulos brancos, são derivadas de células-tronco totipotentes presentes na medula óssea. As células B amadurecem na medula óssea e são liberadas no sangue ou na linfa. Os precursores das células T completam seu desenvolvimento na glândula timo. Os precursores dos macrófagos circulam no sangue como monócitos.

Alguns **leucócitos polimorfonucleares** (**PMN** – *polymorphonuclear leukocytes*), um nome que denota a forma altamente variável de seus núcleos (ver Figuras 31.3 e 35.3), são fagócitos que circulam no sangue (Quadro 35.2). **Granulócitos** é outro nome dado a esses leucócitos, aludindo aos numerosos pequenos grânulos visíveis em seu citoplasma. Os granulócitos são subdivididos em **neutrófilos, eosinófilos** e **basófilos**; estes dois últimos são assim chamados de acordo com as propriedades de coloração de seus grânulos. Os neutrófilos são os mais abundantes (60 a 70% do total de leucócitos) e proporcionam a primeira linha de defesa fagocitária em uma infecção. Seus lisossomos catalisam a produção de ROI que são tóxicos aos organismos invasores. No sangue normal, os eosinófilos correspondem a cerca de 2 a 5% do total de leucócitos, e os basófilos são os menos numerosos, com cerca de 0,5%. Os eosinófilos destroem ativamente os parasitas invasores liberando seus grânulos no local da infecção. Eles também limitam a resposta inflamatória (ver seção *Inflamação*). Os basófilos liberam seus grânulos durante uma resposta inflamatória.

Quadro 35.2 **Células do sistema imunológico dos vertebrados.**

Células imunológicas inatas	Funções
Sistema fagocitário mononuclear:	
Macrófagos	Os monócitos são células precursoras; fagocitam substâncias ou bactérias estranhas, células apresentadoras de antígenos (APC) no tecido conjuntivo; secretam citocinas
Células de Kupffer	Fagocitam substâncias ou bactérias estranhas, APC no fígado; secretam citocinas

Células da micróglia	Fagocitam substâncias ou bactérias estranhas, APC no sistema nervoso central; secretam citocinas
Células de Langerhans (células dendríticas)	Fagocitam substâncias ou bactérias estranhas, APC na pele; secretam citocinas
Leucócitos polimorfonucleares (PMN) ou granulócitos:	
Neutrófilos	Fagocitam substâncias ou bactérias estranhas
Eosinófilos	Defendem contra vermes parasitas e limitam a resposta inflamatória
Basófilos	Participam na resposta inflamatória e nas reações alérgicas
Mastócitos	Participam na resposta inflamatória e nas reações alérgicas
Células assassinas por natureza (NK)	Células linfoides inatas (ILC) que se tornam células assassinas ativadas por linfocina (LAK) e matam células infectadas por vírus e tumores causando sua lise; secretam citocinas
ILC RORγt^{+}	ILC presentes no intestino que limitam as bactérias comensais e estimulam peptídios antimicrobianos quando patógenos invadem o intestino
Células imunológicas adquiridas	
Linfócitos T (células T):	Atuam na imunidade humoral e mediada por células
Linfócitos T auxiliares:	
Células T_H1	Atuam na imunidade mediada por células e ativam linfócitos T citotóxicos (CTL); secretam citocinas
Células T_H2	Atuam na imunidade humoral e ativam linfócitos B para dividirem-se e produzir plasmócitos que secretam anticorpos específicos; secretam citocinas
Linfócitos T citotóxicos (CTL)	Matam células na imunidade mediada por células; atacam e destroem células-alvo que expressam certos antígenos
Linfócitos T supressores	Acabam inibindo a resposta imunológica por inibição da atividade das células T e B
Linfócitos T de memória	Proporcionam memória de antígenos para ativação durante respostas imunológicas futuras

Linfócitos B (células B):	Atuam na imunidade humoral; células apresentadoras de antígenos
Linfócito B sensibilizado	Têm antígenos para células T_H2, as quais ativam linfócitos B sensibilizados
Linfócito B ativado	Crescem e diferenciam-se em plasmócitos e linfócitos B de memória
Plasmócito	Secretam anticorpos específicos a um antígeno em particular
Linfócitos B de memória	Linfócitos B de vida longa com anticorpos específicos de um antígeno em particular na sua superfície, que podem multiplicar-se rapidamente produzindo plasmócitos se os antígenos invadem novamente

Diversos outros tipos de células, incluindo os basófilos e eosinófilos, não são importantes como fagócitos, mas são componentes celulares importantes do sistema de defesa. Os **mastócitos** são células parecidas com basófilos encontradas na derme e outros tecidos conjuntivos (ver Capítulo 9) e, assim como os basófilos, liberam seus grânulos (desgranulação) durante a inflamação (ver seção *Inflamação*). Os **linfócitos** (Figura 35.1), incluindo os **linfócitos T (células T)** e os **linfócitos B (células B)**, são cruciais na resposta imunológica adquirida dos vertebrados (ver Quadro 35.2). As **células assassinas por natureza** (NK, do inglês *natural killer*) são células semelhantes a linfócitos que pertencem a uma classe de células imunológicas chamadas células linfoides inatas (ILC). As células NK podem matar células infestadas por vírus ou células tumorais mesmo sem anticorpos. Elas liberam interferonas (ver Quadro 35.3), citocinas que ativam outras células de defesa, bem como substâncias que provocam a lise da célula-alvo. Outra ILC, chamada **ILC RORγt$^+$**, ocorre no lúmen intestinal, na superfície epitelial ou no tecido linfático subjacente do intestino. Essas células secretam a citocina denominada **interleucina-22 (IL-22)** (ver Quadro 35.3), que mantém as bactérias comensais dentro do intestino e estimula a produção de peptídios antimicrobianos em resposta à invasão de patogênicos intestinais.

Inflamação

A inflamação é um processo vital na resposta imunológica inata envolvida na mobilização das defesas do corpo contra um organismo invasor ou outro dano tecidual e no reparo dos danos decorrentes. O curso dos eventos no processo inflamatório é influenciado, em grande parte, pela exposição prévia do corpo ao invasor e pela duração da presença do invasor ou sua persistência no corpo. Os processos inatos pelos quais um invasor é realmente destruído, no entanto, não são eles mesmos específicos, mas geralmente levam à ativação da resposta imunológica adquirida (ver adiante).

Durante uma resposta inflamatória, há uma fase inicial na qual o tecido danificado libera substâncias químicas, como a histamina, que causa a dilatação dos capilares sanguíneos e o aumento da permeabilidade, permitindo que os leucócitos desloquem-se dos capilares para chegar até a região danificada. O plasma sanguíneo também flui para a região, e a área incha (e torna-se vermelha), ajudando a isolar a região e potenciais invasores estranhos. As bradicininas também são liberadas pelas células danificadas, e isso causa a sensação de dor. Os leucócitos são atraídos até a região por substâncias quimiotáticas secretadas pelas células danificadas, basófilos desgranulados e mastócitos. Os mastócitos e os basófilos têm receptores para as porções Fc dos anticorpos IgE (ver adiante). Uma explicação mais clássica para sua ativação envolve os linfócitos B, os quais, na primeira exposição ao antígeno, normalmente uma substância estranha específica (ver adiante), liberam IgEs específicos dos linfócitos B ativados (**células plasmáticas**, ver adiante). Esses IgEs ligam-se aos receptores Fc dos mastócitos e basófilos, e as células tornam-se sensibilizadas. Se ocorrer uma exposição subsequente ao antígeno específico, então esse antígeno liga-se ao complexo do receptor Fc-IgE na membrana do mastócito ou basófilo e estimula a desgranulação das células. Evidências mais recentes sugerem que os mastócitos (e os basófilos, em menor grau, devido ao seu número reduzido) são ativados por uma grande quantidade de substâncias químicas imunológicas. Eles expressam receptores para diversas citocinas (ver mais adiante), proteínas complemento (ver anteriormente), superóxidos, neuropeptídios (ver Capítulo 34), proteínas Toll (ver anteriormente) e linfócitos T. Portanto, os mastócitos parecem estar envolvidos tanto nas respostas

imunológicas inatas quanto nas adquiridas. Uma vez que a desgranulação ocorreu, há uma rápida liberação de diversos mediadores, um dos quais é a histamina, que dilata ainda mais os capilares locais e aumenta a permeabilidade vascular. Outros mediadores incluem o fator quimiotático neutrófilo, o fator quimiotático eosinófilo e vários mediadores de ação mais lenta que tanto podem aumentar os efeitos da histamina ou começar a limitar a resposta inflamatória. A primeira linha de defesa fagocitária são os neutrófilos, que podem permanecer ativos por vários dias. Depois, os macrófagos, tanto aqueles já presentes no tecido quanto os monócitos recém-diferenciados, começam a fagocitose e a apresentação de antígenos para os linfócitos que foram atraídos para a região. A resposta inflamatória local aumenta a presença de moléculas de adesão para leucócitos na superfície das células endoteliais dos capilares (ver Capítulo 31), de modo que os leucócitos em circulação aderem-se a essas células e saem do sangue passando entre as células endoteliais para o interior da região danificada/infectada do tecido. Uma vez que os macrófagos comecem a fagocitar as substâncias estranhas, eles expressam uma parte do antígeno digerido (denominada epítopo) na sua superfície, que "apresentam" para os linfócitos T – daí o termo **células apresentadoras de antígeno** (**APC** – *antigen presenting cells*). Portanto, inicia-se uma resposta imunológica adquirida (ver item *Resposta imunológica adquirida em vertebrados*), ou seja, uma resposta celular secundária que ocorre cerca de 24 a 72 h depois da reação imediata não específica.

Um certo grau de morte celular (**necrose**) sempre ocorre na inflamação, mas a necrose pode não ser proeminente caso a inflamação seja pequena. Quando o resíduo necrótico fica confinado a uma área localizada, o pus (leucócitos e fluido tecidual utilizados) pode causar um aumento na pressão hidrostática, formando um **abscesso**. Uma área de inflamação que se abre na pele ou em uma superfície mucosa é uma **úlcera**.

Uma hipersensibilidade imediata pode ocorrer quando os mastócitos e os basófilos tornam-se sensibilizados a substâncias estranhas, como pólen ou veneno de abelha, e sua resposta é exagerada. Nos humanos, esta é a base das **alergias** e da **asma**, condições bastante indesejáveis, levando-nos a imaginar por que elas evoluíram. Alguns cientistas propõem que a resposta alérgica evoluiu, originalmente, para ajudar o corpo a defender-se contra parasitas porque apenas os alergênicos e os antígenos parasitos estimulam a produção de grandes quantidades de IgE. Evitar ou reduzir os efeitos de um parasita teria conferido uma vantagem seletiva na evolução humana. A hipótese é que, na ausência de grandes desafios parasitários, o sistema imunológico fica livre para reagir contra outras substâncias, como o pólen de certas *Ambrosia*. As pessoas que hoje vivem onde os parasitas ainda são abundantes são menos perturbadas por alergias do que aquelas que vivem em áreas relativamente livres de parasitas. Se a hipersensibilidade imediata ocorrer de maneira mais ampla pelo corpo, ela é chamada de **anafilaxia**, podendo ser fatal se não for tratada rapidamente.

IMUNIDADE NOS INVERTEBRADOS

Um dos principais testes da capacidade dos tecidos dos invertebrados em reconhecer um corpo estranho e, por inferência, reconhecer patógenos potenciais, é pelo enxerto de um pedaço de tecido de outro indivíduo da mesma espécie **(heterotransplante)** ou de uma espécie diferente **(xenotransplante)** para um receptor. Se o enxerto crescer no local sem resposta do receptor, o tecido receptor estará considerando o enxerto como material próprio; porém, se ocorrer resposta celular e rejeição do enxerto, o receptor estará exibindo reconhecimento imunológico. A maioria dos invertebrados, mesmo simples esponjas (Capítulo 12), testados dessa maneira, rejeitam os xenotransplantes, e quase todos podem rejeitar heterotransplantes em algum grau (Quadro 35.1). É interessante notar que os nemertinos e moluscos aparentemente não rejeitam heterotransplantes. Mesmo alguns animais com organização do corpo bem simples, como os Porifera e Cnidaria, podem rejeitar heterotransplantes; essa resposta pode ser uma adaptação para evitar a perda da integridade da esponja individual ou de uma colônia sob condições de superpopulação com o consequente risco de outro indivíduo crescer por cima ou de ocorrer fusão entre eles. É interessante que esponjas, cnidários, anelídeos e insetos (p. ex., as baratas-americanas *Periplaneta americana*) rejeitam os heterotransplantes da mesma fonte mais rapidamente em uma segunda exposição; portanto, eles apresentam, pelo menos, memória imunológica de curta duração.

Os hemócitos dos moluscos liberam enzimas de degradação durante a fagocitose e o encapsulamento, e substâncias antimicrobianas ocorrem nos fluidos corporais de diversos invertebrados. As substâncias que atuam como opsoninas (ver anteriormente) ocorrem em anelídeos, insetos, crustáceos, equinodermos e moluscos.

Em alguns insetos, infecções bacterianas, virais e fúngicas estimulam a produção de peptídios antimicrobianos (ver

anteriormente), mas esses peptídios exibem uma atividade de amplo espectro e não são específicos para um único agente infeccioso. As respostas específicas induzidas que demonstram memória quando acionadas, anteriormente consideradas como marca registrada da imunidade adquirida dos vertebrados, ocorrem nos copépodes e nas baratas americanas. A injeção de uma proteína específica da cápsula viral em pitus produz proteção contra o vírus do qual a proteína da cápsula foi isolada. Além disso, estudos em pulgas-d'água (um microcrustáceo) e mamangavas mostram que a imunidade pode ser passada de uma geração para outra. Os insetos sociais, como as formigas, promovem resistência a infecções fúngicas em toda a colônia ao lamber intensamente as formigas infectadas, transferindo, assim, o patógeno fúngico para os membros saudáveis da colônia. Os experimentos sugerem que a infecção de baixo grau induz a sobrerregulação da secreção de peptídios antimicrobianos nos membros da colônia, em oposição ao compartilhamento de peptídios antimicrobianos entre companheiros de ninho.

O contato com organismos infectantes pode levar o sistema imunológico de caracóis a níveis mais elevados de prontidão que se mantêm por até 2 meses ou mais. A suscetibilidade do caracol hospedeiro do trematódeo *Schistosoma mansoni* (ver Capítulo 14) depende muito do genótipo do caracol. Os produtos de excreção/secreção do trematódeo estimulam a mobilidade dos hemócitos de caracóis resistentes, mas inibe a mobilidade das células do sangue de hospedeiros suscetíveis. Os hemócitos dos caracóis resistentes encapsulam a larva do trematódeo e, aparentemente, matam-na com superóxido e H_2O_2, destruindo-a, posteriormente, por fagocitose. Parece que a citocina interleucina-1 ocorre nos caracóis resistentes e é responsável pela ativação dos hemócitos.

Evidências de estudos de imunidade inata nos invertebrados começaram a obscurecer a linha entre os sistemas imunológicos inatos e adquiridos. Embora muitos dos mecanismos sejam bem diferentes, fenômenos análogos de memória e especificidade de resposta agora têm sido encontrados nos invertebrados. Esses critérios sempre foram utilizados para distinguir a imunidade inata e adquirida. Uma diferença-chave que ainda é reconhecida, entretanto, é a amplificação da resposta imunológica por exposições secundárias por meio da proliferação de células imunológicas específicas ao patógeno. Esse fenômeno é central para as respostas imunológicas adquiridas dos vertebrados.

RESPOSTA IMUNOLÓGICA ADQUIRIDA EM VERTEBRADOS

O sistema especializado de reconhecimento do corpo estranho que os vertebrados têm produz uma resistência maior a substâncias estranhas ou invasores *específicos* após exposições repetidas.

A resposta imunológica é estimulada por uma substância estranha específica chamada de **antígeno**, e um antígeno é qualquer substância que consegue estimular uma resposta imunológica. Os antígenos podem ser qualquer uma de diversas substâncias com peso molecular acima de 3.000. Eles são, mais comumente, proteínas e, normalmente (embora nem sempre), estranhos ao hospedeiro. A resposta imunológica adquirida tem dois ramos, chamados de **humoral** e **celular**. A imunidade humoral é baseada em **anticorpos**, presentes tanto na superfície da célula quanto liberados no sangue e na linfa, enquanto a imunidade celular é inteiramente associada às superfícies das células. Existe uma extensa comunicação e interação entre as células dos dois ramos.

A seção seguinte aborda como os materiais próprios e alheios são reconhecidos, os tipos de moléculas de reconhecimento envolvidas e os mediadores químicos, as citocinas, que proporcionam comunicação entre as células da imunidade humoral e celular. Em seguida, discutimos a geração de uma resposta humoral e uma resposta mediada pelas células, bem como as consequências da destruição das células de imunidade adquirida na AIDS (*acquired immune deficiency syndrome* – síndrome da imunodeficiência adquirida).

Bases do reconhecimento de material próprio e alheio

Complexo principal de histocompatibilidade

Sabemos há muitos anos que o reconhecimento de um corpo estranho é muito específico. Se o tecido de um indivíduo for transplantado para outro da mesma espécie, o enxerto crescerá por um tempo e depois morrerá, à medida que aumenta a resposta imunológica contra ele. Na ausência de medicamentos que modifiquem a resposta imunológica, o tecido enxertado cresce com sucesso apenas se o transplante for feito entre gêmeos idênticos ou entre indivíduos de linhagens de animais com alto índice de endocruzamento. A base molecular para o reconhecimento de corpo estranho envolve um grupo específico de proteínas imersas na superfície das células. Nos vertebrados, essas proteínas são codificadas por certos genes, agora denominados **complexo principal de histocompatibilidade** (**MHC** – *major histocompatibility complex*). As proteínas do

MHC estão entre as mais variáveis conhecidas, e indivíduos não aparentados apresentam, quase sempre, genes diferentes. Existem dois tipos de proteínas MHC: classe I e classe II. As proteínas da classe I ocorrem na superfície de virtualmente todas as células, enquanto as proteínas MHC da classe II estão presentes apenas em determinadas células que participam das respostas imunológicas, como os linfócitos e macrófagos.

Uma resposta imunológica adquirida desenvolve-se em determinado período durante o desenvolvimento inicial de um organismo. Todas as substâncias presentes no momento em que a capacidade se desenvolve são reconhecidas posteriormente como material próprio. Infelizmente, o sistema de reconhecimento de materiais próprios e alheios às vezes falha, e um animal pode começar a produzir anticorpos contra alguma parte de seu próprio corpo. Essa condição leva a uma das diversas *doenças autoimunes* conhecidas, como a artrite reumatoide, a esclerose múltipla, o lúpus e o diabetes melito tipo 1.

Moléculas de reconhecimento

Não são as próprias proteínas MHC as moléculas que reconhecem as substâncias estranhas. Essa tarefa recai sobre dois tipos básicos de moléculas; os **anticorpos** e os **receptores das células T**, cujos genes provavelmente evoluíram de um ancestral comum. Cada vertebrado tem uma enorme variedade de anticorpos e receptores de células T, e *cada um deles se liga especificamente* a um antígeno (ou parte de um antígeno) em particular, mesmo que este nunca antes tenha estado presente no corpo.

Anticorpos

Os anticorpos são proteínas denominadas **imunoglobulinas**. Elas são transportadas na superfície dos linfócitos B ou secretadas por células derivadas das células B **(células plasmáticas** ou **plasmócitos)**. A molécula básica do anticorpo consiste em quatro cadeias de polipeptídios: duas cadeias leves idênticas e duas cadeias longas pesadas e idênticas, unidas na forma de Y por ligações de dissulfeto e pontes de hidrogênio (Figura 35.2). A sequência de aminoácidos em direção às duas extremidades do Y varia tanto nas cadeias leves como nas pesadas, de acordo com a molécula de anticorpo específica (a **região variável**), e essa variação determina com qual antígeno o anticorpo pode se combinar. Cada uma das extremidades do Y forma uma fenda, que atua como o sítio de ligação do antígeno (Figura 35.2), e a especificidade da molécula depende da forma da fenda e das propriedades dos agrupamentos químicos que revestem suas paredes. O restante do anticorpo é conhecido como **região constante.** A extremidade variável da molécula de anticorpo é frequentemente chamada de **Fab** (***a**ntigen-**b**inding **f**ragment* – fragmento de ligação do antígeno), e a extremidade constante é chamada de **Fc** (**f**ragmento **c**ristalizável) (Figura 35.2). A assim chamada região constante não é realmente constante: as cadeias leves podem ser de dois tipos, e as cadeias pesadas podem ser de cinco tipos. O tipo de cadeia pesada determina a **classe** dos anticorpos: **IgM, IgG** (comumente chamada *gamaglobulina*), **IgA, IgD** e **IgE.** A classe do anticorpo determina seu papel específico na resposta imunológica (p. ex., se o anticorpo é secretado ou mantido na superfície da célula), mas não seu antígeno.

Um grande problema da imunologia é entender como o genoma dos mamíferos pode conter informação necessária para produzir pelo menos um milhão de anticorpos diferentes. A resposta parece ser que os genes dos anticorpos ocorrem em pedaços, em vez de em trechos contínuos de DNA e que os sítios reconhecedores de antígenos (regiões variáveis) das cadeias leves e pesadas das moléculas dos anticorpos são reunidos a partir da informação fornecida por sequências separadas de DNA, que podem ser misturadas por genes ativadores recombinantes (RAGs) para aumentar a diversidade dos produtos gênicos. O imenso repertório de anticorpos é obtido, em parte, por rearranjos gênicos complexos e, em parte, pelas frequentes mutações somáticas que produzem uma variação adicional na estrutura proteica das regiões variáveis das cadeias pesadas e leves dos anticorpos. Processos análogos ocorrem na produção de genes que codificam os receptores das células T.

Funções do anticorpo na defesa do hospedeiro. Os anticorpos podem mediar a destruição de um invasor (antígeno) de diversas maneiras. Um antígeno estranho, por exemplo, é revestido com moléculas de anticorpos à medida que suas regiões Fab ligam-se a ele, imobilizando, efetivamente, o antígeno. Os macrófagos reconhecem as regiões Fc que se projetam e são estimulados a fagocitar o complexo antígeno-anticorpo (opsonização). Os anticorpos também são capazes de neutralizar toxinas secretadas pelo invasor.

Um outro processo importante, particularmente na destruição de células bacterianas, é a interação dos anticorpos com um complemento ativado pela via clássica. Como citado anteriormente, o primeiro componente na via clássica é ativado por um

anticorpo ligado à superfície do organismo invasor. O resultado final nas vias clássica e alternativa do complemento é o mesmo, a lise de uma célula estranha. Ambas as vias também levam à opsonização ou ao aumento da inflamação (ver anteriormente). A ligação do complemento aos complexos antígeno-anticorpo pode facilitar a liberação dessas massas potencialmente prejudiciais por células fagocitárias.

O anticorpo ligado à superfície de um invasor pode desencadear a morte deste por contato pelas células naturais exterminadoras do hospedeiro, processo chamado de **citotoxicidade celular dependente de anticorpo** (**ADCC** – *antibody-dependent, cell-mediated cytotoxicity*). Os receptores para Fc do anticorpo ligado a um microrganismo ou célula tumoral fazem as células exterminadoras aderirem a eles e secretarem os conteúdos citotóxicos de seus vacúolos.

Receptores das células T

Os receptores das células T são proteínas transmembrana presentes na superfície das células T. Como os anticorpos, os receptores das células T têm uma região constante e uma região variável. A região constante estende-se ligeiramente para o interior do citoplasma, e a região variável, que se liga a antígenos específicos, estende-se para fora da célula. A maioria das células T também tem outras proteínas transmembrana estreitamente ligadas aos receptores de célula T, que atuam como moléculas **acessórias** ou **correceptoras**. Existem cerca de 200 **moléculas** ou **marcadores CD** (*clusters of* ***d****ifferentiation proteins* – proteínas de agrupamentos de diferenciação) conhecidos (ver Figura 35.5), um dos quais, o CD3, associa-se com a região constante dos receptores de células T. As outras moléculas CD ligam-se a ligantes específicos nas células-alvo.

Subgrupos de células T

Os linfócitos são **ativados** quando estimulados a mudar de uma fase de reconhecimento, na qual eles simplesmente se ligam a um antígeno em particular, para uma fase na qual proliferam e diferenciam-se em células que atuam na eliminação dos antígenos. Também falamos em ativação de células efetoras, como os macrófagos, quando elas são estimuladas a desempenhar sua função protetora.

A comunicação entre as células na resposta imunológica, a regulação dessa resposta e certas funções efetoras são desempenhadas por diferentes tipos de células T (Figura 35.3 e Quadro 35.2). Embora morfologicamente similares, os subgrupos de células T podem ser diferenciados por proteínas características presentes em suas superfícies membranosas. Por exemplo, as células com a proteína correceptora CD4 ou CD28 são **células T auxiliares** (ou $\mathbf{T_H}$ – *T-helper*). Essas células secretam citocinas que modulam a atividade de outros tipos de linfócitos e macrófagos durante uma resposta imunológica. Algumas células T_H (designadas $\mathbf{T_H1}$) ativam a imunidade mediada por célula contra o ataque bacteriano e viral, e outras (chamadas $\mathbf{T_H2}$) ativam a imunidade humoral e a liberação de anticorpos (Figura 35.3 e Quadro 35.2).

Os **linfócitos T citotóxicos** (**CTL** – *cytotoxic T lymphocytes*) são células com as proteínas correceptoras $CD8^+$ que matam células-alvo que expressam determinados antígenos. Um CTL liga-se firmemente à célula-alvo e secreta uma proteína que leva à formação de poros na membrana celular, causando a lise. Finalmente, as **células T supressoras** suprimem uma resposta imunológica inibindo a atividade de outras células T e B, e as **células T de memória** proporcionam a memória de antígenos para ser ativada em futuras respostas imunológicas.

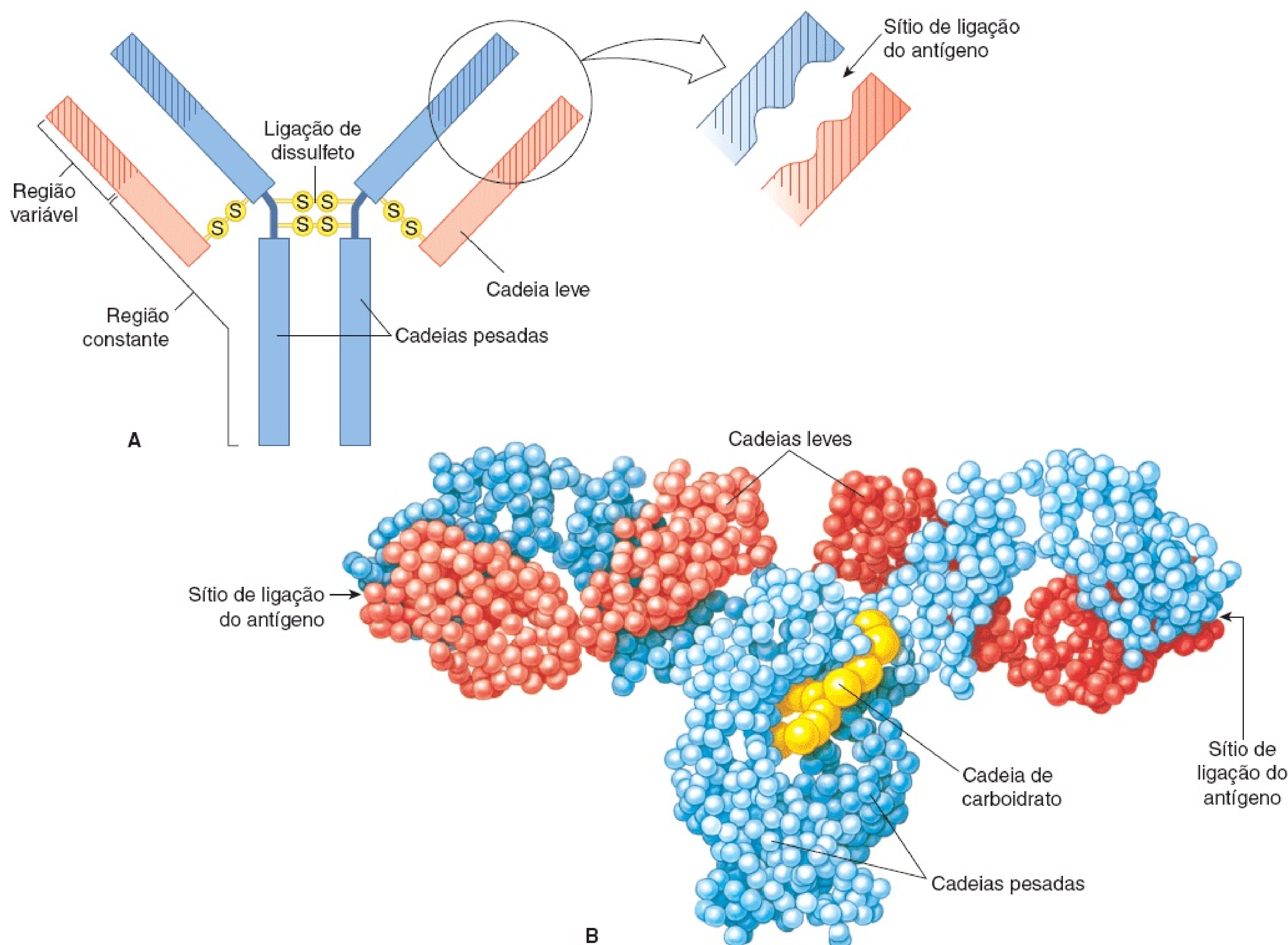


Figura 35.2 A. A molécula do anticorpo é composta por duas cadeias mais curtas de polipeptídios (cadeias leves) e por duas cadeias mais longas (cadeias pesadas) mantidas juntas por pontes de hidrogênio e de dissulfetos covalentes. Elas são subdivididas, ainda, em regiões variáveis e constantes que têm unidades de dobramento independentes, ou domínios, com cerca de 110 aminoácidos. O padrão de dobramento é mais complexo do que o apresentado aqui. As ligações de dissulfeto entre as cadeias na região de articulação conferem flexibilidade à molécula nesse ponto. Os domínios variáveis, tanto das cadeias leves quanto das pesadas, têm extremidades hipervariáveis, que atuam como os locais de ligação dos antígenos. **B.** Modelo da molécula de anticorpo.

Citocinas

A década de 1980 presenciou o rápido avanço no nosso conhecimento sobre como as células imunológicas comunicam-se entre si. Elas o fazem por intermédio de hormônios proteicos denominados **citocinas** (Quadro 35.3; ver também Capítulo 34). As citocinas incluem as interleucinas (IL), as interferonas (INF) e o fator de necrose tumoral (TNF). Elas podem agir nas mesmas células que as produzem, em células próximas, ou em células distantes do seu local de produção no corpo. Recentemente, demonstrou-se que diversas citocinas, incluindo a interferona-γ, apresentam atividade antimicrobiana.

As interleucinas (IL) foram assim chamadas originalmente porque são sintetizadas por leucócitos e exercem seus efeitos sobre eles. Sabemos, hoje, que outros tipos de células podem produzir interleucinas e que as interleucinas produzidas por leucócitos podem afetar outros tipos de células.

Geração de uma resposta humoral | Ramo T_H2

Quando um antígeno é introduzido em um corpo, ele se liga a um anticorpo específico na superfície de uma célula B apropriada, porém essa ligação normalmente não é suficiente para ativar a multiplicação da célula B. A célula B internaliza o

complexo antígeno-anticorpo e, depois, incorpora porções do antígeno na sua própria superfície, ligado à fenda da proteína MHC II (Figuras 35.4 e 35.5). A porção do antígeno exibida na superfície da célula B (**célula apresentadora de antígeno** ou **APC** – *antigen-presenting cell*) é denominada **epítopo** (ou **determinante**). As células T_H2 com um receptor de célula T específico para o epítopo em particular o reconhecem ligado à proteína MHC II. A ligação do receptor da célula T ao complexo epítopo-MHC II é intensificada pelo correceptor CD4, que se liga à porção constante da proteína MHC II (Figura 35.5). O CD4 ligado também transmite um sinal de estimulação para o interior da célula T. A ativação da célula T requer, ainda, a interação de sinais coestimuladores adicionais (p. ex., a molécula e o receptor CD40) provenientes de outras proteínas na superfície das células B e T. Os correceptores CD8 funcionam de forma semelhante nos linfócitos T citotóxicos (CTL): eles intensificam a ligação do receptor da célula T e transmitem um sinal estimulador para dentro da célula T.

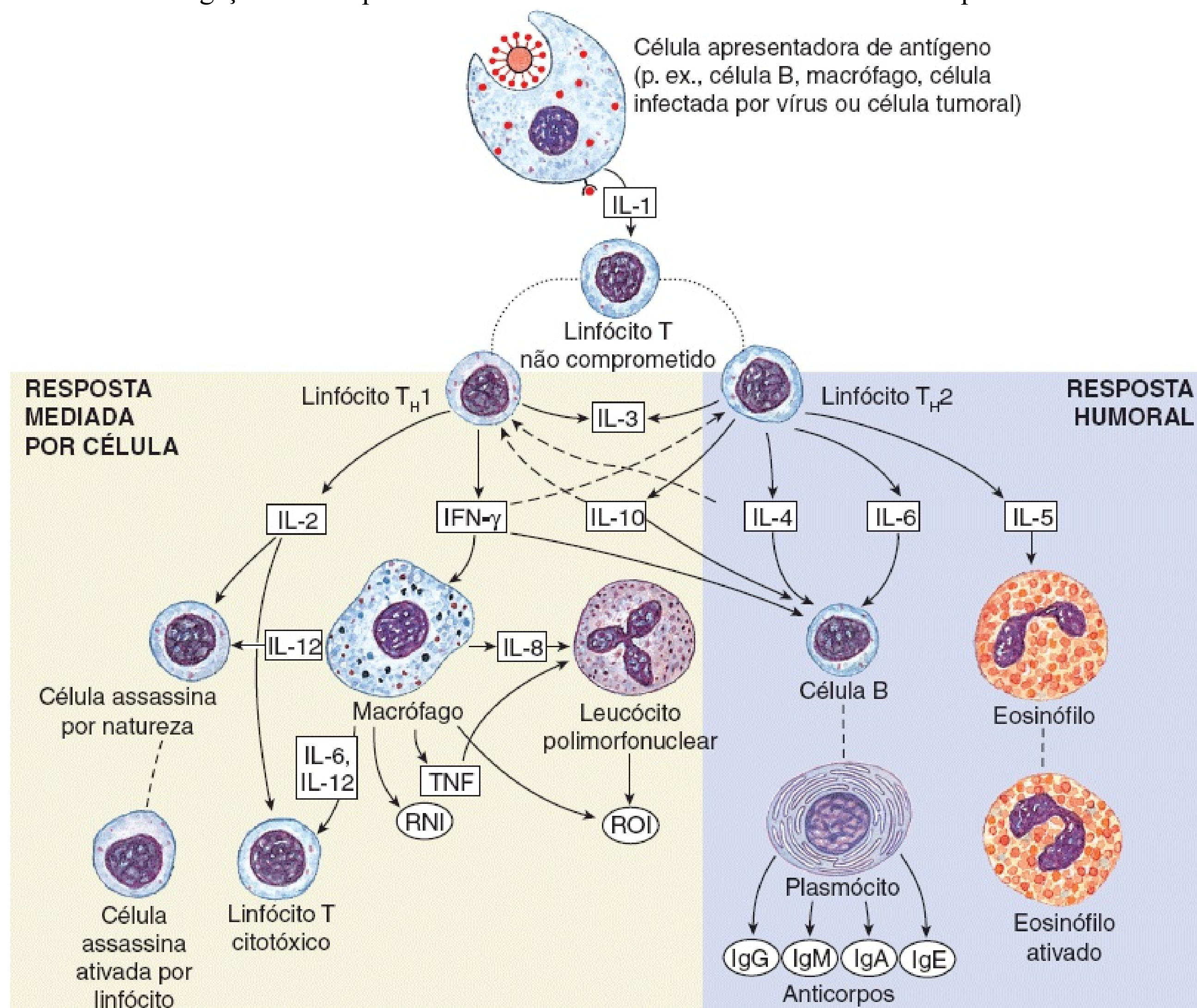


Figura 35.3 Principais vias envolvidas nas respostas imunológicas mediadas por célula (T_H1) e humorais (T_H2) mediadas por citocinas. As setas sólidas indicam sinais positivos, e as setas interrompidas, sinais inibidores. As linhas interrompidas, sem setas, indicam a via de ativação celular. *IFN*-γ, interferona-γ; *Ig*, imunoglobulina; *IL*, interleucina; T_H, células T auxiliares; *TNF*, fator de necrose tumoral; *RNI* e *ROI*, substâncias tóxicas liberadas sobre um invasor.

As células T_H2 ativadas secretam IL-4, IL-5, IL-6 e IL-10 (Quadro 35.3), que ativam a célula B que tem o mesmo epítopo e a proteína MHC II na sua superfície (Figuras 35.3 e 35.4). As células B multiplicam-se rapidamente e muitas diferenciam-se em células plasmáticas, que secretam grandes quantidades de anticorpo. O anticorpo liga-se ao antígeno, e os macrófagos reconhecem esse complexo e são estimulados a englobá-lo (opsonização) (Figura 35.4). O anticorpo é secretado por algum tempo; depois, as células plasmáticas morrem. Portanto, se medirmos a concentração de anticorpos **(título)** logo após o antígeno ser injetado, podemos detectar poucos deles ou mesmo nenhum. O título, então, aumenta rapidamente à medida que as células plasmáticas secretam os anticorpos, podendo diminuir um pouco à medida que as células morrem e os anticorpos são degradados (Figura 35.6). No entanto, se aplicarmos outra dose de antígeno **(reforço)**, a demora para a resposta é pequena ou

inexistente, e o título de anticorpos aumenta mais rapidamente e até um nível maior do que aquele alcançado após a primeira dose. Essa é a resposta **secundária** ou **anamnésica**, e ela ocorre porque algumas das células B ativadas originaram **células de memória** de vida longa. Existem muito mais células de memória presentes no corpo do que o linfócito B original com o anticorpo apropriado na sua superfície, e elas se multiplicam rapidamente a fim de produzir células plasmáticas adicionais. A existência da resposta anamnésica é de grande valor prático porque é a base para as vacinas protetoras.

Muitos aspectos da imunologia foram enormemente auxiliados pela descoberta de um método para a produção de clones estáveis de células que produzem apenas um tipo de anticorpo. Tais anticorpos monoclonais ligam-se apenas a *um* tipo de epítopo antigênico (a maioria das proteínas tem muitos epítopos antigênicos diferentes e, portanto, estimulam o corpo a produzir misturas complexas de anticorpos). Os anticorpos *monoclonais* são formados pela fusão de células plasmáticas normais que produzem anticorpos com uma linha continuamente crescente de células plasmáticas, produzindo um híbrido da célula normal com outra capaz de dividir-se indefinidamente em cultura. Essa linha de células é denominada *hibridoma*. São selecionados clones entre os híbridos e são cultivados para se tornarem "fábricas" que produzem quantidades quase ilimitadas de um anticorpo específico. As técnicas de hibridomas, descobertas em 1975, tornaram-se uma das ferramentas de pesquisa mais importantes para a produção de anticorpos utilizados pelos imunologistas.

Quadro 35.3 Algumas citocinas importantes.

Citocina	Principal fonte	Funções
Interleucina-1 (IL-1)	Macrófagos ativados	Medeia a inflamação; ativa as células T e B e macrófagos
Interleucina-2 (IL-2)	Células T_H1	Principal fator de crescimento para as células T e B, potencializa a atividade citolítica das células assassinas por natureza, causando a proliferação e tornando-as **células assassinas ativadas por linfocina (LAK)**
Interleucina-3 (IL-3)	Células B e T ativadas	Fator de estimulação de colônia multilinhagem; promove o crescimento e a diferenciação de todos os tipos de células na medula óssea
Interleucina-4 (IL-4)	Principalmente por células T_H2	Fator de crescimento para células B, algumas células T e mastócitos; promove a secreção de anticorpos
Interleucina-5 (IL-5)	Células T_H2	Ativa os eosinófilos; atua com IL-2 e IL-4 estimulando o crescimento e a diferenciação das células B
Interleucina-6 (IL-6)	Macrófagos, células endoteliais, fibroblastos e células T_H2	Importante fator de crescimento para as células B no final da sua diferenciação; ativa as CTL
Interleucina-8 (IL-8)	Células T ativadas por antígeno, macrófagos, células endoteliais, fibroblastos e plaquetas	Fator ativador e quimiotátil para neutrófilos e, em menor grau, para outros PMN
Interleucina-10 (IL-10)	Células T_H2	Inibe T_H1, NK e a síntese de citocinas pelos macrófagos; promove a proliferação

		de células B
Interleucina-12 (IL-12)	Macrófagos e células B	Ativa as células NK e T; induz, de forma potente, a produção de IFN-γ; muda a resposta imunológica para T_H1
Interleucina-22 (IL-22)	ILC RORγt$^+$	Mantém as bactérias comensais dentro do intestino e aumenta a produção de peptídios microbianos em resposta à invasão de patógenos intestinais
Fator de transformação do crescimento-β (TGF-β)	Macrófagos, linfócitos e outras células	Inibe a proliferação de linfócitos, a geração de células CTL e LAK, bem como a produção de citocinas pelos macrófagos
Interferona-*α* (IFN-*α*)	Células corpóreas atacadas por vírus	Ativa as células NK e os macrófagos
Interferona-β (IFN-β)	Células corpóreas atacadas por vírus	Ativa as células NK e os macrófagos
Interferona-γ (IFN-γ)	Células T_H1 e células LAK	Forte fator ativador de macrófagos; faz com que diversas células expressem moléculas MHC classe II; promove a diferenciação de células T e B; ativa os neutrófilos; ativa as células endoteliais, permitindo aos linfócitos passar através das paredes dos vasos; atividade antimicrobiana
Fator de necrose tumoral (TNF)	Macrófagos ativados e células T_H1	Principal mediador de inflamação; baixas concentrações ativam as células endoteliais, ativam PMN, estimulam macrófagos e a produção de citocinas (incluindo IL-1, IL-6, IL-12 e o próprio TNF); altas concentrações causam o aumento da síntese de prostaglandinas, resultando em febre

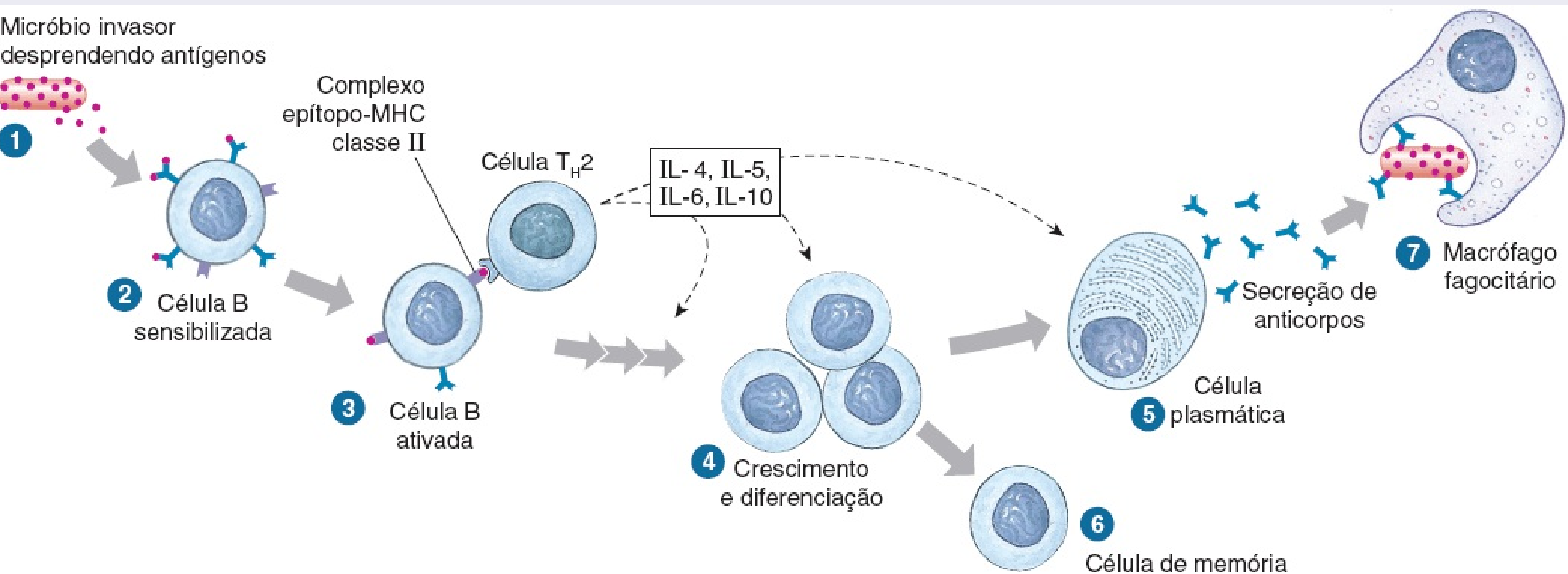


Figura 35.4 Resposta imunológica humoral. (1) Os anticorpos presentes na superfície da célula B ligam-se ao antígeno. (2) A célula B internaliza o complexo antígeno-anticorpo, digere-o parcialmente e apresenta porções dele na superfície (epítopo), junto com proteínas MHC classe II. (3) A célula T_H2 reconhece o antígeno e a proteína classe II na célula B, é ativada e secreta interleucinas (ver Quadro 35.3). Depois, a T_H2 estimula a proliferação da célula B que contém o antígeno e a proteína classe II na sua superfície. (4) As interleucinas

promovem a ativação e a diferenciação das células B em (5) muitas células plasmáticas que secretam anticorpos. (6) Algumas descendentes das células B tornam-se células de memória. (7) Os anticorpos produzidos pelas células plasmáticas ligam-se aos antígenos e estimulam os macrófagos a consumir os antígenos (opsonização).

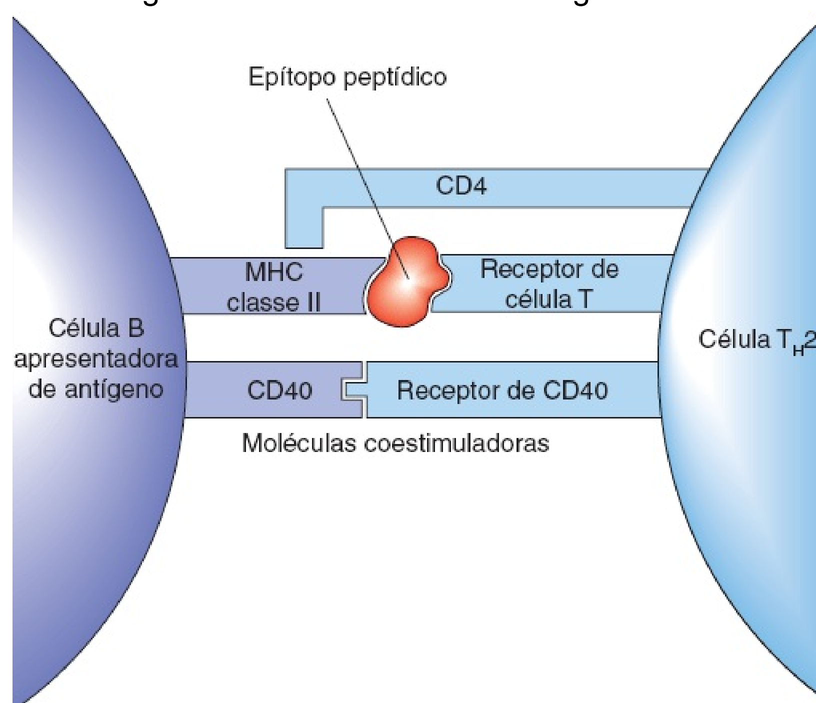


Figura 35.5 Moléculas que interagem durante a ativação de uma célula T_H2 auxiliar por uma célula B apresentadora de antígeno.

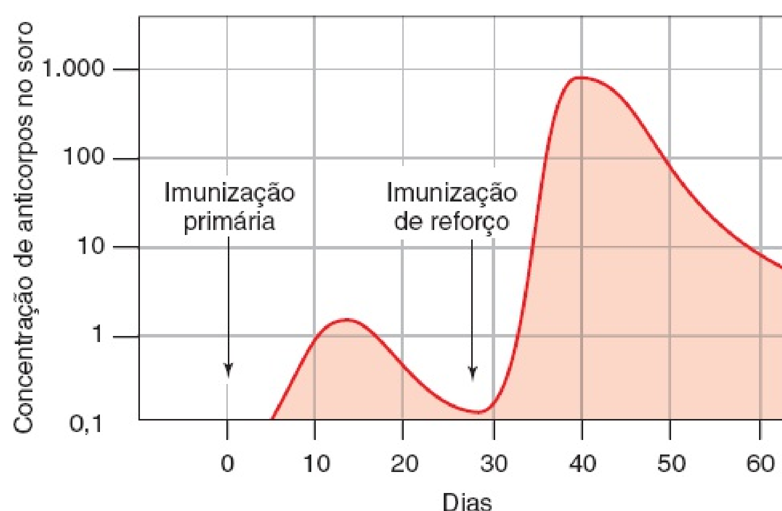


Figura 35.6 Resposta típica dos anticorpos após as imunizações primária e de reforço. A resposta secundária é resultado do grande número de células de memória produzidas após a ativação primária das células B.

Resposta mediada por célula | Ramo T_H1

Muitas respostas imunológicas envolvem poucos anticorpos, ou nenhum, e dependem apenas da ação de células. Na imunidade mediada por células, o epítopo de um antígeno também é apresentado pelas APC, mas o ramo T_H1 da resposta imunológica é ativado (ver Figura 35.3). Nesse caso, as APC podem ser células infectadas por vírus, células tumorais ou macrófagos infectados que fagocitaram bactérias. As células T_H1 reconhecem o complexo epítopo-MHC II e tornam-se ativadas, liberando IL-2, TNF e interferona-γ (INF-γ) (ver Quadro 35.3). A IL-2 promove a atividade das células B e T ativadas e aumenta a atividade citotóxica das células NK, causando sua proliferação e tornando-as **células assassinas ativadas por linfocina** (**LAK** – *lymphocyte-activated killer cells*) (ver Quadro 35.2). As células LAK também liberam INF-γ, que é um potente fator ativador de macrófagos. Ela promove a diferenciação das células B e T e a proliferação de células B, e ativa as células endoteliais dos capilares de forma que os linfócitos podem passar através dos vasos sanguíneos para o interior das áreas infectadas dos tecidos. A INF-γ é também um importante indutor de inflamação. O TNF ativa PMN e estimula os macrófagos e a produção de citocinas. As células T citotóxicas também interagem com os receptores da superfície das APC, e isso,

juntamente com a estimulação da IL-2 e da INF-γ (secretado por células T_H1 ativadas), faz com que elas proliferem e secretem proteínas que causam a formação de poros nas células infectadas, levando à lise.

O transplante de órgãos de uma pessoa para outra requer a imunossupressão do receptor o suficiente para que o novo órgão não seja rejeitado sem deixar o paciente indefeso contra infecções. Desde a descoberta de um medicamento derivado de um fungo e denominado ciclosporina, muitos órgãos, por exemplo, rim, coração, pulmão e fígado, podem ser transplantados. A ciclosporina inibe a IL-2 e afeta os CTL mais do que os linfócitos T_H2. Ela não tem nenhum efeito sobre outros glóbulos brancos ou sobre os mecanismos de recuperação, de modo que o paciente ainda pode desencadear uma resposta imunológica sem rejeitar o transplante. Entretanto, o paciente deve continuar a tomar a ciclosporina porque, se o medicamento for retirado, o corpo irá reconhecer o órgão transplantado como estranho e rejeitá-lo.

Como a imunidade humoral, a imunidade mediada por células tem uma resposta secundária devido ao grande número de células T de memória produzidas da ativação original. Por exemplo, um segundo enxerto de tecido (reforço) entre o mesmo doador e receptor é rejeitado muito mais rapidamente do que o primeiro.

Síndrome da imunodeficiência adquirida (AIDS)

A AIDS é uma doença extremamente grave na qual a capacidade de desencadear uma resposta imunológica é seriamente prejudicada. Ela é causada pelo **vírus da imunodeficiência humana (HIV)**. O HIV invade e destrói, preferencialmente, os linfócitos T_H porque o vírus expressa a proteína CD4 como um importante receptor de superfície. As células T_H que, normalmente, constituem entre 60 e 80% da população de células T, na AIDS seus níveis podem cair até serem indetectáveis; portanto, a resposta imunológica humoral é destruída e a resposta mediada pelas células é comprometida.

O primeiro caso de AIDS foi reconhecido em 1981. No final de 2011, cerca de 34 milhões de pessoas estavam vivendo com o HIV.[1] Apenas 10% da população do globo vivem na África Subsaariana, mas cerca de 66% de todas as pessoas infectadas com HIV/AIDS vivem nessa região. Em 2011, foram registrados 2,5 milhões de novos casos no mundo todo, uma queda de 20% em relação a 2001. As maiores quedas nas taxas de infecção ocorreram no Caribe (42%) e na África Subsaariana (25%). A infecção pelo HIV praticamente sempre progride para AIDS depois de um período de latência de alguns anos. Uma vez que as populações de células T_H são virtualmente destruídas pelo HIV, os pacientes com AIDS são continuamente infestados por infecções causadas por micróbios e parasitas que causam problemas insignificantes em pessoas com resposta imunológica normal. Se não houver tratamento, a AIDS é uma doença terminal. Já existem medicamentos altamente eficazes, embora caros, que podem retardar a progressão da doença. Alguns (p. ex., o AZT) atacam a enzima necessária para o vírus produzir seu DNA, enquanto outros (p. ex., inibidores de proteases) inibem as enzimas necessárias para produzir um novo vírus. Como o vírus sofre mutação (Capítulo 5), produzindo muitas cepas diferentes durante o progresso de uma infecção, os esforços para produzir uma vacina têm sido infrutíferos até o momento.

ANTÍGENOS DOS GRUPOS SANGUÍNEOS

Tipos sanguíneos ABO

As células do sangue diferem quimicamente de pessoa para pessoa e, quando dois tipos de sangue incompatíveis são misturados, ocorre a **aglutinação** (agrupamento) dos eritrócitos. A base dessas diferenças químicas é a ocorrência natural de antígenos na membrana dos glóbulos vermelhos. O sistema imunológico herdado mais bem conhecido é o dos grupos sanguíneos ABO (Capítulo 6). Os antígenos A e B são herdados como alelos codominantes de um único gene. Os homozigotos para um alelo recessivo no mesmo gene apresentam sangue tipo O, no qual estão ausentes os antígenos A e B. Assim, conforme mostra o Quadro 35.4, um indivíduo com genes I^A/I^A ou I^A/i, por exemplo, desenvolve o antígeno A (tipo sanguíneo A). A presença de um gene I^B produz antígenos B (tipo sanguíneo B), e, para o genótipo I^A/I^B, tanto o antígeno A quanto o B desenvolvem-se nos eritrócitos (tipo sanguíneo AB). Os epítopos de A e B também ocorrem nas superfícies de muitas células epiteliais e da maioria das células endoteliais.

Há uma característica estranha no sistema ABO. Normalmente, esperaríamos que um indivíduo tipo A desenvolvesse anticorpos contra as células do tipo B apenas se as células portadoras do epítopo B fossem, antes, introduzidas no corpo. De fato, pessoas do tipo A adquirem anticorpos anti-B logo após o nascimento, mesmo sem exposição prévia a células do tipo B.

Do mesmo modo, indivíduos do tipo B tornam-se portadores de anticorpos anti-A muito cedo. O sangue do tipo AB não apresenta anticorpos anti-A nem anti-B (porque, se os tivesse, iria destruir suas próprias células sanguíneas), e o sangue do tipo O tem ambos os anticorpos, anti-A e anti-B. Existem evidências de que os anticorpos desenvolvem-se como uma resposta aos epítopos A e B dos microrganismos intestinais quando o intestino passa a ser colonizado por bactérias após o nascimento. Presumivelmente, ocorrem pequenas infecções causadas por essas bactérias, sem serem percebidas. Os anticorpos produzidos dessa forma reagem de forma cruzada com os epítopos A e B nos eritrócitos.

Quadro 35.4 **Principais grupos sanguíneos.**

						Frequência nos EUA (%)		
Tipo de sangue	Genótipo	Antígenos nos glóbulos vermelhos	Anticorpos no soro	Pode doar sangue para	Pode receber sangue de	Brancos	Negros	Asiáticos
O	*i*/i	Nenhum	Anti-A e anti-B	Todos	0	45	48	31
A	I^A/I^A, I^A/i	A	Anti-B	A, AB	0, A	41	27	25
B	I^B/I^B, I^B/i	B	Anti-A	B, AB	0, B	10	21	34
AB	I^A/I^B	AB	Nenhum	AB	Todos	4	4	10

Vimos, portanto, que os nomes dos grupos sanguíneos identificam o seu conteúdo *antigênico*. As pessoas com sangue do tipo O são chamadas doadores universais porque, por não apresentarem antígenos, seu sangue pode ser transfundido para outra pessoa com qualquer tipo sanguíneo. Mesmo que ele contenha anticorpos anti-A e anti-B, eles estarão em uma concentração tão diluída durante a transfusão que não reagirão com os antígenos A e B do sangue do receptor. Pessoas com sangue do tipo AB são receptores universais porque não apresentam anticorpos para os antígenos A e B. Entretanto, na prática, os clínicos insistem em fazer a transfusão com o mesmo tipo sanguíneo para evitar qualquer risco de incompatibilidade.

Fator Rh

Karl Landsteiner, um médico austríaco – naturalizado americano, descobriu os tipos sanguíneos ABO em 1900. Em 1940, 10 anos após ter recebido o Prêmio Nobel, ele fez ainda outra grande descoberta: um grupo sanguíneo denominado fator Rh, assim chamado por causa do macaco *rhesus*,[2] no qual foi encontrado pela primeira vez. Aproximadamente, 85% dos indivíduos de pele branca dos EUA apresentam esse fator (positivo), ausente nos restantes 15% (negativo). O fator Rh é codificado por um alelo dominante em um único gene. Os sangues Rh-positivo e Rh-negativo são incompatíveis; choque, ou mesmo a morte, segue-se à sua mistura quando um sangue Rh-positivo é introduzido em uma pessoa com sangue Rh-negativo que tenha sido sensibilizada por uma transfusão anterior de sangue Rh-positivo. A incompatibilidade de Rh é responsável por uma doença peculiar e frequentemente fatal, a **doença hemolítica do recém-nascido (eritroblastose fetal).** Se uma mãe com sangue Rh-negativo tiver um bebê Rh-positivo (o pai é Rh-positivo), ela pode tornar-se imunizada pelo sangue do feto durante o parto. Os anticorpos anti-Rh são predominantemente IgG e podem atravessar a placenta durante uma gravidez posterior e aglutinar o sangue do feto. Normalmente, a eritroblastose fetal não é um problema nos casos de incompatibilidade ABO entre a mãe e o feto porque os anticorpos para os antígenos ABO são primariamente IgM, incapazes de atravessar a placenta. A

eritroblastose fetal agora pode ser evitada dando à mãe com sangue Rh-negativo anticorpos anti-Rh logo após o nascimento do primeiro filho. Esses anticorpos permanecem pelo tempo suficiente para neutralizar qualquer célula sanguínea fetal Rh-positiva que tenha entrado na circulação materna, evitando, dessa forma, que seu próprio mecanismo de produção de anticorpos seja estimulado a produzir os anticorpos Rh-positivos. A imunidade ativa e permanente é bloqueada. A mãe deve ser tratada após cada gravidez subsequente (assumindo que o pai seja Rh-positivo). No entanto, se a mãe já desenvolveu a imunidade, o bebê pode ser salvo por uma transfusão imediata e maciça de sangue livre de anticorpos.

Resumo

Um grande número de parasitas virais, procariotas e eucariotas, existe em cada ambiente habitado pelos animais, e um sistema de defesa (imunológico) é crucial para a sobrevivência. A imunidade pode ser definida resumidamente como a posse de tecidos capazes de reorganizar e proteger o animal contra o corpo estranho invasor. A maioria dos animais tem algum grau de imunidade inata e os vertebrados desenvolveram imunidade adquirida. A superfície da maioria dos animais proporciona uma barreira física contra a invasão, e contém substâncias antimicrobianas nas secreções do seu corpo.

A exposição de vários animais, tanto vertebrados quanto invertebrados, a microrganismos estimula sua resposta imunológica inata. Essa resposta é baseada na liberação de peptídios antimicrobianos, é imediata, não requer uma exposição prévia imunizante e não é específica, mas está relacionada com a categoria do micróbio invasor.

Os fagócitos englobam partículas e, normalmente, as digerem ou matam com enzimas e secreções citotóxicas. Muitos invertebrados têm células especializadas que podem desempenhar a fagocitose defensiva. Muitos tipos de células dos vertebrados, especialmente os macrófagos e neutrófilos, são fagócitos importantes, e as células do sistema fagocitário mononuclear estão presentes em diversos locais do corpo. Os eosinófilos são importantes nas alergias e em muitas infestações parasitárias. Basófilos, mastócitos, linfócitos T e B, e ILC (células assassinas por natureza e ILCs RORγt^+) não são fagocitárias, mas desempenham papéis vitais na defesa.

A inflamação é uma parte importante da defesa do corpo; ela é amplamente influenciada por uma experiência prévia, com um antígeno, imunizante.

Muitos invertebrados fazem o reconhecimento de um corpo estranho pela rejeição de xenotransplantes, heterotransplantes ou ambos. Em alguns casos, eles podem apresentar respostas potencializadas após exposições repetidas. Infecções bacterianas, virais e fúngicas estimulam a liberação de enzimas de degradação e peptídios antimicrobianos, e eles ativam os fagócitos. Respostas adquiridas que demonstram memória e especificidade foram demonstradas em alguns filos de invertebrados.

Uma resposta imunológica adquirida é desencadeada por um antígeno. Os vertebrados demonstram maior resistência a substâncias estranhas *específicas* (antígenos) em exposições repetidas, e a resistência baseia-se em um vasto número de moléculas de reconhecimento específicas: anticorpos e receptores de células T. O reconhecimento de substâncias alheias depende de marcadores nas superfícies das células chamados de complexos principais de histocompatibilidade (MHC). Os anticorpos são carregados nas superfícies de linfócitos B (células B) e em solução no sangue após a secreção pelas descendentes das células B, os plasmócitos (células plasmáticas). Os receptores de células T ocorrem apenas nas superfícies dos linfócitos T (células T).

As células do sistema imunológico comunicam-se entre si e com outras células do corpo através de hormônios proteicos denominados citocinas, como as interleucinas, o fator de necrose tumoral e a interferona-γ. Os dois ramos da resposta imunológica dos vertebrados são a resposta humoral (T_H2), envolvendo anticorpos, e a resposta mediada por células (T_H1), que envolve apenas as superfícies celulares. Quando um dos ramos é ativado ou estimulado, suas células produzem citocinas que tendem a suprimir a atividade do outro ramo. A ativação de qualquer um dos ramos requer que o antígeno seja fagocitado por uma APC (célula apresentadora de antígeno, como, por exemplo, um macrófago ou uma célula B), que digere parcialmente o antígeno e apresenta seu determinante (epítopo) na superfície da APC junto com uma proteína MHC classe II. Células infectadas por vírus e células tumorais também têm o antígeno para as células T_H1. A extensa comunicação por meio das citocinas e a ativação (e supressão) de várias células na resposta levam à produção de anticorpos específicos ou à proliferação de células T com receptores específicos que reconhecem um epítopo antigênico. Depois da resposta inicial, células de memória permanecem no corpo e são responsáveis pela resposta potencializada em uma próxima exposição ao

antígeno.

O dano à resposta imunológica causado pelo HIV (vírus da imunodeficiência humana) na produção da AIDS (síndrome da imunodeficiência adquirida) é devido, primariamente, à destruição de um conjunto crucial de células T auxiliares, que têm o correceptor CD4 na sua superfície.

As pessoas têm antígenos geneticamente determinados na superfície de suas hemácias (grupos sanguíneos ABO e outros); os tipos de sangue devem ser compatíveis nas transfusões ou o sangue transfundido é aglutinado pelos anticorpos no receptor.

Questões de revisão

1. Diferencie suscetibilidade de resistência e imunidade inata de adquirida. Por que esses tipos de imunidade tradicionalmente reconhecidos são agora mais difíceis de distinguir?
2. Cite alguns exemplos de mecanismos de defesa inata que sejam de natureza química. O que é um complemento?
3. O que normalmente acontece com uma partícula depois que é englobada por um fagócito?
4. Cite alguns fagócitos importantes dos vertebrados.
5. Qual é a base molecular para o reconhecimento de material próprio e alheio nos vertebrados?
6. Qual a diferença entre as células T e as células B?
7. O que é uma citocina? Quais são as funções das citocinas?
8. Esquematize a sequência de eventos em uma resposta imunológica humoral, desde a introdução do antígeno até a produção do anticorpo.
9. Defina os seguintes termos: célula plasmática, resposta secundária, célula de memória, opsonização, título, reforço, citocina, célula assassina por natureza, interleucina-2.
10. Quais são as funções das proteínas CD4 e CD8 na superfície das células T?
11. Em geral, quais são as consequências da ativação do ramo T_H1 da resposta imunológica? E da ativação do ramo T_H2?
12. Diferencie as proteínas MHC classe I e classe II.
13. Descreva uma resposta inflamatória típica.
14. Qual o principal mecanismo pelo qual o HIV causa danos ao sistema imunológico na AIDS?
15. Dê o genótipo de cada um dos seguintes tipos sanguíneos: A, B, O, AB. O que acontece quando uma pessoa do tipo A doa sangue para uma pessoa do tipo B? E do tipo AB? E do tipo O?
16. O que causa a doença hemolítica do recém-nascido (eritroblastose fetal)? Por que essa condição não surge nos casos de incompatibilidade de ABO?
17. Dê alguma evidência de que as células de muitos invertebrados têm moléculas na superfície que são específicas para aquela espécie e mesmo para determinado animal em particular.
18. Dê um exemplo de memória imunológica nos invertebrados.

Para aprofundar seu raciocínio. Tradicionalmente, a imunidade adquirida é considerada uma característica do sistema imunológica dos vertebrados. Argumente por que ela provavelmente também é encontrada nos invertebrados.

Referências selecionadas

Aderem, A., and R. J. Ulevitch. 2000. Toll-like receptors in the induction of the innate immune response. Nature **406:**782–787. *Boa revisão do papel dos receptores do tipo Toll na resposta imunológica inata.*

Alberts, B., A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2007. Molecular biology of the cell, ed. 5. New York, Garland Publishing. *Discussão concisa sobre o sistema do complemento com imagens esclarecedoras.*

Beaven, M. A. 2009. Our perception of the mast cell from Paul Ehrlich to now. European J. of Immunology **39:**11–25. *Uma atualização sobre a função dos mastócitos.*

Cherry, S., and N. Silverman. 2006. Host-pathogen interactions in *Drosophila*: new tricks from an old friend. Nature Immunol. **7:**911–917. *Usando ferramentas genéticas e* Drosophila *como organismo-modelo, esta revisão descreve novos e empolgantes avanços no estudo da função imunológica inata dos insetos.*

Devereux, G. 2006. The increase in the prevalence of asthma and allergy: food for thought. Nature Rev. **6:**869–874. *Este artigo analisa as evidências de que alterações na dieta estariam aumentando os casos de asma e alergias nos países desenvolvidos.*

Flajnik, M. F., and L. Du Pasquier. 2004. Evolution of innate and adaptive immunity: can we draw a line? Trends Immunol. **25:**640–644. *Discute como o sequenciamento do genoma em animais fornece evidências de moléculas e genes de imunidade adaptativa nos invertebrados e como a linha entre os sistemas imunológicos inato e adaptativo tem se tornado tênue.*

Gartner, L. P., and J. L. Hiatt. 2010. Color textbook of histology, ed. 5 Secaucus, NJ. Lippincott, Williams and Wilkins. *Excelentes capítulos que descrevem as células do sistema imunológico dos mamíferos e suas funções.*

Gura, T. 2001. Innate immunity: ancient system gets new respect. Science **291:**2068–2071. *A imunidade inata desenvolveu-se cedo na evolução dos animais.*

Klotman, M. E., and T. L. Chang. 2006. Defensins in innate antiviral immunity. Nature Rev. **6:**447–456. *Apresenta dados que sugerem um papel antiviral para as defensinas dos mamíferos, tanto contra o vírus quanto contra a célula hospedeira.*

Konrad, M., M. L. Vyleta, F. J. Thels, M. Stock, S. Tragust, M. Klatt, V. Drescher, C. Marr, L. V. Ugelvig, and S. Cremer. 2012. PLoS Biol **10(4)**:e100130. dol:10.1371/journal.pbio.1001300. *Este artigo fornece evidências de que a transferência social de patógenos fúngicos dentro de uma colônia, por meio do contato com as formigas infectadas, promove respostas imunológicas inatas nos outros membros do grupo.*

Kurtz, J. 2005. Specific memory within innate immune systems. Trends Immunol. **26:**186–192. *Excelente revisão das evidências de memória no sistema imunológico inato dos invertebrados.*

Kurtz, J., and K. Franz. 2003. Evidence for memory in invertebrate immunity. Nature **425:**37–38. *Copépodes têm memória quando infectados pelo seu parasita natural, um cestódeo.*

Letvin, N. L. 2006. Progress and obstacles in the development of an AIDS vaccine. Nature **6:**930–939. *Fornece uma excelente revisão da biologia do HIV e dos mecanismos reguladores da imunidade, além de uma boa discussão sobre os avanços na busca por uma vacina eficaz contra a AIDS.*

Litman, G. W., J. P. Cannon, and L. J. Dishaw. 2005. Reconstructing immune phylogeny: new perspectives. Nature Rev. Immunol. **5:**866–879. *Descreve a relação entre as imunidades inata e adaptativa a partir de uma perspectiva evolucionista e apresenta com clareza as pressões seletivas similares que influenciaram os mecanismos de patogenicidade e proteção do hospedeiro.*

Little, T. J., D. Hultmark, and A. F. Read. 2005. Invertebrate immunity and the limits of mechanistic immunology. Nature Immunol. **6:**651–654. *Revisão de alguns dados que mostram um comportamento antecipatório no sistema imunológico inato dos invertebrados.*

Medzhitov, R., and C. A. Janeway, Jr. 2002. Decoding the patterns of self and nonself by the innate immune system. Science **296:**298–300. *Apresenta as várias estratégias empregadas pelo sistema imunológico inato para diferenciar material próprio e estranho.*

Roberts, J. P. 2004. Are HIV vaccines fighting fire with gasoline? The Scientist **18:**26–27. *Resume com clareza e precisão por que é tão difícil produzir uma vacina contra HIV/AIDS. O material suplementar inclui informações sobre as vacinas que estão sendo testadas.*

Spits, H., and T. Cupedo. 2012. Innate lymphoid cells: emerging insights in development, lineage relationships, and function. Annu. Rev. Immunol. **30:**647–675. *Revisa as evidências recentes sobre os subtipos e as funções das células linfoides inatas.*

Vizioli, J., and M. Salzet. 2002. Antimicrobial peptides from animals: focus on invertebrates. Trends Pharmacol. Sci. **23:**494–496. *Uma breve revisão dos peptídios antimicrobianos dos invertebrados e seu possível uso como antibiótico.*

Zasloff, M. 2002. Antimicrobial peptides of multicellular organisms. Nature **415:**389–395. *Esta breve revisão discute as moléculas e os mecanismos por trás da atividade dos peptídios antimicrobianos na função imunológica inata e seu possível uso como medicamento anti-infeccioso.*

[1]UNAIDS 2012 Report on Global AIDS epidemic. Todas as informações desta seção foram extraídas desse relatório.

[2]N.T.: *Macaca mulatta*.

CAPÍTULO 36

Comportamento Animal



Macho de *Centrocercus urophasianus* exibindo-se na sua arena.

A sombra alongada de uma pessoa

Ralph Waldo Emerson disse que uma instituição é a sombra alongada de uma pessoa. A sombra de Charles Darwin é longa, e cobre todas as áreas da evolução, ecologia e, finalmente, após uma longa gestação, do comportamento animal. Cada uma dessas áreas altera o modo como pensamos sobre nós mesmos, sobre a Terra que habitamos e os animais que a partilham conosco.

Charles Darwin mostrou com grande perspicácia como a seleção natural favoreceria diversos padrões comportamentais para a sobrevivência e reprodução. O livro pioneiro de Darwin, *A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais*, publicado na Inglaterra em 1872, mapeou uma estratégia para a pesquisa comportamental usada até hoje. Entretanto, em 1872, a ciência não estava preparada para a visão central de Darwin, de que os padrões comportamentais, não menos do que as estruturas corpóreas, têm suas histórias de evolução pela seleção natural. Outros 60 anos se passariam antes que esses conceitos florescessem na ciência comportamental.

Em 1973, o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina foi concedido a três zoólogos pioneiros: Karl von Frisch, Konrad Lorenz e Niko Tinbergen (Figura 36.1). A nomeação afirmava que esses três eram os principais arquitetos de uma nova ciência, a Etologia, o estudo científico do comportamento animal, particularmente sob condições naturais. Foi a primeira vez que um pesquisador das ciências comportamentais recebeu tal honraria. A disciplina de comportamento animal nascia.

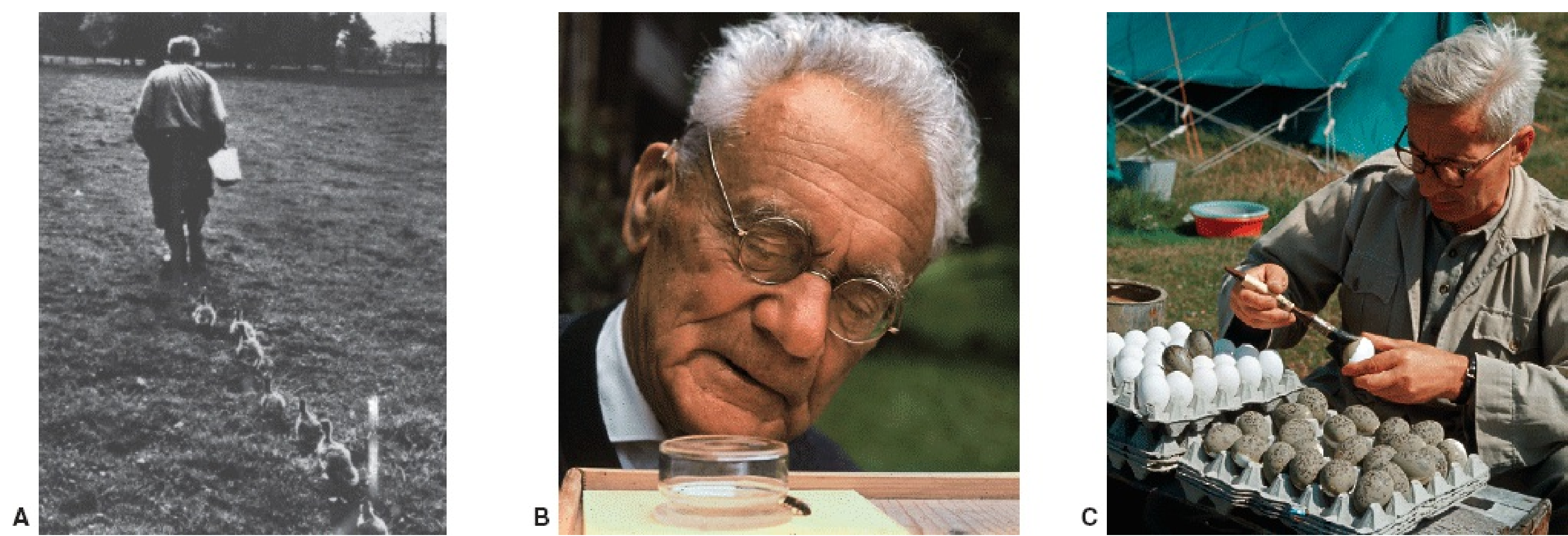


Figura 36.1 Pioneiros da ciência de etologia. **A.** Konrad Lorenz (1903-1989). **B.** Karl von Frisch (1886-1982). **C.** Niko Tinbergen (1907-1988).

Os biólogos comportamentais perguntam-se *como* os animais se comportam e *por que* se comportam dessa forma. As questões "como" focalizam as **causas proximais** ou imediatas e são estudadas experimentalmente (Capítulo 1). Por exemplo, um biólogo pode explicar o canto de um macho de tico-tico (*Zonotrichia albicollis*) na primavera por mecanismos hormonais ou neurais. Essas causas fisiológicas ou mecanicistas de comportamento são fatores proximais. Examinamos os fatores proximais subjacentes ao comportamento animal nos Capítulos 33 e 34, enfatizando o funcionamento dos sistemas nervosos e a coordenação hormonal. Alternativamente, um biólogo poderia perguntar qual a função do canto para o tico-tico e, então, identificar os eventos na ancestralidade das aves que levaram ao canto na primavera. Essas são as questões "por quê", que focalizam as **causas distais** ("finais"), a origem evolutiva e o propósito de um comportamento. As questões da causação distal são respondidas pelo uso de metodologia comparativa (Capítulo 1), aplicando-se análises filogenéticas (Capítulo 10) para identificar as mudanças evolutivas no comportamento e os contextos morfológicos e ambientais associados. Este capítulo apresenta as explicações evolutivas do comportamento animal e os desafios da evolução comportamental para a teoria de Darwin da seleção natural (Capítulo 6).

O estudo do comportamento animal tem várias raízes históricas diferentes, e não existe um termo universalmente aceito para todo o assunto. A **psicologia comparativa** emergiu do empenho em se estabelecerem leis gerais de comportamento que se aplicassem a várias espécies, inclusive a humana. Os psicólogos comparam resultados de experimentos em laboratório com ratos-brancos, pombos, cães e, ocasionalmente, primatas para identificar similaridades e diferenças neurológicas e comportamentais. A partir das críticas de que a disciplina não apresentava uma perspectiva evolutiva e se focalizava muito limitadamente em ratos-brancos como um modelo para outros organismos, muitos psicólogos comparativos começaram a desenvolver pesquisas com base filogenética, algumas delas conduzidas sob condições naturais.

O objetivo de uma segunda abordagem, a **etologia**, é descrever o comportamento de um animal em seu *habitat natural*. A maior parte dos etólogos tem sido de zoólogos que coletam dados de observações e experimentos de campo. A natureza provê as variáveis, que são manipuladas utilizando-se essas abordagens, como a apresentação de modelos animais, de gravações de vocalizações animais e a alteração de *habitats*. Os etólogos também testam suas hipóteses em condições controladas de laboratório. Os resultados de laboratório frequentemente direcionam testes posteriores das hipóteses, usando observações de animais silvestres em ambientes naturais não perturbados.

A etologia enfatiza a importância de fatores distais que afetam o comportamento. Uma das grandes contribuições de von Frisch, Lorenz e Tinbergen foi demonstrar que os atributos comportamentais são entidades mensuráveis, como os anatômicos ou fisiológicos. O tema central da etologia é que os atributos comportamentais podem ser identificados e medidos, homologias determinadas e suas histórias evolutivas investigadas para proporcionar explicações causais.

O trabalho de psicólogos e etólogos comparativos deu origem à disciplina da **ecologia comportamental**. Os ecólogos comportamentais estudam os contextos evolutivos e ambientais dos comportamentos dos animais e como determinados comportamentos servem para maximizar o sucesso reprodutivo e evolutivo. Os ecólogos comportamentais frequentemente se

concentram em um aspecto particular do comportamento, como a escolha de parceiros, o forrageamento ou o investimento parental. A **sociobiologia**, o estudo etológico do comportamento social, foi formalizada com a publicação de 1975 de E. O. Wilson, *Sociobiologia: A Nova Síntese*. Wilson define o comportamento social como uma comunicação recíproca de natureza cooperativa (que transcende a mera atividade sexual), que permite a um grupo de organismos da mesma espécie se organizar de maneira cooperativa. Em um sistema complexo de interações sociais, os indivíduos são altamente dependentes dos outros para a vida diária. Embora o comportamento social apareça em muitos grupos de animais, Wilson identificou quatro "pináculos" de comportamento social complexo. São eles (1) os invertebrados coloniais, como a caravela-portuguesa (Capítulo 13), que é uma composição de organismos individuais interdependentes; (2) os insetos sociais, como formigas, abelhas e térmitas, que desenvolveram sistemas de comunicação sofisticados; (3) os mamíferos não humanos, como os golfinhos, elefantes e primatas, que têm sistemas sociais altamente desenvolvidos; e (4) os humanos.

A inclusão, por Wilson, do comportamento humano na sociobiologia, e suas premissas em relação ao fundamento genético para a variação entre muitos comportamentos sociais humanos foram duramente criticadas. Os sistemas complexos de interações sociais humanas, incluindo a religião, os sistemas econômicos e tantas características questionáveis, como o racismo, o sexismo e a guerra, são explicados mais facilmente como propriedades emergentes (Capítulo 1) da cultura humana e sua história. Faz sentido procurar por uma base genética específica ou uma justificativa para esses fenômenos? Muitos respondem "não" e se voltam para o campo da sociologia, em vez da sociobiologia, para explicar as propriedades emergentes complexas das sociedades humanas. Por esse motivo, a maioria dos pesquisadores que estuda o comportamento social animal tem rejeitado "sociobiologia" como o nome de sua disciplina, em favor de "ecologia comportamental".

DESCRIÇÃO DO COMPORTAMENTO | PRINCÍPIOS DA ETOLOGIA CLÁSSICA

Os primeiros etólogos procuraram identificar e explicar os componentes relativamente invariantes do comportamento compartilhados por diversas espécies animais. Desses estudos, emergiram vários conceitos popularizados primeiramente no influente livro de Tinbergen *O Estudo do Instinto* (1951).

A resposta de resgate de ovos do ganso-bravo *Anser anser* (Figura 36.2), descrita por Lorenz e Tinbergen, em um famoso artigo de 1938, ilustra alguns conceitos básicos do comportamento animal. Se Lorenz e Tinbergen oferecessem a uma fêmea de ganso-bravo um ovo a uma pequena distância do ninho, ela se levantava, estendia o pescoço até que o bico estivesse em cima do ovo, e então dobraria o pescoço, puxando o ovo cuidadosamente para o ninho.

Embora esse comportamento parecesse racional, Tinbergen e Lorenz observaram que, se removessem o ovo depois de a fêmea iniciar o resgate, ou se o ovo que estivesse sendo recolhido escorregasse para longe, a fêmea continuaria o movimento de resgate sem o ovo, até que estivesse novamente instalada confortavelmente no ninho. Então, vendo que o ovo não tinha sido recuperado, ela repetiria o movimento de resgate.

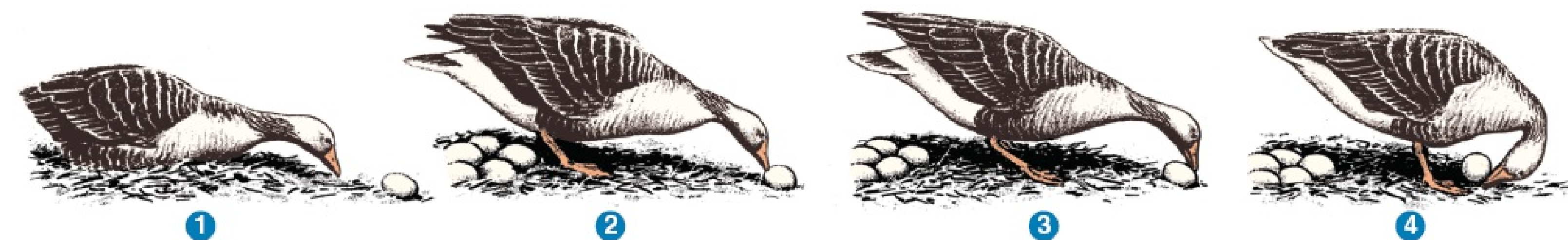


Figura 36.2 Comportamento de rolagem de ovo do ganso-bravo (*Anser anser*), estudado por Lorenz e Tinbergen. Nesse comportamento estereotipado, o ovo longe do ninho (*1*) é um estímulo de sinalização para o ganso aproximar-se dele (*2*) e empurrar o ovo para o ninho (*3 a 4*). A posição mostrada em 4 é usada para rolar o ovo para o ninho. É assim que o ganso completa sua volta ao ninho, mesmo que o ovo que está sendo recuperado role para longe.

Portanto, a ave executou o comportamento de buscar o ovo como um programa que, uma vez iniciado, tivesse que ser completado de um modo padrão. Lorenz e Tinbergen consideraram o resgate do ovo como um padrão "fixo" de comportamento: um padrão motor em grande parte invariável na sua execução. Um comportamento desse tipo, executado em uma sequência ordenada e previsível, é chamado de **comportamento estereotipado**. Naturalmente o comportamento estereotipado pode não ocorrer de modo idêntico em todas as ocasiões, mas ele deve ser reconhecível, mesmo quando executado de modo inapropriado. Os experimentos posteriores de Tinbergen esclareceram que a fêmea do ganso-bravo não

estava particularmente identificando o que recolhia. Quase qualquer objeto liso e arredondado colocado fora do ninho dispararia o comportamento de rolagem do ovo; até um pequeno cachorro de brinquedo e um grande balão amarelo foram zelosamente recolhidos. Quando a fêmea se sentava sobre esses objetos, eles obviamente não se adequavam, e ela os descartava.

Lorenz e Tinbergen perceberam que a presença de um ovo fora do ninho deve agir como um estímulo, ou gatilho, que libera o comportamento de resgate do ovo. Lorenz denominou o estímulo disparador de **liberador**; um estímulo simples no ambiente que dispararia um certo comportamento inato. Como o animal geralmente respondeu a algum aspecto específico do liberador (som, forma ou cor, por exemplo), o estímulo efetivo foi chamado de **estímulo de sinalização**. Os etólogos já descreveram centenas de estímulos de sinalização. Em todos os casos, a resposta é extremamente previsível. Por exemplo, o grito de alarme de gaivotas-prateadas adultas sempre libera uma resposta de aninhamento congelado* em seus filhotes. Certas mariposas noturnas adotam manobras evasivas ou mergulham no solo quando ouvem os trinados ultrassônicos dos morcegos que se alimentam delas (Capítulo 33); a maior parte dos outros sons não libera essa resposta.

Esses exemplos ilustram a natureza previsível e programada de muitos comportamentos animais. Isso é ainda mais evidente quando um comportamento estereotipado é liberado inapropriadamente. Na primavera, o macho do esgana-gato, *Gasterosteus aculeatus*, um pequeno peixe, seleciona um território que defende vigorosamente dos outros machos. A parte inferior do macho torna-se vermelho-brilhante, e a aproximação de outro macho com barriga vermelha libera uma postura de ameaça ou mesmo um ataque agressivo. A suspeita de Tinbergen de que a barriga vermelha do macho funcionava como um liberador para a agressão foi reforçada quando um caminhão vermelho do correio passando despertou um comportamento de ataque dos machos no seu aquário. Então, Tinbergen realizou experimentos, utilizando uma série de modelos apresentados aos machos. Ele descobriu que os machos atacavam furiosamente qualquer modelo que apresentasse uma listra vermelha, mesmo um pedaço roliço de cera com a parte inferior vermelha, e que um modelo bem semelhante a um macho de esgana-gato, mas sem o ventre vermelho, era menos frequentemente atacado (Figura 36.3). Tinbergen descobriu outros exemplos de comportamentos estereotipados liberados por estímulos de sinalização simples. Os machos de piscos-de-peito-ruivo europeus, *Erithacus rubecula*, atacavam furiosamente um feixe de penas vermelhas colocado no seu território, mas ignoravam um pisco-de-peito-ruivo jovem empalhado sem penas vermelhas (Figura 36.4).

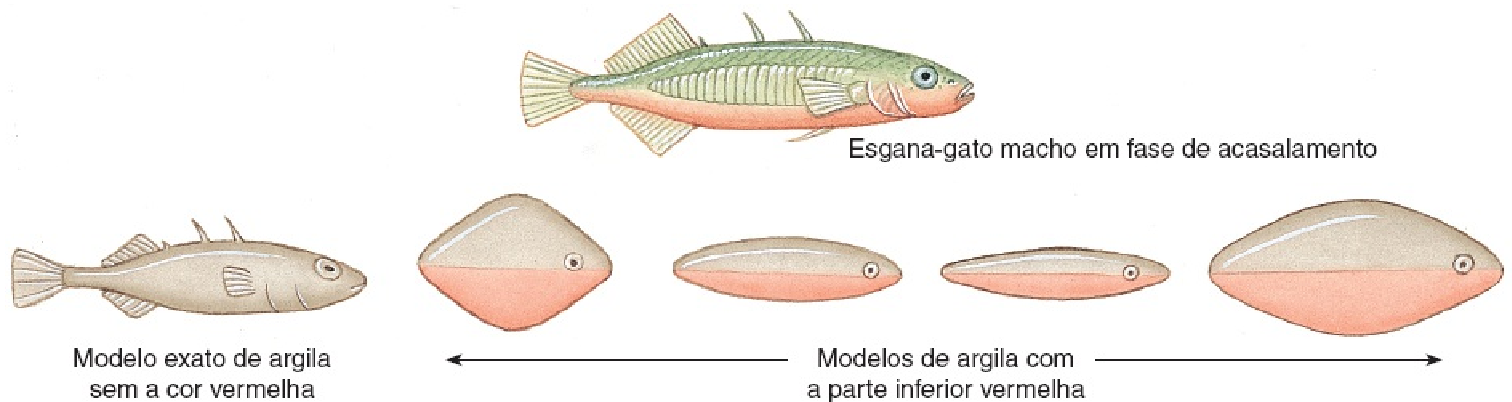


Figura 36.3 Modelos de esgana-gato utilizados no estudo do comportamento territorial. O modelo de um esgana-gato cuidadosamente feito, *Gasterosteus aculeatus* (*à esquerda*), sem o ventre vermelho, é muito menos frequentemente atacado por um macho territorial de esgana-gato do que os quatro modelos simples com ventre vermelho.

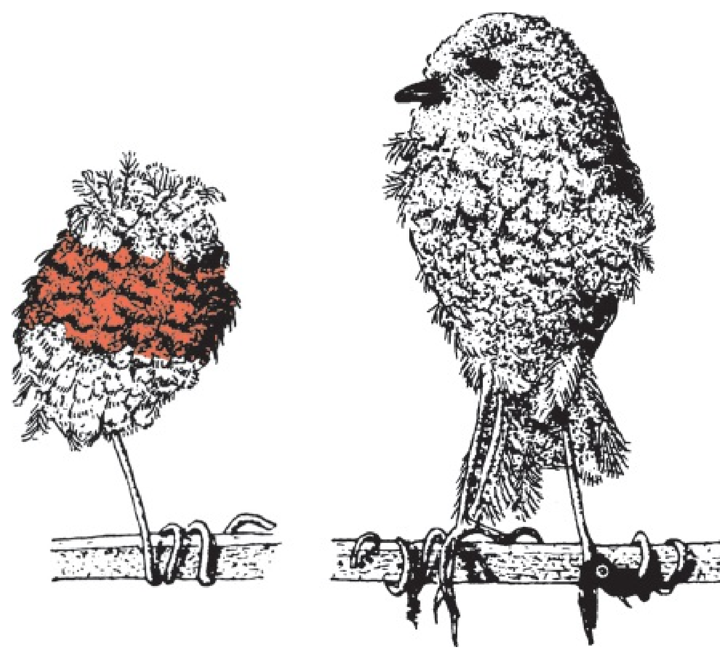


Figura 36.4 Dois modelos de um pisco-de-peito-ruivo, *Erithacus rubecula*. O feixe de penas vermelhas é atacado pelos machos, e a ave jovem empalhada (*à direita*), sem um peito vermelho, é ignorada.
De N. Tinbergen, The study of instinct, *Oxford University Press, Oxford, England, 1951; modificada de D. Lack,* The life of the robin, *H. F. & G. Witherby Ltd., London, England, 1943. Reproduzida com autorização de Oxford University Press.*

Nos exemplos citados, vimos os custos para um comportamento programado, que levam a respostas impróprias. Felizmente, para os esgana-gato de barriga vermelha, e para os piscos-de-peito-ruivo europeus, suas respostas agressivas para o vermelho funcionam apropriadamente a maior parte do tempo, porque objetos vermelhos são incomuns em seus ambientes. Por que esses e outros animais não usam o raciocínio para escolher a resposta apropriada? Sob condições que são relativamente constantes e previsíveis, as respostas automáticas pré-programadas podem ser mais eficientes. Mesmo que eles possam ou pudessem julgar uma resposta apropriada, poderiam gastar muito tempo. Os liberadores têm a vantagem de focar a atenção do animal no sinal relevante, e a liberação de um comportamento estereotipado pré-programado capacita o animal a responder rapidamente quando a velocidade é essencial para a sobrevivência ou sucesso reprodutivo.

Ao estudar a variação comportamental intraespecífica, os ecólogos comportamentais observaram que os indivíduos frequentemente diferem uns dos outros por um conjunto de comportamentos correlacionados, e que essas diferenças são consistentemente expressas em situações diferentes. Por exemplo, nas moscas *D. melanogaster* (Capítulo 5), algumas larvas são "andarilhas" no seu comportamento de forrageamento, percorrendo longas distâncias e explorando diferentes áreas de alimento, enquanto outras são "sedentárias", movendo-se somente por curtas distâncias, concentrando seu forrageamento na área local de alimento. As larvas andarilhas e sedentárias não diferem entre si no nível total de atividade de forrageamento, somente em relação às distâncias que percorrem durante essa atividade. Os dois tipos de larvas ilustram padrões comportamentais contrastantes existentes em uma **síndrome comportamental**, definida por Andrew Sih *et al*. como "um conjunto de comportamentos correlatos que refletem consistência entre indivíduos de comportamento em múltiplas (duas ou mais) situações". As síndromes comportamentais podem ter uma base genética e, assim, estarem sujeitas à evolução pela seleção natural. Por exemplo, o tipo larval andarilho de *D. melanogaster* é geneticamente dominante em relação ao tipo assentado na forma de alelos alternativos em um loco autossômico.

CONTROLE DO COMPORTAMENTO

O comportamento estereotipado sugeriu aos etólogos que eles observavam um comportamento herdado, ou **inato**. Muitos tipos de comportamentos pré-programados aparecem subitamente na ontogenia de um animal e são indistinguíveis de comportamentos similares desempenhados por indivíduos mais velhos e experientes. As aranhas Araneidae tecem teias orbitais sem aprendizado, e os grilos-machos cortejam as fêmeas sem lições dos mais experientes e sem aprendizado por tentativa e erro. Chamamos esses comportamentos de inatos ou instintivos.

Como a morfologia dos organismos, comportamentos instintivos são dependentes de interações de um organismo com seu

ambiente durante a ontogenia. Embora um instinto pareça rígido e fixo, instintos são produtos de mudança evolutiva e permanecem sujeitos a mudanças evolutivas posteriores, por seleção. Por exemplo, ninhadas de cães frequentemente apresentam tendências comportamentais características, que são diferentes entre as ninhadas, de acordo com a seleção imposta por criadores anteriores. Os criadores de cães pastores, por exemplo, constroem combinações genéticas que reforçam comportamentos úteis para o pastoreio de ovelhas e suprimem comportamentos destrutivos para essa tarefa. O treinamento dos indivíduos aumenta seu desempenho comportamental. Só raras vezes cães de outra ninhada expressariam comportamentos que contribuíssem para o pastoreio de ovelhas, embora todos os cães partilhem ancestrais comuns muito recentes para padrões evolutivos. Talvez seja mais fácil conceber a evolução de instintos como uma redução de repertórios comportamentais, em que o sistema nervoso reforça um subconjunto particular de comportamentos e limita o uso de alternativos. Em um ambiente diferente para o seu desenvolvimento, o comportamento resultante pode ser distinto.

Em animais invertebrados, muitas sequências complexas de comportamento são executadas de modo muito invariável, e parecem seguir regras precisas, sem aprendizado. O comportamento programado é importante para a sobrevivência, especialmente para os animais que nunca conheceram seus pais. Eles devem responder imediata e corretamente aos estímulos logo que emergem. Os animais de vida longa e com cuidado parental, ou outras oportunidades de interações sociais, no entanto, podem ainda melhorar ou mudar seu comportamento por aprendizagem.

Genética do comportamento

A transmissão hereditária da maior parte do comportamento inato é complexa, com muitos genes interagindo e fatores ambientais que influenciam cada atributo comportamental. Entretanto, alguns poucos exemplos de diferenças comportamentais intraespecíficas mostram uma transmissão mendeliana simples de pais para crias. Talvez o exemplo mais convincente seja a herança do comportamento higiênico em abelhas, *Apis mellifera*. Essas abelhas são suscetíveis a uma doença bacteriana, a cria pútrida americana (*Bacillus larvae*). Uma larva de abelha que pegue a doença morre. Se as abelhas removerem as larvas mortas do ninho, reduzirão as chances de a infecção se espalhar.

Algumas linhagens de abelhas, chamadas de “higiênicas”, abrem as células do ninho que contêm larvas podres e carregam-nas para fora do ninho. W. C. Rothenbuhler descreveu dois componentes nesse comportamento: primeiro, a remoção dos opérculos das células e, segundo, a remoção das larvas. As abelhas higiênicas têm genótipos homozigotos recessivos para dois genes diferentes. O comportamento de abertura é executado por indivíduos homozigotos para o alelo recessivo, *u*, em um gene, e o comportamento de remoção é executado por indivíduos homozigotos para o alelo recessivo, *r*, em um segundo gene (pelo fato de os comportamentos estudados serem expressos apenas nas fêmeas diploides, caracterizamos as linhagens utilizando genótipos diploides; machos são haploides, como indica a Figura 36.5). Quando Rothenbuhler cruzou abelhas higiênicas (*u/u r/r*) com a linhagem não higiênica (*U/U R/R*), verificou que todos os híbridos (*U/u R/r*) eram não higiênicos. Assim, somente as operárias que tinham ambos os genes em condição homozigota recessiva apresentavam o comportamento completo. A seguir, Rothenbuhler cruzou os híbridos com indivíduos da linhagem parental higiênica (“retrocruzamento”). Como era esperado, se o comportamento higiênico fosse transmitido por variação de alelos em dois genes, quatro tipos diferentes de abelhas resultariam (Figura 36.5). Aproximadamente, um quarto das abelhas eram homozigotas recessivas tanto para *u* como para *r* e apresentavam o comportamento completo: abriam as células e removiam as abelhas. Um quarto da cria (*u/u R/r* ou *u/u R/R*) abria as células, mas não removia as abelhas mortas. E um outro quarto (*U/u r/r* ou *U/U r/r*) não abria as células, mas removiam as larvas se outra operária abrisse. As operárias heterozigotas para o alelo dominante, em ambos os genes (*U/u R/r*), não executavam nenhuma parte do comportamento de limpeza (Figura 36.5). Os resultados mostram claramente que cada componente do comportamento de limpeza está associado a um gene que segrega independentemente do gene que influencia o outro componente comportamental.

LEGENDA: Fêmeas operárias

uu células abertas
*U_* células não abertas
rr remove larvas doentes
*R_* não remove larvas doentes

Higiênicas homozigotas — Não higiênicas hemizigóticas

♀ *u/u r/r* × ♂ *U/O R/O*

↓

U/u R/r Híbridos não higiênicos

U/u R/r × *u/O r/O* Retrocruzamento de higiênicas com abelhas híbridas

u/u r/r
Higiênicas

U/u r/r
Não higiênicas, não abrem, mas podem remover larvas mortas

u/u R/r
Não higiênicas, abrem, deixam as larvas mortas dentro das células

U/u R/r
Não higiênicas, não abrem nem removem larvas mortas



Figura 36.5 A genética do comportamento higiênico em abelhas melíferas, como demonstrado por W. C. Rothenbuhler. Os resultados revelam dois genes com segregação independente, um associado à abertura das células que contêm larvas doentes, e outro associado à remoção das larvas das células. A progênie de machos hemizigóticos não é mostrada. Ver o texto para mais explicações.

A maior parte dos comportamentos herdados não apresenta segregação simples e independência; em vez disso, os híbridos das subespécies, ou espécies, geralmente apresentam comportamento intermediário ou confuso. Um estudo clássico de W. C. Dilger sobre o comportamento de nidificação em diferentes espécies de periquitos-namorados revelou esse resultado. Os periquitos-namorados são pequenos "papagaios" do gênero *Agapornis* (Figura 36.6). Cada uma das espécies tem seu próprio método de corte e técnica para carregar material de nidificação. Os periquitos-namorados-de-fischer (*A. personata fischeri*) cortam tiras compridas da vegetação para usar como material de nidificação e carregam-nas para o ninho, uma tira por vez. Os periquitos-namorados *A. roseicollis* carregam várias tiras de material de nidificação despedaçado simultaneamente, enfiando-as no meio das penas do dorso inferior e do rabo. Dilger, que cruzou com sucesso as duas espécies, descobriu que os híbridos exibiam um conflito confuso entre a tendência de carregar material nas penas (herdada de *A. roseicollis*) e a tendência de carregar material no bico (herdada dos periquitos-namorados-de-fischer) (ver Figura 36.6). Os híbridos tanto tentavam colocar o material entre as penas como carregá-lo no bico, sem desempenhar corretamente nenhum dos comportamentos. Os híbridos herdaram um comportamento intermediário entre aqueles apresentados pelos pais. Com a experiência, os híbridos melhoraram a sua capacidade de carregar, tendendo a carregar material no bico, como os periquitos-namorados-de-fischer.

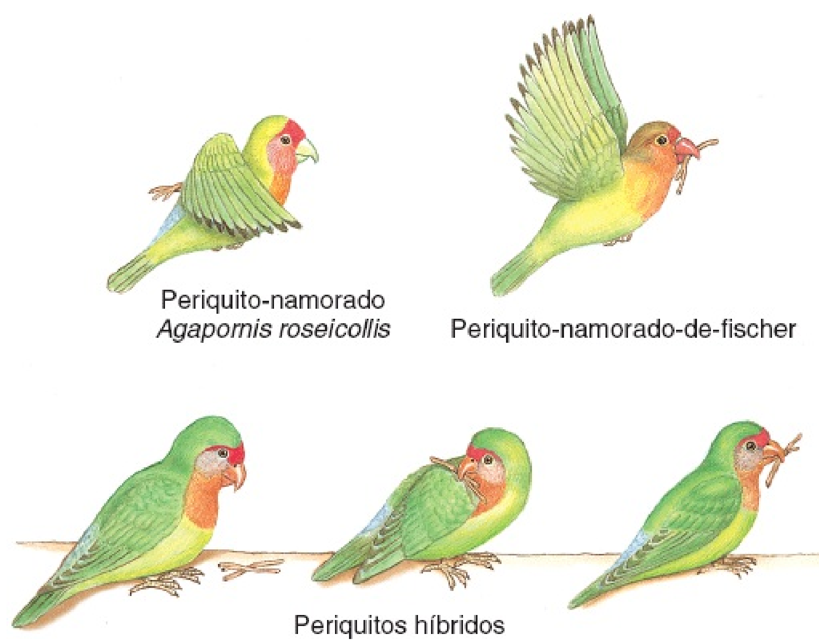


Figura 36.6 Comportamento confuso em periquitos-namorados híbridos *Agapornis* sp. O periquito-namorado *A. roseicollis* carrega o material de nidificação enfiado em suas penas; os periquitos-namorados-de-fischer carregam o material em seus bicos. Os híbridos tentam carregar de ambos os modos, e nenhum deles realizado inicialmente com sucesso, embora as aves por fim acabassem por aprender a carregar o material em seus bicos, como o periquito-namorado-de-fischer.

Aprendizagem e diversidade de comportamento

Um outro aspecto do comportamento é a aprendizagem, que definimos como a modificação do comportamento por experiência. Um excelente sistema de modelo para estudar os processos de aprendizagem é o molusco opistobrânquio marinho *Aplysia* (Figura 36.7), alvo de intensa experimentação por E. R. Kandel e colegas. As brânquias de *Aplysia* são parcialmente cobertas pela cavidade do manto e ligadas ao exterior por um sifão (Figura 36.8). Se alguém tocar o sifão, a *Aplysia* retrai seu sifão e brânquias, envolvendo-os na cavidade do manto. Essa resposta protetora simples, chamada de reflexo de retração das brânquias, é repetida quando a *Aplysia* estende novamente seu sifão. Entretanto, se o sifão for tocado repetidamente, a *Aplysia* diminui a resposta de retração da brânquia e ignora o estímulo. Essa modificação comportamental ilustra uma forma muito difundida de aprendizagem denominada **habituação**. Se um estímulo nocivo (p. ex., um choque elétrico) for dado na cabeça, ao mesmo tempo que o sifão é tocado, a *Aplysia* torna-se **sensibilizada** ao estímulo e retrai suas brânquias completamente, como o fazia antes de ocorrer a habituação. A sensibilização pode assim reverter a habituação prévia.

As rotas nervosas de habituação e sensibilização são conhecidas em *Aplysia*. Os receptores no sifão conectam-se, através de neurônios sensoriais (rotas negras na Figura 36.8), aos neurônios motores (rota azul na Figura 36.8), que controlam os músculos de retração das brânquias e os músculos da cavidade do manto. Kandel verificou que a estimulação repetida do sifão diminuía a liberação do neurotransmissor sináptico dos neurônios sensoriais. Os neurônios sensoriais continuam a disparar quando o sifão é tocado, mas, com um número menor de neurotransmissores liberados na sinapse, o sistema torna-se menos receptivo.



Figura 36.7 A lebre-marinha *Aplysia* sp., um gastrópode opistobrânquio utilizado em muitos estudos neurofisiológicos e comportamentais.

A sensibilização necessita da ação de um tipo diferente de neurônio, chamado de interneurônio facilitador. Esses interneurônios fazem conexões entre os neurônios sensoriais, na cabeça do animal, e os neurônios motores, que controlam os músculos da brânquia e do manto (ver Figura 36.8). Quando os neurônios sensoriais na cabeça são estimulados por um choque elétrico, eles disparam interneurônios facilitadores, posicionados nos terminais sinápticos dos neurônios sensoriais (rotas vermelhas na Figura 36.8). Por sua vez, essas terminações *aumentam* a quantidade de neurotransmissor liberado pelos neurônios sensoriais do sifão. Essa liberação aumenta a excitação dos interneurônios excitatórios e dos neurônios motores, que conduzem à brânquia e aos músculos do manto. Os neurônios motores agora disparam mais prontamente do que antes. O sistema está agora sensibilizado, porque qualquer estímulo no sifão produz uma resposta intensa de retração das brânquias.

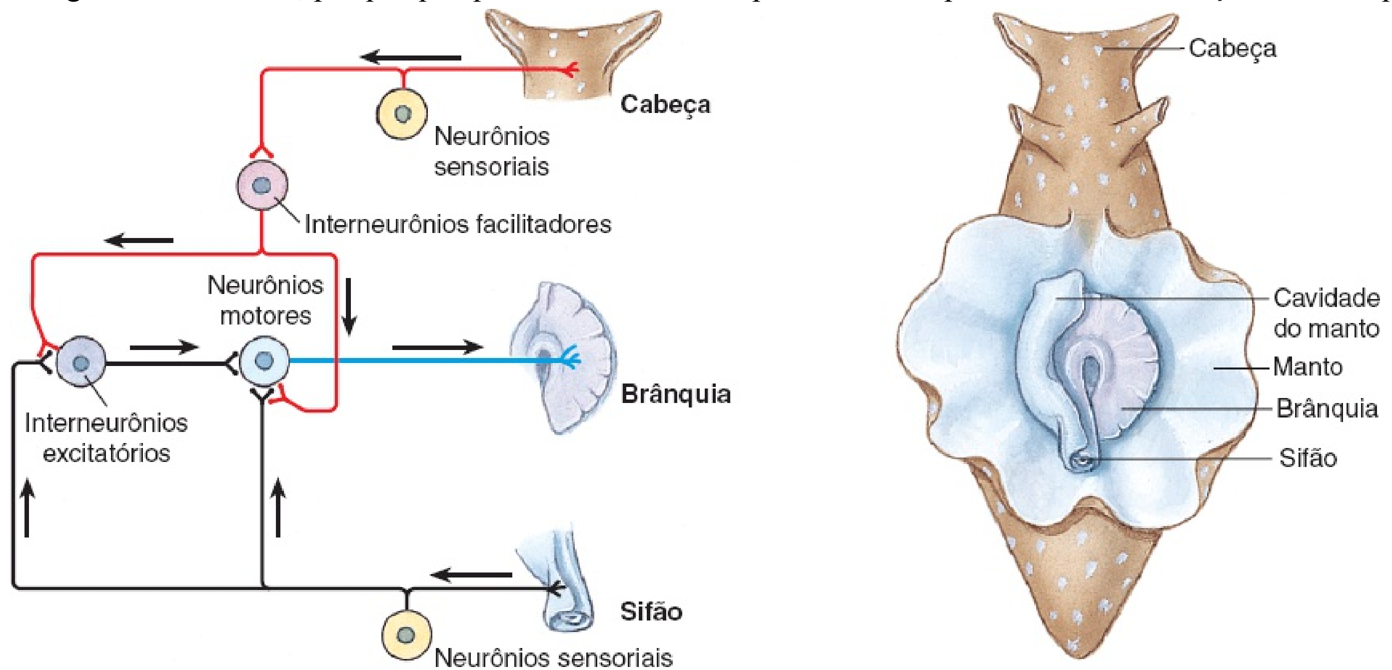


Figura 36.8 Circuito neural relacionado com a habituação e sensibilização do reflexo de retração das brânquias do molusco marinho *Aplysia*. Ver o texto para a explicação.

Os estudos de Kandel indicam que a intensificação ou o enfraquecimento do reflexo de retração das brânquias envolvem mudanças nos níveis de neurotransmissores nas sinapses existentes. Entretanto, tipos mais complexos de aprendizagem podem implicar a formação de novas rotas e conexões neurais, assim como mudanças em circuitos existentes.

Estampagem

Um outro tipo de comportamento aprendido é a **estampagem**, a imposição de um comportamento estável em um animal jovem, por exposição a estímulos específicos, durante um período crítico de seu desenvolvimento. Assim que um ganso, ou um pato, recém-nascido se torna forte o suficiente para andar, ele segue a mãe quando esta se afasta do ninho. Depois de seguir a mãe

por algum tempo, ele não segue nenhum outro animal. Entretanto, se os ovos eclodirem em uma incubadora, ou se a mãe for separada dos ovos tão logo eclodam, os jovens gansos seguem o primeiro objeto grande que veem. À medida que crescem, preferem a "mãe" artificial a qualquer outra coisa, inclusive a mãe verdadeira. Diz-se que os jovens gansos foram estampados pela mãe artificial.

A estampagem já havia sido observada no século I D.C., quando o naturalista romano Plínio, o Velho, escreveu sobre "um ganso que seguia Lacydes como um cão fiel". Konrad Lorenz foi o primeiro a estudar a estampagem sistematicamente. Ao criar artificialmente gansos jovens cinzentos, esses formaram um vínculo imediato e permanente com Lorenz, e o seguiam, gingando ou nadando, aonde quer que ele fosse (ver Figura 36.9). Não era mais possível induzi-los a seguir a própria mãe ou outro ser humano. Lorenz descobriu que o período de estampagem é restrito a um breve período sensível, no início da vida de um indivíduo, e que, uma vez estabelecido, o vínculo estampado geralmente persiste por toda a vida.

A estampagem mostra que o cérebro de um ganso (ou o cérebro de inúmeras outras aves e mamíferos, que têm comportamento parecido com estampagem) adota a experiência de estampagem. Em algumas espécies, a seleção natural favorece a evolução de um cérebro que estampa de tal modo que seguir a mãe e obedecer a seus comandos são importantes para a sobrevivência. O fato de um jovem ganso poder ser estampado por um pato de brinquedo mecânico, ou por uma pessoa, sob condições artificiais, é um custo tolerável, porque raramente jovens gansos encontrarão esses estímulos em seus ambientes naturais. As desvantagens da simplicidade do sistema são sobrepujadas pelas vantagens de sua confiabilidade.



Figura 36.9 Gansos jovens cinzentos estampados com Konrad Lorenz seguem-no tão confiantemente como o fariam com a mãe natural.

Um último exemplo completa nossa reflexão sobre aprendizagem. Aves canoras demostram sólidas diferenças sexuais em muitos comportamentos. Os machos de muitas espécies de aves têm cantos territoriais característicos, que identificam os cantores para outras aves e anunciam os direitos territoriais para outros machos da espécie. Como muitas outras aves canoras, o macho do tico-tico-de-coroa-branca *Zonotrichia leucophrys* deve aprender o canto de sua espécie ouvindo o canto de seu pai. Se um tico-tico for criado em laboratório, sob isolamento acústico, ele desenvolve um canto anormal (Figura 36.10); se uma ave isolada ouvir gravações de cantos normais desses tico-ticos durante um período crítico de 10 a 50 dias após a sua eclosão, ela aprenderá o canto normalmente. Ela até copiará o dialeto local que ouvir.

As características do canto não são determinadas somente pela aprendizagem. Se, durante o período crítico de aprendizagem, um macho isolado de *Zonotrichia leucophrys* ouvir uma gravação de outra espécie de tico-tico, mesmo de uma proximamente relacionada, ele não aprende o canto. Ele só aprende o canto adequado à sua própria espécie. Portanto, embora o canto deva ser aprendido, o cérebro é compelido a reconhecer e a aprender somente as vocalizações produzidas por machos de sua espécie. O aprendizado de um canto errado poderia resultar em caos comportamental, e a seleção natural favorece um sistema que elimina esses erros. A navegação de aves migratórias sazonais (Capítulo 27) ilustra outro exemplo de interações complexas de fatores aprendidos e inatos.

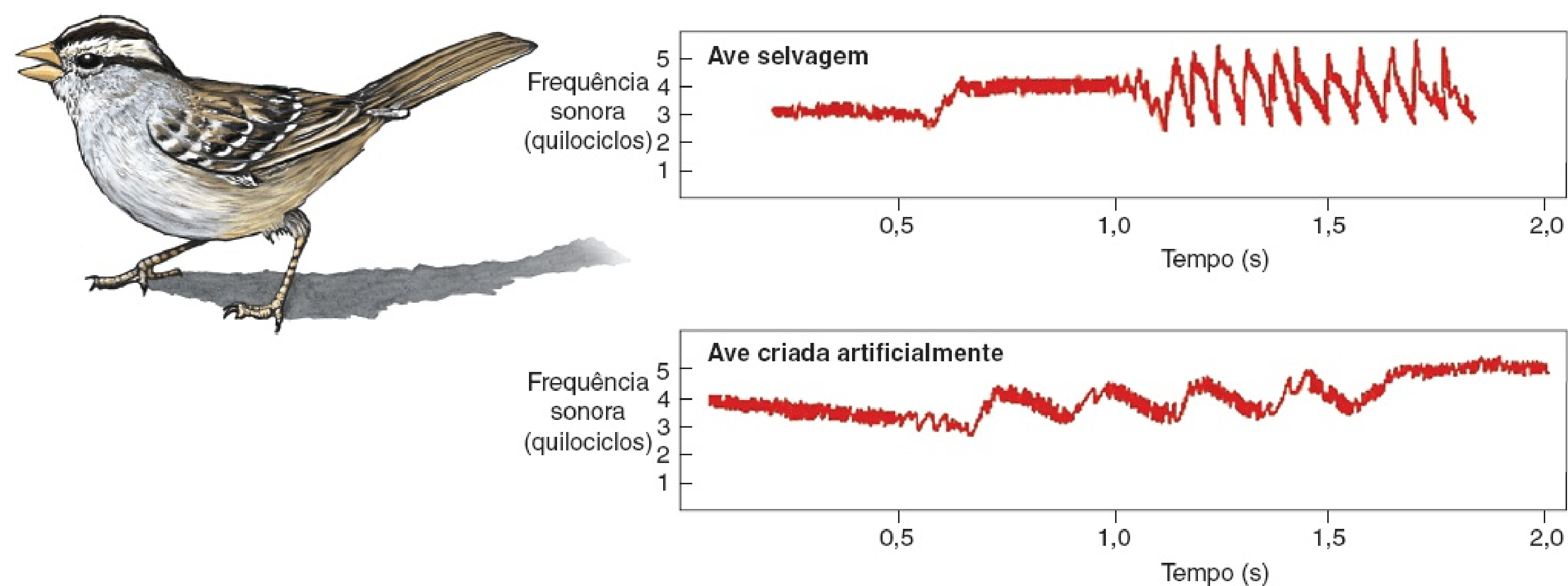


Figura 36.10 Espectrogramas sonoros de cantos do tico-tico-de-coroa-branca *Zonotrichia leucophrys*. *Acima*, cantos naturais de aves selvagens; *abaixo*, canto anormal de ave isolada.

COMPORTAMENTO SOCIAL

Quando pensamos em animais "sociais", tendemos a pensar nas colônias extremamente estruturadas de abelhas melíferas (*Apis mellifera*), em manadas de antílopes pastando nas planícies africanas (Figura 36.11), em cardumes de arenques ou em bandos de estorninhos. O comportamento social de animais *da mesma espécie*, que vivem juntos, não se limita, de forma alguma, a esses exemplos óbvios. Um comportamento social é qualquer interação que resulte da resposta de um animal a outro da mesma espécie. Mesmo um par de machos rivais, lutando pela posse de uma fêmea, está exibindo uma interação social.

As agregações sociais representam somente um tipo de comportamento social e, na verdade, nem todas as agregações de animais são sociais. As nuvens de mariposas atraídas por uma luz à noite, cracas atraídas por um objeto flutuante ou trutas reunidas no fundo mais frio de uma correnteza constituem agrupamentos de animais que estão respondendo a sinais ambientais. As agregações sociais dependem de sinais dos próprios animais, que os fazem permanecer juntos e influenciar uns aos outros.

Nem todos os animais que exibem socialidade são sociais no mesmo grau. Embora todas as espécies que se reproduzam sexualmente devam cooperar, pelo menos o suficiente para completar a fertilização, alguns animais limitam sua socialidade adulta ao acasalamento. Alternativamente, cisnes, gansos, albatrozes e castores, para citar somente alguns, formam fortes vínculos monógamos, que perduram por toda a vida. Geralmente, os vínculos sociais mais persistentes formam-se entre mães e seus filhotes, e, para aves e mamíferos, esses vínculos em geral terminam com o aparecer das penas ou com o desmame.

Consequências seletivas da socialidade

O etólogo Tim Clutton-Brock diferencia o **comportamento coordenado socialmente**, em que um indivíduo adéqua suas ações na presença de outros para melhorar seu próprio sucesso reprodutivo diretamente, do **comportamento cooperativo**, em que um indivíduo executa atividades que beneficiam outros porque tal comportamento acabará por beneficiar as contribuições genéticas desse indivíduo para futuras gerações. A primeira categoria inclui comportamentos competitivos e agonísticos, territorialidade e formação de vários sistemas de acasalamento. A última categoria inclui comportamentos de reprodução e coleta cooperativa e, principalmente, comportamentos que possam beneficiar os parentes próximos do indivíduo ou fazem com que os outros retribuam com um comportamento benéfico. Se a presença de um indivíduo em um grupo beneficiar a sobrevivência e o sucesso reprodutivo do mesmo, a seleção deverá favorecer a evolução de estratégias cooperativas.



Figura 36.11 Manada mista de antílopes e zebras comuns pastando em uma savana da África tropical.

As agregações sociais são benéficas para a defesa, passiva ou ativa, contra predadores. Os bois-almiscarados formam um círculo de defesa passivo, quando são ameaçados por uma alcateia, ficando muito menos vulneráveis do que um indivíduo que enfrenta os lobos sozinho.

Como exemplo de defesa ativa, uma colônia de gaivotas-de-cabeça-preta, *Chroicocephalus ridibundus*, em época de acasalamento, alertada pelos gritos de alarme de algumas delas, ataca os predadores *em massa*; esse ataque coletivo desencoraja um predador mais eficientemente do que ataques individuais. Embora divididos em unidades sociais denominadas colônias, os membros de uma cidade de cães-de-pradaria, *Cynomys ludovicianus* (Capítulo 28), cooperam quando um perigo os ameaça, avisando-se mutuamente com um latido especial. Assim, cada indivíduo em uma organização social beneficia-se dos olhos, ouvidos e narinas de todos os outros membros do grupo. Os testes experimentais, que utilizaram uma ampla variedade de predadores e de presas, apoiam a noção de que, quanto maior o grupo, menor a probabilidade de um indivíduo dentro do grupo ser comido.

A socialidade oferece vários benefícios potenciais para a reprodução. Facilita encontros entre machos e fêmeas, atividade que pode consumir muito tempo e energia para animais solitários. A socialidade também sincroniza o comportamento reprodutivo, por meio da estimulação mútua dos indivíduos. Além disso, o cuidado parental que animais sociais fornecem aos filhotes aumenta a sobrevivência da cria (Figura 36.12). A vida social fornece aos indivíduos oportunidade de ajudar e compartilhar alimento com filhotes que não sejam os seus. Essas interações dentro de uma rede social produziram alguns comportamentos cooperativos complicados entre os pais, seus filhotes e seus parentes.



Figura 36.12 Um filhote de babuíno amarelo (*Papio cyanocephalus*) monta como um jóquei em sua mãe. Mais tarde, à medida que o filhote vai sendo desmamado, o vínculo entre a mãe e o filhote enfraquece e ela se recusa a carregá-lo.

Das muitas outras vantagens da socialidade, observadas pelos etólogos, mencionamos somente algumas nessa breve introdução: cooperação na caça ao alimento; aconchego para proteção mútua durante clima rigoroso; oportunidades para divisão de trabalho, que é particularmente bem desenvolvida nos insetos sociais; e o potencial para aprendizagem e transmissão de informação útil através de uma sociedade.

No Japão, observadores de uma colônia seminatural de macacos do gênero *Macaca* narraram um exemplo interessante de aquisição e transmissão de tradição em uma sociedade. Em um alimentador, na praia, colocaram batatas-doces e trigo para os macacos de uma colônia que vivia em uma ilha. Um dia, observaram uma jovem fêmea, chamada Imo, lavando a areia de uma batata-doce na água do mar. O comportamento foi rapidamente imitado pelos companheiros da mesma idade de Imo e, depois, pela mãe. Mesmo mais tarde, quando as jovens membros da tropa tornaram-se mães, elas entravam no mar para lavar suas batatas; sua cria as imitava sem hesitação. A tradição tornou-se firmemente estabelecida na tropa (Figura 36.13).



Figura 36.13 Macaco-japonês lavando batatas-doces. A tradição iniciou-se quando uma jovem fêmea, chamada Imo, começou a lavar a areia das batatas antes de comê-las. Os membros mais jovens da tropa rapidamente imitaram o comportamento.

Alguns anos mais tarde, Imo, uma adulta, descobriu que podia separar o trigo da areia, jogando um punhado de trigo com areia na água; ao deixar a areia afundar, ela podia apanhar os grãos flutuantes para comer. Novamente, em poucos anos, a peneiração do trigo tornou-se uma tradição na tropa.

Os companheiros da mesma idade de Imo, e os indivíduos socialmente inferiores, copiaram suas inovações mais prontamente. Os machos adultos, superiores de Imo na hierarquia social, não adotariam a prática, continuando a tirar laboriosamente grãos úmidos de areia de suas batatas-doces e a explorar a praia atrás de grãos de trigo soltos.

A aquisição das habilidades de limpeza de alimento por Imo e seus companheiros mostrou que um ambiente social fornece oportunidades de aquisição e partilha de comportamentos aprendidos complexos, que transcendem a simples estampagem e habituação. Os comportamentos de limpeza de alimento de Imo revelam uma resposta condicionada, o aprendizado de certos métodos que conduzem repetidamente ao resultado esperado, somado ao raciocínio e perspicácia para avaliar quais os métodos úteis para a limpeza de vários itens alimentares.

A vida social também tem algumas desvantagens, se comparada com a existência solitária. As espécies que sobrevivem a predadores potenciais, através da camuflagem, ganham por ser dispersas. Os grandes predadores beneficiam-se de uma existência solitária por uma razão diferente: sua necessidade de um grande suprimento de presa. Assim, não existe uma vantagem adaptativa dominante para a socialidade, que inevitavelmente desfavoreça o modo de vida solitário. As vantagens e desvantagens dependem da situação ecológica.

Comportamento agonístico ou competitivo

Os animais podem competir por alimento, água, parceiros sexuais ou abrigo, quando esses recursos são limitados e, portanto, valem uma luta. Muito do que os animais fazem para resolver a competição é chamado de **agressão**, que podemos definir como uma ação física ofensiva, ou ameaça, para forçar outros a abandonar alguma coisa que possuam ou poderiam conseguir. Muitos etólogos consideram a agressão como parte de uma interação um pouco mais abrangente, chamada de comportamento **agonístico** (Gr. luta), que se refere a qualquer atividade relacionada com a luta, seja ela agressão, defesa, submissão ou fuga.

A maior parte dos encontros agressivos é desprovida da violência que geralmente associamos à luta. Muitas espécies têm armas especializadas, como dentes, bicos, garras ou chifres afiados, usadas para se proteger ou predar outras espécies. Embora sejam potencialmente perigosas, essas armas raramente são usadas de modo a infligir danos graves a membros *de sua própria espécie*.

A agressão animal intraespecífica raramente resulta em dano ou morte, porque os animais evoluíram muitos ***displays* de ameaça ritualizados** simbólicos, que carregam significados mutuamente compreensíveis para estabelecer uma hierarquia de dominância na população. Um *display* ritualizado é um comportamento que foi modificado ao longo da evolução, para se tornar cada vez mais efetivo como função comunicativa. Por meio da **ritualização**, movimentos ou características simples tornam-se mais intensas, conspícuas, ou precisas, e adquirem uma função como sinal que reduz os equívocos. As lutas por cópulas, alimento ou território transformam-se em torneios ritualizados, em vez de infindáveis batalhas sangrentas. Quando caranguejos do gênero *Uca* (ver Figura 20.26C) disputam um território reprodutivo nas areias entremarés, suas grandes pinças ficam apenas ligeiramente abertas. Mesmo durante lutas intensas, quando as pinças são usadas, os caranguejos agarram-se de modo a evitar um dano recíproco. Ao competir por uma fêmea, machos de mambas negras, *Dendroaspis polylepis,* empregam ataques estilizados enroscando-se uns nos outros; cada um tenta cabecear o outro, até que uma das cobras se cansa e foge. Os rivais não se mordem. Os machos de muitas espécies de peixes lutam por fronteiras territoriais, exibindo o flanco, inflando-se para se tornarem o mais ameaçadores possível. O conflito geralmente acaba quando um dos animais percebe sua inferioridade óbvia na hierarquia social, e se retira. As girafas rivais travam disputas altamente simbólicas, nas quais dois machos ficam de lado enroscando e desenroscando seus pescoços (Figura 36.14). Nenhum deles usa seus cascos potencialmente letais no outro, e ninguém sai machucado.



Figura 36.14 Machos de girafa-masai, *Giraffa camelopardalis*, lutam por dominância social. Essas lutas são altamente simbólicas, e raramente resultam em danos.

Assim, os animais lutam como se fossem programados por regras que evitem danos sérios. As lutas entre carneiros das montanhas rivais são espetaculares para se assistir, e o som dos cornos se chocando pode ser ouvido a centenas de metros (Figura 36.15), mas o crânio é tão bem protegido pelos cornos compactos, que só acidentalmente ocorre algum dano. Entretanto, apesar dessas restrições, ocasionalmente os combates agressivos podem se transformar em lutas verdadeiras até a morte do rival. Quando machos de elefantes africanos, *Loxodonta africana*, não conseguem resolver conflitos de dominância com posturas rituais, sem usar força, podem recorrer a batalhas incrivelmente violentas, em que cada um tenta afundar suas presas nas partes mais vulneráveis do corpo do oponente.



Figura 36.15 Macho do carneiro das montanhas, *Ovis canadensis*, luta por dominância social durante a estação de acasalamento.

Entretanto, mais comumente, o perdedor de um combate ritualizado pode simplesmente fugir, ou sinalizar a derrota mediante um ritual de subordinação especializado. Um provável perdedor ganha ao comunicar sua submissão o mais rapidamente possível, evitando assim uma destruição. Esses *displays* de submissão, que sinalizam o fim de uma luta, podem ser quase que o oposto dos *displays* de ameaça (Figura 36.16). No seu livro, *The Expression of the Emotions in Man and Animals* (1872), Charles Darwin descreveu a natureza aparentemente oposta dos *displays* de ameaça e de apaziguamento como o "princípio da antítese". Até hoje, o princípio é aceito pelos etólogos.

O vencedor de uma competição agressiva é dominante em relação ao perdedor, o subordinado. Para o vitorioso, a dominância significa maior acesso a todos os recursos disputados, que contribuem para o sucesso reprodutivo: alimento, cópulas e território. Em uma espécie social, as interações de dominância frequentemente formam uma **hierarquia de**

dominância. Um animal do topo vence os combates com todos os outros membros do grupo social; o segundo na hierarquia vence todos, menos o indivíduo do topo da hierarquia.

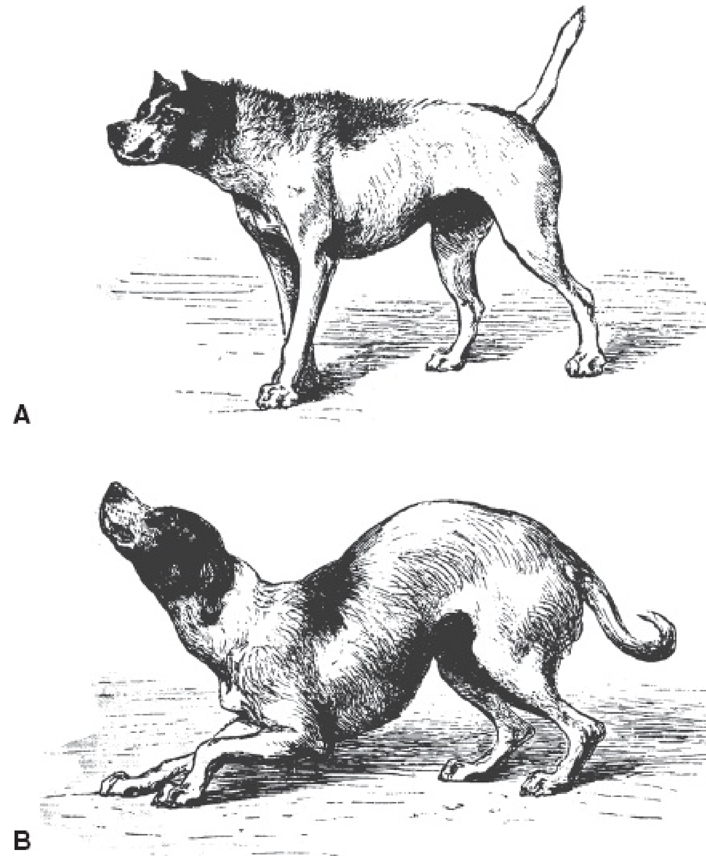


Figura 36.16 O princípio da antítese de Darwin exemplificado pelas posturas dos cães. **A.** Um cão se aproxima do outro com intenções hostis, agressivas. **B.** O mesmo cão em postura humilde e conciliatória. Os sinais de *display* agressivo foram invertidos.

Essa hierarquia simples, ordenada, foi observada pela primeira vez em galinhas, *Gallus gallus*, por Schjelderup-Ebbe, que a denominou hierarquia da "ordem das bicadas". Uma vez estabelecida a hierarquia social, as bicadas reais diminuem e são substituídas por ameaças, blefes e posturas de submissão. As galinhas e os galos dominantes conseguem acesso inconteste a alimento e água, áreas de ciscagem e ao poleiro. O sistema funciona porque reduz tensões sociais, que viriam à tona constantemente se os animais tivessem que lutar o tempo todo por recursos.

Nem todas as hierarquias de dominância têm indivíduos claramente dominantes e claramente subordinados. Em algumas hierarquias, os animais dominantes são frequentemente desafiados por subordinados. Em qualquer ordem social, os subordinados podem nunca se reproduzir e, em épocas de escassez de alimento, frequentemente são os primeiros a morrer.

Territorialidade

A posse de um território é outra faceta da socialidade em populações animais. Um território é uma área fixa cujos ocupantes excluem intrusos *da mesma espécie*. Essa exclusão implica a defesa da área contra intrusos e em ser conspícuo nela. A defesa territorial ocorre em inúmeros animais: insetos, crustáceos, peixes, anfíbios, lagartos, aves e mamíferos, incluindo humanos.

Algumas vezes, o espaço defendido move-se com o indivíduo. A distância individual, por exemplo, pode ser observada no espaçamento entre andorinhas ou pombos em um fio metálico, gaivotas na praia ou pessoas em uma fila de ônibus.

Geralmente, a territorialidade é uma alternativa ao comportamento de dominância, embora ambos os sistemas possam operar na mesma espécie. Um sistema territorial pode funcionar bem quando a população é pequena, mas pode desmoronar com o aumento da densidade populacional e ser substituído por hierarquias de dominância, quando todos os animais ocupam um espaço comum.

Como qualquer outra tentativa competitiva, a territorialidade tem custos e vantagens. É benéfica quando assegura acesso a recursos limitados, *a não ser* que os limites territoriais não possam ser mantidos com pouco esforço. Os supostos benefícios

de um território são numerosos: acesso inconteste à área de forrageamento; aumento da atratividade para as fêmeas, reduzindo assim os problemas de formação de pares, acasalamento e criação dos jovens; redução da transmissão de doenças; redução da vulnerabilidade a predadores. As vantagens de possuir um território começam a declinar se o indivíduo tem que passar a maior parte do tempo em disputas acerca das fronteiras com os vizinhos e outros intrusos.

A maior parte do tempo e da energia necessários para a territorialidade é despendida no início do estabelecimento do território. Uma vez determinadas, as fronteiras tendem a ser respeitadas, e o comportamento agressivo diminui à medida que os vizinhos territoriais começam a se reconhecer. Na verdade, os vizinhos podem parecer tão pacíficos, que um observador, que não estava presente quando os territórios foram estabelecidos, pode concluir erroneamente que os animais não são territoriais. Nos leões-marinhos de Galápagos, *Zalophus wollebaeki*, os machos dominantes com muitas fêmeas raramente brigam com seus vizinhos, que possuem seus próprios territórios para defender. Entretanto, eles devem permanecer constantemente vigilantes contra machos solteiros que desafiam seus privilégios de acasalamento, e um deles por fim o acabará substituindo, normalmente em uns poucos meses.

As aves são conspicuamente territoriais. Por exemplo, um pardal-macho *Melospiza melodia* tem um território de aproximadamente 0,30 ha. Em uma dada área, o número de pardais permanece aproximadamente o mesmo todo ano. A população permanece estável porque os jovens ocupam os territórios dos adultos que morrem. Qualquer excedente na população de pardais é excluído dos territórios e, portanto, incapaz de acasalar.

As aves marinhas, como gaivotas, atobás e albatrozes, ocupam colônias divididas em territórios muito pequenos, apenas grandes o suficiente para a nidificação (Figura 36.17). Os territórios dessas aves não podem incluir seus locais de pesca, pois todas forrageiam no mar, onde o alimento está sempre mudando de lugar e é partilhado por todas.

O comportamento territorial não é tão proeminente nos mamíferos como nas aves. Os mamíferos são menos móveis do que aves, tornando mais difícil para eles patrulhar um território contra intrusos. Em vez disso, muitos mamíferos têm **áreas de vida** (Capítulo 28). Uma área de vida é a área total que um indivíduo percorre durante suas atividades. Não é uma reserva exclusiva e defendida, mas se sobrepõe às áreas de vida de outros indivíduos da mesma espécie.

Por exemplo, as áreas de vida de tropas de babuínos se sobrepõem extensivamente, embora uma pequena parte de cada área torne-se o território reconhecido para uso exclusivo de cada tropa. As áreas de vida podem mudar consideravelmente de acordo com as estações do ano. Uma tropa de babuínos pode ter que se mudar para uma nova área durante a estação seca, para obter água e melhores pastagens. Antes de os seres humanos restringirem seus movimentos, os elefantes realizavam grandes migrações sazonais pela savana africana, em busca de novas áreas de alimentação. Entretanto, em cada estação, as áreas de vida estabelecidas são notavelmente consistentes em tamanho.



Figura 36.17 Colônia de nidificação de gansos-patola, *Morus bassanus*. Note o espaçamento preciso dos ninhos, com cada ocupante a uma distância de uma bicada de seus vizinhos.

Sistemas de acasalamento

Os animais apresentam sistemas de acasalamento diversos. Geralmente, os ecólogos comportamentais classificam os sistemas de acasalamento, de acordo com os modos de associação entre machos e fêmeas, durante o acasalamento. A **monogamia** é uma associação entre um macho e uma fêmea por vez. A **poligamia** é um termo geral, que incorpora todos os sistemas de acasalamento múltiplos, em que fêmeas e machos podem ter mais de um parceiro. A **poliginia** refere-se a um macho que acasala com mais de uma fêmea. A **poliandria** é um sistema no qual uma fêmea acasala com mais de um macho. Existem tipos específicos de poliginia. A **poliginia de defesa de recurso** ocorre quando machos obtêm indiretamente acesso a fêmeas por possuírem recursos críticos. Por exemplo, as fêmeas de rãs-touro americanas, *Lithobates catesbeianus* (Capítulo 25), preferem acasalar com machos maiores e mais velhos. Esses machos defendem territórios de qualidade superior aos defendidos por machos menores, porque seus territórios têm temperaturas favoráveis ou porque não têm sanguessugas predadoras. A **poliginia de defesa das fêmeas** ocorre quando as fêmeas se agregam e, consequentemente, são defensáveis. Assim, quando fêmeas de elefantes-marinhos residem em uma ilha pequena, os machos dominantes podem defendê-las e acasalar com elas com relativa facilidade (Figura 36.18). Essa situação era anteriormente conhecida como um “harém”. A **poliginia de dominância dos machos** ocorre quando as fêmeas selecionam os parceiros nas agregações em que os machos competem por uma oportunidade de acasalamento. Por exemplo, alguns animais estabelecem **arenas**. Uma arena é um local de *display* comunal, onde machos se congregam para atrair e cortejar fêmeas. As fêmeas escolhem e acasalam com o macho que tem as qualidades mais atrativas (Figura 36.19). As arenas são características para algumas aves, incluindo o tetraz-das-pradarias e o tetraz-cauda-de-faisão. Nesses sistemas, a seleção sexual (Capútulo 6) é frequentemente intensa, resultando na evolução de rituais de corte bizarros e características morfológicas exageradas.



Figura 36.18 Dois elefantes-marinhos, *Mirounga angustirostris*, lutam para estabelecer dominância. Nessa sociedade altamente poligínica, os machos são bem maiores que as fêmeas.



Figura 36.19 Macho do tetraz-cauda-de-faisão, *Centrocercus urophasianus*, exibindo-se para as fêmeas,

América do Norte.

Comportamento cooperativo, altruísmo e seleção de parentesco

Se, como Darwin sugeriu, os animais devem se comportar egoisticamente e esforçar-se para produzir o maior número de crias possível, por que alguns animais ajudam outros à custa de algum risco para si mesmos? Como observado anteriormente, as vantagens gerais de um contexto de grupo podem explicar a seleção do comportamento cooperativo; entretanto, algumas formas de comportamento cooperativo são tão extremas que necessitariam de explicações adicionais. Por que alguns indivíduos deixam de acasalar em favor do sucesso reprodutivo de outros? Por que alguns indivíduos parecem se sacrificar para que outros membros do seu grupo possam sobreviver? Até meados da década de 1960, os cientistas tinham dificuldade em explicar, em termos darwinianos, como esse **comportamento altruístico** podia persistir em uma população.

A maior parte dos comportamentos altruístas era explicada pelo uso do argumento da **seleção de grupo**. Os defensores da seleção de grupo argumentavam que os animais que ajudavam outros, ou que fracassavam em acasalar, o faziam para beneficiar o grupo como um todo. Portanto, esses comportamentos produziam um aumento da sobrevivência dos grupos cujos membros se comportavam altruisticamente. De acordo com os proponentes desse argumento, a seleção ocorre no nível do grupo, e não no nível do indivíduo, como Darwin sugeriu. Entretanto, por uma série de razões, o argumento da seleção de grupo, como proposto originalmente por V. C. Wynne-Edwards, em 1962, foi rejeitado pela maior parte dos ecólogos comportamentais.

Por exemplo, se alelos associados a um comportamento altruísta de risco, como gritar para avisar outros sobre predadores, fossem distribuídos ao acaso em um grupo social, aqueles que não apresentassem esses genes floresceriam. Eles seriam avisados sem nenhum risco para si mesmos; suas chances de reprodução seriam maiores e, com o tempo, os alelos "egoístas" eliminariam os altruístas do *pool* gênico do grupo.

Em 1964, W. D. Hamilton, baseado principalmente em seus estudos sobre insetos, propôs uma maneira nova para explicar o comportamento altruísta, modificando o conceito original de Darwin sobre aptidão. Ele argumentou que a aptidão é medida não só pelo número de crias produzidas, mas pelo aumento ou decréscimo de alelos específicos no conjunto gênico. Assim, um indivíduo pode agir altruisticamente, mesmo com risco alto, se isso ajudar a aumentar a representação de seus alelos no *pool* gênico. Os alelos são compartilhados por todos os parentes, inclusive pais e filhotes, irmãos e irmãs, primos e outras relações. Alelos que influenciam o comportamento altruísta entre parentes persistiriam nas gerações futuras. Na medida em que os animais mais proximamente relacionados partilham a maior parte dos genes por descendência comum, espera-se que o comportamento altruísta seja mais comum entre indivíduos proximamente aparentados. Os comportamentos parentais que beneficiam a sobrevivência dos filhotes, como os estudados em aves (Capítulo 27), são exemplos óbvios. Assim, se todo o resto for igual, irmãos que, em média, partilham 50% dos seus alelos estariam mais predispostos a se ajudar do que a um primo, que partilha, em média, somente 25% de seus alelos. A hipótese de Hamilton, baseada nessa explicação genética para o altruísmo e a cooperação, é chamada de **seleção de parentesco**. Essencialmente, a seleção de parentesco opera por intermédio de indivíduos que ajudam a sobrevivência e reprodução de outros indivíduos que têm os mesmos genes por descendência comum.

A hipótese de Hamilton revolucionou a biologia evolutiva e comportamental. O principal critério da aptidão darwiniana em modelos genéticos de seleção natural é o número relativo de alelos de um indivíduo, que são passados para as gerações futuras. Hamilton, entretanto, desenvolveu o conceito da **aptidão inclusiva**, que é o número relativo de alelos de um indivíduo, que são passados para as gerações futuras, como resultado do sucesso reprodutivo do próprio indivíduo *ou de indivíduos aparentados*. Assim, a seleção de parentesco e a aptidão inclusiva podem explicar muitos comportamentos altruístas que, por muitos anos, deixaram os biólogos perplexos.

Na natureza, um bom exemplo de altruísmo e seleção de parentesco é a cooperação e a coordenação extraordinárias entre os insetos eussociais, como formigas, abelhas e vespas. Por meio da haplodiplodia (Capítulo 7), na qual os machos são haploides, e as fêmeas, diploides, as irmãs apresentam, em média, 75% de grau de parentesco, em vez de 50% (Figura 36.20). As irmãs são mais proximamente aparentadas entre si do que com suas próprias filhas! Portanto, cooperam com os outros membros de seu grupo social, deixam de se reproduzir e ajudam a rainha a produzir mais irmãs, que são mais proximamente aparentadas (grau de parentesco de 75%) do que uma cria potencial (grau de parentesco de 50%). Essa explicação é desafiada

pelas descobertas genéticas moleculares de que, em muitos insetos haplodiploides, as fêmeas reprodutivas acasalam múltiplas vezes. As fêmeas não reprodutivas, que indiscriminadamente cuidam da cria de sua mãe, provavelmente não cuidarão somente de suas irmãs verdadeiras. Seria necessário um parentesco médio superior a 50% entre operárias não reprodutivas e a cria para que a seleção de parentesco explicasse de modo convincente a divisão de trabalho reprodutiva (frequentemente denominada **eussocialidade**) em Hymenoptera.

Os esquilos-terrestres-de-belding, *Spermophilus beldingi*, encontrados na Serra Alta (*High Sierra*), na Califórnia, emitem chamados de alarme quando um predador se aproxima (Figura 36.21). Os chamados de alarme avisam outros membros do grupo social, e são arriscados para o emissor do alarme. Entretanto, os benefícios da emissão de chamados de alarme sobrepujam os riscos, porque os emissores estão avisando indivíduos *aparentados*. Desse modo, mesmo sendo arriscado, o comportamento de alarme pode ser favorecido pela seleção, se aumentar a aptidão inclusiva de um emissor.

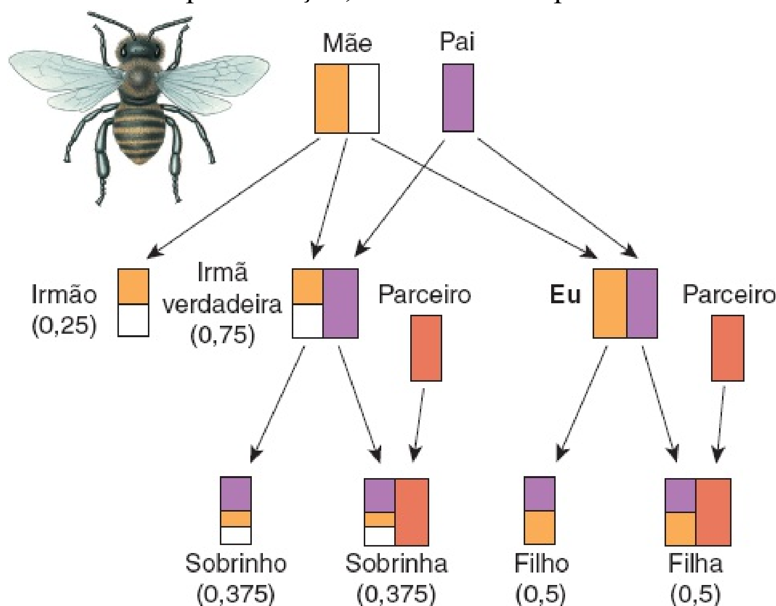


Figura 36.20 Haplodiploidia em abelhas, mostrando graus de parentesco de uma operária (rotulada como Eu) com indivíduos que ela poderia criar. Nas abelhas, como em outros animais haplodiploides, as fêmeas diploides se desenvolvem de ovos fertilizados, e os machos de ovos não fertilizados. Toda filha de um macho carrega *todos* os seus genes (barra roxa), e irmãs verdadeiras recebem uma metade idêntica de seu genoma do mesmo pai. As barras em branco representam outros alelos não aparentados. Pelo fato de as irmãs verdadeiras também partilharem 50% dos genes que recebem de sua mãe comum (barra laranja), o grau de parentesco de Eu com uma sua irmã verdadeira é de 0,75, a média entre 0,5 e 1,0. (Em um sistema diploide-diploide, como o dos seres humanos, o grau de parentesco de irmãos é de 0,5, porque os genes herdados do pai e da mãe têm 50% de chance de estar presentes em um irmão.) Observe que o parentesco das operárias com um irmão é de somente 0,25, porque os irmãos não têm pai. Se a rainha tiver acasalado com mais de um macho, o grau de parentesco médio de uma operária com as filhas de sua mãe irá variar entre 0,5 e 0,75.



Figura 36.21 O esquilo-terrestre-de-belding, *Spermophilus beldingi*, emite um chamado de alarme para avisar sobre a aproximação de um predador. Esse comportamento arriscado, perigoso para os emissores, beneficia os não emissores. As fêmeas com filhotes nas proximidades emitem mais chamados de alarme do que outros indivíduos.

A teoria da seleção de parentesco sugere que os animais podem evoluir uma capacidade de reconhecimento de categorias de parentes, para que a cooperação ou o comportamento de ajuda possa ser dirigido mais eficientemente a parentes. Embora o reconhecimento de parentesco tenha sido discutido por Hamilton, pouco se conhecia sobre ele até quase 20 anos após ele ter escrito seus influentes artigos. Mediante vários estudos experimentais, sabemos agora que animais de várias espécies discriminam parentes e não parentes: isópodes, insetos, peixes, girinos, sapos, aves, esquilos e macacos. Os indivíduos de algumas espécies podem até discriminar irmãos de meios-irmãos e primos de indivíduos não aparentados. Assim, algumas espécies têm uma capacidade precisamente ajustada para identificar parentes de vários graus de parentesco. As pistas utilizadas no reconhecimento de parentesco variam entre as espécies. As aves frequentemente utilizam vocalizações, enquanto outros grupos usam pistas químicas.

Pelo fato de o comportamento altruísta ocorrer entre indivíduos não relacionados em muitas populações naturais, a teoria de seleção de parentesco não explica todo comportamento altruísta. A teoria de **altruísmo recíproco**, formulada inicialmente por Robert Trivers, fornece um fundamento darwiniano adicional para explicar comportamentos altruístas entre indivíduos, inclusive daqueles que não são parentes próximos. De acordo com essa teoria, um indivíduo é selecionado para desempenhar atos altruístas se isto aumentar suas chances de receber favores iguais ou mais valiosos de outros. É mais provável que o altruísmo recíproco evolua em espécies que formem agrupamentos sociais estáveis, cujos membros são mutuamente interdependentes para defesa, nutrição ou reprodução, com oportunidades frequentes de interação altruísta.

Explicações seletivas darwinianas para o comportamento social têm sido extensivamente investigadas pelo uso da teoria matemática de jogos, modelos construídos inicialmente para avaliar as consequências econômicas da cooperação entre os indivíduos. Os ecólogos comportamentais adaptaram esses modelos para determinar quais os comportamentos que podem ser qualificados como uma **estratégia evolutivamente estável**, ou **EEE**. Espera-se que uma EEE persista por longos períodos de tempo evolutivo, porque ela prevalece na competição com as estratégias alternativas que poderiam surgir. Um comportamento altruísta não seria uma EEE se fosse dominado por trapaceiros, que poderiam preferencialmente conseguir que outros indivíduos não aparentados exibissem comportamentos altruístas sem oferecer nada em troca. Por ser o comportamento altruísta difícil de estudar na natureza, resultados da teoria EEE ajudam a focar as pesquisas em populações e comportamentos que mais provavelmente apresentem estabilidade evolutiva. Os *displays* ritualizados de agressão animal (ver anteriormente) constituem exemplos robustos de estratégias evolutivamente estáveis, porque impedem o aumento do conflito ao ponto de danos sérios aos indivíduos, e, portanto, aumentam a

sobrevivência. A seleção deve favorecer *displays* ritualizados em vez de comportamentos alternativos que poderiam expor um indivíduo à violência. Um tópico importante de pesquisa é determinar quão confiáveis são os *displays* usados por animais para evitar conflito violento ou para conseguir parceiros. Para os organismos, seria uma estratégia evolutivamente estável evoluir *displays* que, enganosamente, exageram sua força real ou desejo de acasalamento?

Os estudos de Gerald Wilkinson a respeito de partilha de recursos pelos morcegos-vampiros mostram que os indivíduos retribuem o comportamento altruísta. Os morcegos-vampiros, *Desmodus rotundus*, agregam-se em áreas de descanso e, à noite, saem para obter sangue de grandes mamíferos, que são, frequentemente, difíceis de encontrar. Um morcego-vampiro que obtém sangue pode executar o comportamento altruísta de regurgitar sangue para outros membros famintos de seu grupo. Wilkinson utilizou experimentos de laboratório para mostrar que morcegos famintos não eram alimentados ao acaso, mas que eram mais provavelmente alimentados por aqueles aos quais eles previamente haviam proporcionado o mesmo serviço. Os resultados confirmam que os morcegos-vampiros reconhecem-se como indivíduos, lembram-se dos indivíduos que executaram comportamentos altruístas e retornam os favores. Apesar desses resultados encorajadores, o altruísmo recíproco é difícil de estudar na natureza, porque geralmente requer observações a longo prazo de indivíduos marcados e pode ocorrer simultaneamente com a seleção de parentesco.

Comunicação animal

Somente por meio da comunicação um animal pode influenciar o comportamento de outro. Entretanto, comparada ao enorme potencial comunicativo da linguagem humana, a comunicação não humana é muitíssimo restrita. Os animais podem se comunicar por sons, odores, toque (incluindo sinais elétricos e térmicos), feromônios (percebidos pelas antenas em insetos e por órgãos vomeronasais em mamíferos) e movimento. Na verdade, qualquer canal sensorial, ou combinação de canais, pode ser usado, tornando a comunicação animal rica e variada.

Estudos filogenéticos são importantes para testar hipóteses sobre a evolução por seleção sexual de caracteres comportamentais e morfológicos envolvidos no acasalamento. Os estudos filogenéticos e comportamentais em espécies de peixe-espada, feitos por Alexandra Basolo, mostram que a preferência da fêmea pelo macho evoluiu antes da evolução da espada – no gênero *Xiphophorus*, consistente com a hipótese de que a formação inicial e o alongamento da espada em machos ocorreu por seleção sexual pela preferência da fêmea. Outro estudo filogenético importante sobre comportamento de acasalamento revelou a evolução dos *displays* de machos nas arenas de tangarás neotropicais da família Pipridae. Richard Prum identificou 44 caracteres comportamentais usados para a evolução de *displays* comportamentais específicos da espécie nessas aves, reconstruindo a sequência histórica de evolução desses *displays*. Seus resultados mostram uma tendência evolutiva geral para o aumento da complexidade dos *displays* e uma tendência para que mudanças comportamentais precedam mudanças na plumagem. Um novo *display* comportamental, que destaque uma área particular da plumagem, sujeita essa plumagem à seleção sexual para elaboração morfológica. Esses estudos mostram que a evolução comportamental pode ser um fator preponderante na determinação da ação da seleção em caracteres morfológicos. Alguns evolucionistas sugeriram que a evolução comportamental geralmente acelera a evolução morfológica, e que uma mudança no comportamento é frequentemente um fator crítico que permite a evolução de novas zonas adaptativas.

Diferentemente de nossa linguagem, que é composta por palavras com significados definidos, que podem ser rearranjados para gerar um conjunto quase infinito de novos significados e imagens, a comunicação dos outros animais consiste em um repertório limitado de sinais. Tipicamente, cada sinal transmite uma única mensagem. Essas mensagens não podem ser divididas nem rearranjadas para construir *novos tipos* de informação. Entretanto, uma única mensagem de um emissor pode conter vários bits de informação relevante para um receptor.

O canto de um grilo comunica para uma fêmea não fertilizada a espécie do emissor (machos de espécies diferentes exibem cantos diferentes), seu sexo (somente os machos cantam), sua localização (fonte do canto) e *status* social (somente um macho capaz de defender a área ao redor de sua toca canta). Essa informação é crucial para a fêmea e cumpre uma função biológica. Entretanto, não existe maneira de um macho alterar seu canto para fornecer informação adicional, acerca de alimento, predadores ou *habitat*, que poderia melhorar as chances de sobrevivência de seu par e, assim, aumentar sua própria aptidão.

Atração sexual química em mariposas

A atração de pares na mariposa do bicho-da-seda ilustra um caso extremo de comunicação de uma única mensagem estereotipada, que evoluiu para servir a uma função biológica: acasalamento. As mariposas-fêmeas virgens do bicho-da-seda têm glândulas especiais, que produzem um atrator sexual químico, ao qual os machos são sensíveis. Os machos adultos usam suas grandes antenas espessas, cobertas por milhares de cerdas sensoriais, que funcionam como receptores (Figura 36.22) para detectar o atrator químico **bombicol** (um álcool complexo, assim denominado por causa do bicho-da-seda, *Bombyx mori*).

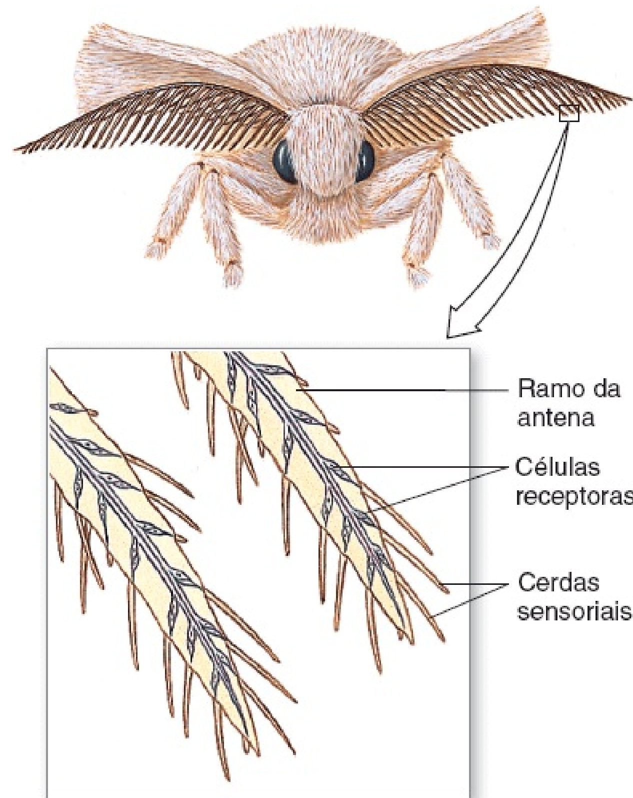


Figura 36.22 Antenas grandes de um macho da mariposa do bicho-da-seda, *Bombyx mori*; elas são especialmente sensíveis ao atrator sexual químico (feromônio) sexual liberado pela mariposa-fêmea.

Para atrair os machos, as fêmeas sentam-se quietas e emitem uma quantidade diminuta de bombicol, que é levada pelo vento. Quando algumas poucas moléculas alcançam as antenas do macho, ele é estimulado a voar contra o vento à procura da fêmea. No início, a sua procura é randômica, mas, quando, por acaso, ele se aproxima algumas poucas centenas de metros da fêmea, ele se defronta com um gradiente de concentração do feromônio. Guiado pelo gradiente, ele voa em direção à fêmea, encontra-a e copula.

Nesse exemplo de comunicação química, o bombicol, um feromônio (Capítulo 33), serve como um sinal para juntar os sexos. Sua efetividade é assegurada porque a seleção natural favorece a evolução de machos com receptores de antena sensíveis o suficiente para detectar o feromônio a grandes distâncias (vários quilômetros). Os machos com um genótipo que produza um sistema sensorial menos sensível falham na localização da fêmea, e assim são reprodutivamente eliminados da população.

Linguagem das abelhas melíferas

Um dos mais sofisticados e complexos sistemas de comunicação não humanos é a linguagem simbólica das abelhas. As abelhas comunicam a localização de recursos alimentares, quando essas fontes encontram-se muito distantes para serem localizadas facilmente por qualquer um dos indivíduos. Elas comunicam-se por danças, que apresentam sons adicionais relevantes e podem ter duas formas. A forma que apresenta a maior riqueza de informação é a **dança do requebrado** (Figura 36.23). Mais comumente, as abelhas executam essas danças quando uma campeira retorna de uma fonte rica, carregando néctar no papo, ou grãos de pólen, agrupados em cavidades em forma de cesta, compostos por cerdas, em suas pernas. A dança do requebrado é realizada em um padrão que se parece com uma figura de um oito, na superfície vertical do favo, dentro do ninho. Um ciclo da dança é constituído por três componentes: (1) um círculo com um diâmetro cerca de 3 vezes o comprimento da abelha; (2) uma corrida retilínea, em que a operária balança o abdome de um lado para outro e emite um som de baixa

frequência, em pulsos; e (3) outro círculo, na direção oposta ao primeiro. Essa dança é repetida muitas vezes, com alternância do círculo entre o sentido horário e o anti-horário.

A corrida requebrada retilínea é o componente de informação importante da dança. As danças do requebrado são executadas quase sempre com tempo claro, e a direção da corrida retilínea está relacionada com a posição do Sol. Se a campeira localizou o alimento diretamente em direção ao Sol, ela dançará diretamente para cima sobre a superfície vertical do favo. Se o alimento estiver localizado a 60° à direita do Sol, ela irá dançar a 60° à direita da vertical. Vemos, então, que a dança do requebrado aponta para o mesmo ângulo, em relação à vertical, que o alimento forma em relação ao Sol.

A distância da fonte de alimento também é codificada nas danças das abelhas. Se o alimento estiver próximo ao ninho (menos que 50 m), a campeira emprega uma dança mais simples, chamada de **dança circular**. A campeira simplesmente realiza um círculo completo no sentido horário, gira e completa outro círculo no sentido anti-horário, uma representação que é repetida muitas vezes. Outras operárias se aglomeram ao redor da escoteira, e tornam-se estimuladas pela dança, assim como pelo odor do néctar e dos grãos de pólen das flores que ela visitou. As recrutas então voam para fora e procuram em todas as direções, sem se desviar para longe.

Se a fonte de alimento estiver mais distante, as danças em círculo tornam-se danças do requebrado, que fornecem informações acerca da distância e da direção. A duração da corrida retilínea, na dança do requebrado, é diretamente relacionada com a distância do alimento. Se o alimento estiver a cerca de 100 m, a corrida dura cerca de 1,25 s; se estiver a 1.000 m, dura cerca de 3 s; e, se estiver a cerca de 8 km, dura 8 s. Quando o alimento é abundante, as abelhas, às vezes, nem dançam. Quando o alimento é escasso, a dança torna-se intensa, e outras operárias agrupam-se ao redor das escoteiras que retornam e seguem seus padrões de dança.

Estudos sobre a comunicação de recursos alimentares em abelhas constituem um exemplo notável de como controvérsias ativas guiam a descoberta científica. A informação precisa comunicada pelas danças das abelhas sobre a localização de fontes de alimento foi descoberta em 1943, por Karl von Frisch. A partir de 1967, essa descoberta foi muito criticada por Adrian Wenner e Patrick Wells, cujos experimentos indicavam que a dança de uma abelha não era necessária para a comunicação da posição de fontes de alimento, e que os odores explicariam melhor a comunicação sobre os recursos. O conflito resultante fez com que os experimentos de ambos os lados fossem examinados à procura de fontes de ambiguidade e de variáveis não controladas. Para resolver esse conflito, novos experimentos foram feitos por muitos pesquisadores, mostrando, em última análise, que lados diferentes da controvérsia original revelaram componentes distintos de um enorme repertório de mecanismos de comunicação. Entre os experimentos que demonstraram que as abelhas comunicam informação precisa por meio das danças, estão aqueles em que se moveu uma abelha robô, com asas de metal vibratórias, para executar a dança do requebrado e seus sons associados. Quando colocada em um ninho, a abelha robô, operada por computador, recrutou com sucesso campeiras para visitar fontes pré-selecionadas de alimento, fora do ninho, que não haviam sido visitadas previamente. Esse trabalho mostrou que os sons associados à dança eram tão importantes como a aparência visual. Entretanto, a dança é usada principalmente quando o alimento próximo ao ninho é limitado e fontes de alimento distantes são efêmeras; quando uma fonte de alimento com odor está pronta e continuamente acessível na vizinhança, as abelhas comunicam-se primariamente usando as pistas de odor estudadas por Wenner e Wells. Uma mensagem principal do trabalho de James e Carol Gould sobre abelhas melíferas é que as abelhas usam vários sistemas sensoriais para navegar, e que um sistema primário tem reservas para o caso de falhar. A descoberta dessa gama completa de mecanismos sensoriais de comunicação e as circunstâncias que fazem com que uma abelha use um deles devem muito à controvérsia deflagrada pelas descobertas aparentemente conflitantes, mas por fim consolidadas, de von Frisch, Wenner e Wells.

Comunicação por displays

Um *display* é um tipo de comportamento, ou série de comportamentos, que serve para comunicação. A liberação do feromônio sexual pela mariposa-fêmea e as danças das abelhas, descritas anteriormente, são exemplos de *displays*; também o são os chamados de alarme das gaivotas-prateadas, os cantos do tico-tico-de-coroa-branca, as danças de corte do tetraz-cauda-de-faisão e os “sinais em forma de olhos” nas asas posteriores de certas mariposas, usados para assustar predadores potenciais.

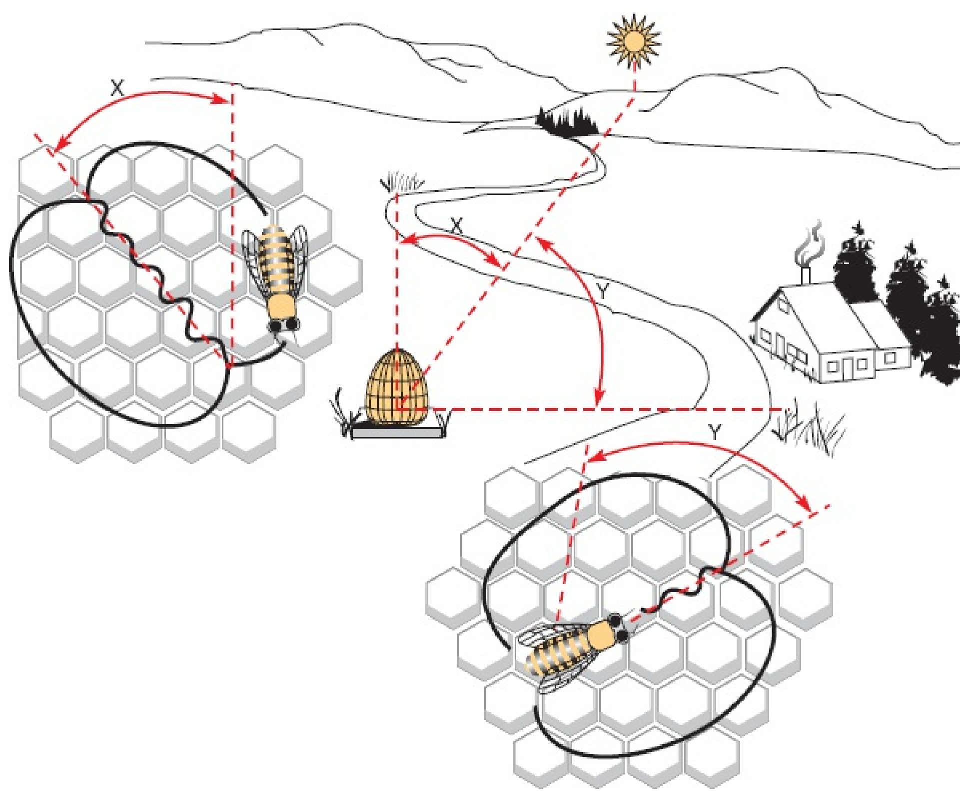


Figura 36.23 Dança do requebrado de *Apis mellifera*, utilizada para comunicar direção e distância de uma fonte de alimento. A corrida retilínea da dança do requebrado indica direção, de acordo com a posição do Sol (ângulos X e Y).

Os *displays* de acasalamento elaborados de gansos-patola-de-pés-azuis, *Sula nebouxii* (Figura 36.24), são executados com intensidade máxima quando as aves se reúnem novamente, após um período de separação. O macho, à direita na figura, aponta para o céu: a cabeça e o rabo apontam para o céu, e as asas estão giradas de modo a exibir suas superfícies superiores lustrosas para a fêmea. O *display* é acompanhado por um assobio alto. A fêmea, à esquerda, está marchando. Ela pisa exagerada e deliberadamente devagar e levanta cada pé azul brilhante, como se o estivesse segurando no ar, para que o macho o admire. Para um observador, esses *displays* muito personalizados, executados com curiosa solenidade, parecem cômicos, mesmo fúteis. Na verdade, os gansos-patola-de-pés-azuis, cujo nome é derivado da palavra espanhola “bobo”, que significa palhaço, foram chamados em inglês de *boobies*, provavelmente por causa de seu comportamento disparatado.



Figura 36.24 Um casal de gansos-patola-de-pés-azuis de Galápagos, *Sula nebouxii*, exibe-se mutuamente. O macho (*à direita*) aponta para o céu; a fêmea (*à esquerda*) está marchando. Esses *displays* de comunicação vívidos e estereotipados servem para manter a estimulação recíproca e o comportamento cooperativo durante a corte, acasalamento, nidificação e cuidado com os jovens.

A natureza exagerada dos *displays* assegura que a mensagem não seja perdida, nem mal-entendida. Esses *displays* são essenciais para estabelecer e sustentar um vínculo forte entre o macho e a fêmea. Esse requisito também explica a natureza

repetitiva dos *displays*, que se sucedem ao longo do processo de corte até a postura dos ovos. Os *displays* repetitivos mantêm um estado de estimulação mútua entre macho e fêmea, assegurando a cooperação necessária para a cópula e a subsequente incubação e o cuidado com os jovens.

Cognição animal

Um dos assuntos mais fascinantes do comportamento animal é a inteligência e a consciência. A cognição animal é um termo geral para função mental, que inclui percepção, pensamento e memória. Muitos biólogos acreditam que alguns processos mentais dos animais sejam similares àqueles dos humanos. Os estudos sobre cognição animal, com primatas não humanos e papagaios-cinzentos africanos, produziram resultados fascinantes.

No fim dos anos de 1960, Beatrix e Allen Gardner, da Universidade de Nevada, no Reno, começaram a usar a Linguagem Americana de Sinais (LAS) para treinar uma chimpanzé, chamada Washoe, para se comunicar com as mãos, do mesmo modo que pessoas surdas. Com 5 anos, Washoe podia sinalizar 132 palavras, que ela conseguia colocar em sucessão, formando sentenças e frases. Ela podia responder a perguntas, fazer sugestões e exprimir seu humor. Em uma sessão, quando perguntaram o que era um cisne, Washoe respondeu que era uma "ave aquática". Ela também ensinou os sinais para outros chimpanzés. No início, os sinais eram utilizados como diversão, mas logo os chimpanzés começaram a usá-los para fazer pedidos espontâneos para os treinadores, como "bebida", "cócegas" e "abraço". Um trabalho parecido foi feito com outros primatas, incluindo gorilas, orangotangos e bonobos.

Irene Pepperberg, da Universidade do Arizona, trabalhou por anos com um papagaio-cinzento africano chamado Alex. Pelo fato de os papagaios poderem vocalizar como humanos, Pepperberg podia comunicar-se com Alex utilizando a linguagem vocal humana. Ao longo dos anos, Alex aprendeu uma série de características, incluindo cores, formas e materiais de mais de 100 objetos. Alex podia identificar objetos pelas cores, tamanho e formas. Assim, se fossem dados a ele dois objetos da mesma cor, mas um maior que o outro, ele podia afirmar que a diferença entre eles era "tamanho". Alex podia também contar e relatar ao treinador quantos objetos de cada categoria estavam presentes.

Percepção consciente também faz parte de cognição. Donald Griffin escreveu dois livros sugerindo que muitos animais são capazes de autopercepção, e que podem pensar e raciocinar. A capacidade dos macacos, papagaios e outros animais de usar habilidades relacionadas com a linguagem é digna de nota, pois nos revela suas capacidades cognitivas e, assim, podemos começar a nos comunicar com eles. Em um livro recente, o ecólogo comportamental Marc Bekoff e a bióloga Jessica Pierce discutem evidências de que os animais têm emoções reconhecíveis e inteligência moral. As interpretações a respeito da cognição animal permanecem ainda muito controversas.

O ecólogo comportamental Irven DeVore descreveu como o fato de escolher o canal apropriado para o diálogo pode ir além do interesse acadêmico:*

> Um dia, na savana, eu estava do lado de fora do meu caminhão, observando uma tropa de babuínos, quando um jovem babuíno aproximou-se e pegou meu binóculo. Eu sabia que o perderia se ele desaparecesse no meio da tropa, e então o peguei de volta. O jovem gritou. Imediatamente, todos os machos adultos da tropa correram em minha direção – entendi como deve se sentir um leopardo encurralado. O caminhão estava a 8 ou 10 m dali. Tive que enfrentar os machos. Comecei a estalar os lábios bem alto, um gesto que assevera "Não quero machucá-los". Os machos chegaram correndo, grunhindo, rosnando e mostrando os dentes. Bem na minha frente, eles pararam, viraram a cabeça para um lado – e começaram também a estalar os lábios. Eles estalavam. Eu estalava: "Não quero machucá-los". Em retrospectiva, foi uma conversação maravilhosa. Mas, enquanto meus lábios falavam com os babuínos, meus pés se dirigiam para o caminhão, até que pude saltar para dentro e fechar a porta.

Resumo

O comportamento animal emergiu como uma disciplina científica de três abordagens experimentais diferentes. A psicologia comparativa enfatiza a identificação de mecanismos que controlam o comportamento, utilizando relativamente poucas espécies, com o intuito de que esses mecanismos possam ser aplicados amplamente entre os animais. A etologia é o estudo do comportamento, tanto inato como aprendido, de animais em seus *habitats* naturais. Os ecólogos comportamentais diferenciam os estudos que focam nos mecanismos do comportamento (causas proximais) dos que focam na função ou evolução do comportamento (causa primária).

Estudantes de comportamento animal observaram e catalogaram muitos padrões de comportamento animal que são altamente previsíveis e quase invariáveis durante a sua execução. Frequentemente, esses padrões são disparados, ou “liberados”, por estímulos ambientais geralmente simples, chamados estímulos de sinalização. Embora esses comportamentos ritualizados possam ser, às vezes, liberados de modo inapropriado, eles são eficientes e capacitam o animal a responder rapidamente. O desenvolvimento de padrões comportamentais depende de uma interação entre um organismo e seu ambiente. Denominar comportamentos ritualizados de “instintivos” ou “inatos” implica uma estabilidade dos componentes ambientais críticos dos comportamentos.

O comportamento pode ser modificado pela aprendizagem por meio da experiência. Dois tipos simples de comportamentos aprendidos são a habituação, que é a redução ou a eliminação de uma resposta comportamental na ausência de qualquer recompensa ou punição; e a sensibilização, na qual um estímulo repetido aumenta a força da resposta comportamental. O reflexo de retração das brânquias do molusco marinho *Aplysia* é descrito como uma resposta protetora, que pode ser modificada experimentalmente para demonstrar tanto a habituação como a sensibilização. Outro exemplo de habituação é a modificação da resposta de alarme dos filhotes da gaivota-prateada. Outra forma de aprendizagem é a estampagem, o vínculo de reconhecimento persistente que se forma bem no início da vida entre os jovens de muitos animais sociais e suas mães.

O comportamento social é o comportamento que surge das interações dos membros de uma espécie. Em organizações sociais, os animais tendem a permanecer juntos, comunicam-se uns com os outros, e geralmente impedem a intromissão de “estranhos”. As vantagens da socialidade incluem defesa cooperativa contra predadores, procura cooperativa de alimento, aumento do desempenho reprodutivo e cuidado parental, bem como transmissão de informação útil através da sociedade. Pelo fato dos animais sociais competirem uns com os outros por recursos (como alimento, parceiros sexuais e abrigo), os conflitos são frequentemente resolvidos por uma forma de hostilidade evidente chamada agressão. A maior parte dos encontros agressivos entre coespecíficos são lutas estilizadas, que envolvem mais blefe do que intenção de machucar ou matar. As hierarquias de dominância, nas quais a prioridade de acesso a recursos comuns é estabelecida por agressão, são comuns em organizações sociais. A territorialidade é uma alternativa para a dominância. Um território é uma área defendida, da qual são excluídos os intrusos da mesma espécie.

Os sistemas de acasalamento abrangem a monogamia, o acasalamento de um indivíduo com um único parceiro do sexo oposto em uma estação de acasalamento, e a poligamia, o acasalamento de um indivíduo com dois ou mais parceiros em uma estação de acasalamento. As duas formas de poligamia são a poliginia, o acasalamento de um macho com mais de uma fêmea, e a poliandria, o acasalamento de uma fêmea com mais de um macho. A poliginia pode ocorrer diretamente, com os machos defendendo seu acesso às fêmeas, ou indiretamente, com os machos defendendo um recurso.

O comportamento altruísta é aquele no qual um animal pode arriscar a sua própria aptidão para aumentar a aptidão de outros. Os comportamentos arriscados, como o alarme emitido por um membro de um grupo social para avisar os demais sobre a presença de um predador, e o comportamento cooperativo entre os insetos sociais, no qual um indivíduo pode se sacrificar para beneficiar a colônia, são alguns exemplos. Uma explicação comum para o altruísmo é a seleção de parentesco, na qual o receptor de um ato altruísta tem parentesco suficientemente próximo com o altruísta, de modo que a sobrevivência do receptor beneficiaria os genes compartilhados com o altruísta. Uma explicação alternativa é o altruísmo recíproco, no qual os indivíduos se comportam de modo altruísta em relação a outros de quem receberam atos altruístas.

A comunicação, frequentemente considerada como a essência da organização social, é o meio pelo qual os animais influenciam o comportamento de outros animais, utilizando sons, sinais químicos, *displays* visuais, tato ou outros sinais sensoriais. Em comparação com a riqueza da linguagem humana, os animais comunicam-se por intermédio de um repertório muito limitado de sinais. Um dos exemplos mais famosos de comunicação animal é a dança simbólica das abelhas. As aves comunicam-se por chamados e cantos e, especialmente, por *displays* visuais. Por meio da ritualização, movimentos simples evoluíram para se tornar sinais conspícuos que têm significados precisos.

Questões de revisão

1. Quais as diferenças entre as abordagens experimentais da psicologia comparativa e da ecologia comportamental? Comente os objetivos e métodos empregados por elas.

2. O comportamento de recuperação do ovo do ganso-bravo é um excelente exemplo de um comportamento altamente previsível. Interprete esse comportamento no escopo da etologia clássica, utilizando os termos: liberador, estímulos de sinalização e comportamento estereotipado. Interprete o comportamento de defesa territorial dos machos esgana-gato, no mesmo contexto.
3. A ideia de que o comportamento deve ser inato *ou* aprendido foi chamada de controvérsia da "natureza *versus* nutrição". Quais as razões existentes para acreditar que essa dicotomia estrita não existe?
4. A habituação e a estampagem são dois tipos de aprendizagem simples. Diferencie esses dois tipos de aprendizagem e dê um exemplo de cada.
5. Algumas linhagens de abelhas apresentam comportamento higiênico, abrindo células que contêm larvas infectadas com a doença bacteriana chamada de cria pútrida e removendo as larvas mortas do ninho. Qual é a evidência que mostra que esse comportamento é transmitido por dois genes com segregação independente?
6. Discuta algumas vantagens da socialidade para os animais. Se a vida social tem tantas vantagens, por que muitos animais vivem muito bem sozinhos?
7. Sugira por que a agressão, que parece ser contraproducente, existe entre animais sociais.
8. Qual é a vantagem seletiva para os vencedores, assim como para os vencidos, de que os encontros agressivos intraespecíficos por dominância social sejam geralmente *displays* ritualizados ou lutas simbólicas, em vez de lutas livres até a morte?
9. Qual o uso de um território para um animal e como um território é estabelecido e mantido? Qual é a diferença entre território e área de vida?
10. Poliginia é uma forma de poligamia na qual um macho acasala com mais de uma fêmea. Explique a diferença entre as três formas de poliginia: poliginia de defesa de recurso, poliginia de defesa de fêmeas e poliginia de dominância de machos.
11. Dê um exemplo de um comportamento altruísta e explique como esse comportamento é conflitante com a expectativa de Darwin de que os animais devem agir egoisticamente para produzir o máximo de crias possível.
12. As primeiras explicações sobre o comportamento altruísta, como uma forma de seleção de grupo, foram suplantadas pela hipótese da seleção de parentesco de Hamilton. O que caracteriza a seleção de parentesco e como ela se harmoniza com a noção de aptidão inclusiva, o número relativo de alelos de um indivíduo que passa para a próxima geração?
13. Como o altruísmo recíproco contrasta com a seleção de parentesco como explicação para um comportamento aparentemente altruísta? Que evidências apoiam o altruísmo recíproco nos morcegos-vampiros?
14. Comente as limitações da comunicação animal quando comparada à comunicação humana.
15. A linguagem da dança, utilizada pelas abelhas campeiras, para fornecer a localização precisa de alimento, é um exemplo de comunicação notavelmente complexa em animais "simples". Como a direção e a informação da distância são codificadas na dança do requebrado? Qual é o propósito da dança do círculo?
16. O que significa "ritualização" na comunicação por *displays*? Qual é o significado adaptativo da ritualização?
17. Os primeiros esforços dos humanos para se comunicar vocalmente com chimpanzés fracassaram quase totalmente. Entretanto, pesquisadores aprenderam a se comunicar com êxito com macacos. Como conseguiram isso?

Para aprofundar seu raciocínio. Em capítulos anteriores, aplicamos o conceito crítico de homologia para caracteres moleculares, cromossômicos e morfológicos. Como a homologia pode ser usada nos estudos de comportamento animal?

Referências selecionadas

Alcock, J. 2013. Animal behavior: an evolutionary approach, ed. 10. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Uma discussão sobre genética, fisiologia, ecologia e história do comportamento em uma perspectiva evolutiva escrita com clareza e bem ilustrada.*

Attenborough, D. 1990. The trials of life: a natural history of animal behavior. Boston, Little, Brown and Company. *Fotografias excelentes e um texto fluente descrevem os ciclos de vida dos organismos, normalmente com foco em padrões de comportamento incomuns e interessantes.*

Basolo, A. L. 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. Syst. Biol. **45:**290-307. *Uma análise filogenética da evolução comportamental.*

Bekoff, M., and J. Pierce. 2009. Wild justice: the moral lives of animals. Chicago, The University of Chicago Press. *Uma busca por emoções e inteligência moral nos animais.*

Bradbury, J. W., and S. L. Vehrencamp. 2011. Principles of animal communication. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. ed. 2. *Um texto abrangente sobre a comunicação animal.*

Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. Science **296:**69-72. *Um bom resumo de explicações seletivas do comportamento cooperativo.*

Drickamer, L. C., S. H. Vessey, and E. Jakob. 2002. Animal behavior: mechanisms, ecology, and evolution, ed. 5. Boston, McGraw-Hill Publishers. *Abrangente, com discussões úteis sobre os métodos e as abordagens experimentais usados para responder às questões comportamentais.*

Gould, J. L., and C. G. Gould. 1994. The animal mind. New York, Scientific American Library. *Investigação escrita de forma comprometida e bem ilustrada sobre o comportamento animal e os esforços dos pesquisadores em determinar o que acontece na mente dos animais.*

Houck, L. D., and L. C. Drickamer (eds.). 1996. Foundations of animal behavior. Chicago, The University of Chicago Press. *Trabalhos clássicos sobre o comportamento animal com comentários.*

Kendler, K. S., and R. J. Greenspan. 2006. The nature of genetic influences on behavior: lessons from “simpler” organisms. American Journal of Psychiatry **163:**1683–1694. *Analisa estudos genéticos do comportamento nas moscas-da-fruta e outros sistemas de modelo genético.*

Kirchner, W. H., and W. F. Towne. 1994. The sensory basis of the honeybee’s dance language. Sci. Am. **270:**74-80 (June). *Experimentos com uma abelha robótica que pode dançar e emitir sons semelhantes aos de abelhas vivas mostram de forma conclusiva que a linguagem da dança recruta as campeiras a se alimentarem fora da colmeia.*

Lorenz, K. Z. 1952. King Solomon’s ring. New York, Thomas Y. Crowell Company, Inc. *Um dos livros mais agradáveis já escritos sobre o comportamento dos animais.*

Manning, A., and M. S. Dawkins. 1998. An introduction to animal behaviour, ed. 5. Cambridge, England, Cambridge University Press. *Pesquisa sobre o comportamento animal, com base na etologia, fisiologia e psicologia comparada.*

Preston-Mafham, R., and K. Preston-Mafham. 1993. The encyclopedia of land invertebrate behavior. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press. *Numerosos exemplos do comportamento fascinante dos invertebrados em uma série de ensaios lindamente ilustrados e informativos. Altamente recomendado.*

Prum, R. O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). Ethology **84:**202-231. *Uma análise filogenética da evolução comportamental.*

Queller, D. C., and J. E. Strassmann. 1998. Kin selection and social insects. BioScience **48**(3):165-175. *Como a seleção de parentesco opera nos insetos sociais, e por que a maioria dos casos de altruísmo é encontrada nos insetos sociais.*

Ridley, M. 1995. Animal behavior: an introduction to behavioral mechanisms, development, and ecology, ed. 2. Oxford, Blackwell Scientific Publications. *Os princípios do comportamento animal apresentado com exemplos bem escolhidos e ilustrações claras.*

Savage-Rumbaugh, S., S. G. Shanker, and T. J. Taylor. 1998. Apes, language, and the human mind. New York, Oxford University Press. *Detalha a área geral da linguagem dos macacos.*

Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology and Evolution **19:**372-378. *Fornece teoria e exemplos das síndromes comportamentais.*

[*] N.R.T.: No sentido de paralisar por completo, sem movimento. Um comportamento de presa comumente associado a um ataque por um predador quando não há fuga possível.

[*] DeVore, Irven. The marvels of animal behavior. 1972. Washington, D.C., National Geographic Society.

CAPÍTULO 37

PARTE 5

Distribuição Animal



A nave espacial Terra.

A espaçonave Terra

Toda a vida está confinada à **biosfera**, uma fina camada sobre a superfície da Terra. Desde as primeiras fotografias notáveis da Terra tiradas da espaçonave *Apollo*, revelando um lindo globo azul e branco no fundo infinito do espaço, a expressão “espaçonave Terra” tornou-se parte de nosso vocabulário. Todos os recursos necessários à manutenção da vida, exceto a energia solar, estão restritos a uma fina camada de terra e mar e a um estreito véu de atmosfera sobre eles. Se pudéssemos encolher a Terra e todas as suas dimensões a uma esfera de 1,0 m, não seríamos capazes mais de perceber as dimensões verticais da superfície da Terra. As montanhas mais altas não ultrapassariam uma fina camada de tinta aplicada à nossa Terra encolhida; um arranhão com a unha excederia a profundidade das fossas oceânicas mais profundas.

A biosfera da Terra e os organismos nela evoluem juntos. Há cerca de 5 bilhões de anos, a Terra era estéril, tempestuosa e vulcânica, com uma atmosfera redutora de amônia, metano e água, mas sustentava as sínteses pré-bióticas que levaram ao início da vida. O surgimento do oxigênio livre na atmosfera, produzido em grande parte, se não quase inteiramente pela vida, ilustra a reciprocidade entre organismo e ambiente. Embora o oxigênio fosse tóxico para as primeiras formas de vida, seu acúmulo gradual pela fotossíntese levou algumas formas a evoluir o metabolismo do oxigênio, do qual a maioria dos organismos agora depende. À medida que os organismos vivos adaptam-se e evoluem, eles mudam seus ambientes. Ao fazer isso, eles devem mudar a si próprios.

PRINCÍPIOS DE BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA

Os zoogeógrafos descrevem os padrões da distribuição animal e a diversidade de espécies, procurando explicar por que as espécies e sua diversidade estão distribuídas da maneira como estão. A zoogeografia é um subconjunto da biogeografia e

compreende as teorias evolutivas e ecológicas que explicam a distribuição espacial de todas as formas de vida. A maioria das espécies ocupa áreas geográficas limitadas. A explicação para os animais estarem distribuídos do jeito que estão não é sempre óbvia, nem o motivo pelo qual *habitats* semelhantes em continentes separados podem conter tipos tão diferentes de animais. Uma determinada espécie pode estar ausente de uma região que suporta animais semelhantes porque as barreiras à dispersão evitam que ela chegue lá, ou porque as populações estabelecidas de outros animais impedem a sua colonização. Portanto, objetivamos descobrir por que os animais ocorrem onde ocorrem e não onde se imagina que deveriam ocorrer.

As explicações para as distribuições geográficas dos animais jazem na história natural. O registro fóssil mostra amplamente que animais uma vez já floresceram em regiões que não ocupam mais. A extinção tem um papel importante, mas muitos grupos deixaram descendentes que migraram para outras regiões e sobreviveram. Por exemplo, os camelos originaram-se na América do Norte, onde seus fósseis mais antigos ocorrem. Os camelos espalharam-se durante o Pleistoceno através do Alasca até a Eurásia e África, onde os camelos verdadeiros vivem atualmente, e até a América do Sul, onde seus descendentes vivos incluem as lhamas, alpacas, guanacos e vicunhas (o Pleistoceno começou há 2,6 milhões de anos e terminou há 11 mil anos; ver a tabela de tempo geológico na contracapa). Então, os camelos extinguiram-se na América do Norte há cerca de 10.000 anos, no fim da era Glacial. Assim, a história da espécie de um animal e seus ancestrais deve ser documentada antes que se possa entender por que ele vive onde vive. A superfície da Terra sofre mudanças enormes. Muitas áreas hoje terrestres já foram recobertas por mar. As planícies férteis foram invadidas por desertos em expansão; barreiras intransponíveis de montanhas se formaram onde nenhuma existia antes; e campos de gelo inóspitos retrocederam em um clima mais quente, sendo substituídos por florestas. As mudanças geológicas são responsáveis por muitas das alterações na distribuição animal (e vegetal) e são poderosas para moldar a evolução orgânica.

A sistemática filogenética nos permite reconstruir as histórias das distribuições dos animais (ver Capítulo 10). Um cladograma apresenta a estrutura da descendência evolutiva comum entre as espécies. As distribuições geográficas de espécies proximamente aparentadas são mapeadas em um cladograma para gerar hipóteses sobre as histórias geográficas daquelas espécies. As salamandras gigantes aquáticas do leste da América do Norte são diferentes de qualquer outra salamandra, à exceção de duas espécies do leste asiático. A calibração molecular de sua filogenia (Capítulo 6) sugere que as salamandras gigantes separaram-se de seus parentes do leste asiático há cerca de 28 milhões de anos, quando uma conexão temporária unia as florestas e rios do leste asiático e do leste da América do Norte através do Alasca e do norte do Canadá, áreas que, posteriormente, tornaram-se inóspitas para as salamandras. Como os parentes vivos mais próximos das salamandras gigantes da América e da Ásia são as salamandras menores Hynobiidae da Ásia, a melhor hipótese é que as salamandras gigantes originaram-se na Ásia e que a linhagem americana dispersou-se para a América do Norte há 28 milhões de anos. Muitas outras populações de plantas e animais deslocaram-se entre o leste asiático e o leste da América do Norte mais ou menos ao mesmo momento, fornecendo uma explicação histórica comum para as múltiplas distribuições disjuntas.

Distribuições disjuntas

Os zoogeógrafos são desafiados a explicar numerosas descontinuidades ou **distribuições disjuntas:** espécies proximamente aparentadas vivendo em áreas bastante separadas de um continente ou mesmo no mundo (Figura 37.1). Como pode um grupo de animais tornar-se tão disperso geograficamente? Ou uma população se move de seu lugar de origem para um novo local (**dispersão**), cruzando um território interveniente inadequado para uma colonização de longo prazo, ou o ambiente se modifica, dividindo uma espécie uma vez distribuída continuamente em populações geograficamente separadas (**vicariância**). As mudanças climáticas podem contrair e fragmentar áreas de *habitat* favorável para uma espécie, ou um movimento físico de massas de terra ou de água pode transportar populações diferentes de uma espécie para longe uma da outra.

Distribuição por dispersão

Por meio da dispersão, os animais entram em novos locais a partir de suas áreas de origem. A dispersão envolve *emigração* de uma região e *imigração* para outra. A dispersão é de mão única, um movimento para fora, distinto do movimento *periódico* de idas e voltas entre duas localidades, como a migração sazonal de muitas aves (Capítulo 27). Os animais em dispersão podem se mover ativamente por meio de sua própria força ou serem passivamente dispersos pelo vento, flutuando ou arrastados por rios, lagos ou mares, ou pegando carona em outros animais. As espécies animais deveriam ampliar suas distribuições geográficas dessa maneira através de todos os *habitats* favoráveis acessíveis a eles. À medida que as últimas

geleiras pleistocênicas se retraíram para o norte, os *habitats* favoráveis para muitas espécies temperadas tornaram-se disponíveis nos territórios anteriormente congelados na América do Norte, Europa e Ásia. As espécies que se originaram imediatamente ao sul do território glacial, antes da retração glacial, expandiram-se para o norte à medida que novos *habitats* surgiram. Como a taxa reprodutiva das populações animais é alta, uma pressão contínua forçou as populações a se expandirem por todos os *habitats* favoráveis.

A dispersão facilmente explica a movimentação das populações de animais para *habitats* favoráveis que estão geograficamente adjacentes aos seus locais de origem. Esse movimento produz uma distribuição em expansão, mas geograficamente contínua. Pode a expansão explicar também a origem das distribuições geograficamente disjuntas? Por exemplo, as aves ratitas, que não voam (Capítulo 6), habitam terras disjuntas primariamente no Hemisfério Sul, incluindo a África, Austrália, Madagascar, Nova Guiné, Nova Zelândia e América do Sul. Essas porções de terra estão separadas umas das outras pelos oceanos, uma barreira muito forte para a dispersão das ratitas. Para explicar essa distribuição via dispersão, deve-se postular um **centro de origem**, do qual o grupo se dispersou para alcançar todas as terras amplamente separadas nas quais elas ocorrem atualmente. Como as ratitas não voam, uma hipótese de dispersão exige um transporte passivo intermitente de indivíduos através do oceano. Essa hipótese é razoável? Sabemos dos estudos nas Ilhas Galápagos e no Havaí (ver Capítulo 6) que a dispersão ocasional de animais e plantas terrestres, por longas distâncias através dos oceanos, de fato ocorre. Essa é a única maneira pela qual animais terrestres podem colonizar ilhas produzidas por vulcões oceânicos. Para as aves que não voam e muitos outros animais descontinuamente distribuídos, entretanto, uma explicação alternativa para as distribuições disjuntas é a hipótese de vicariância (L. *vicarius*, um substituto).

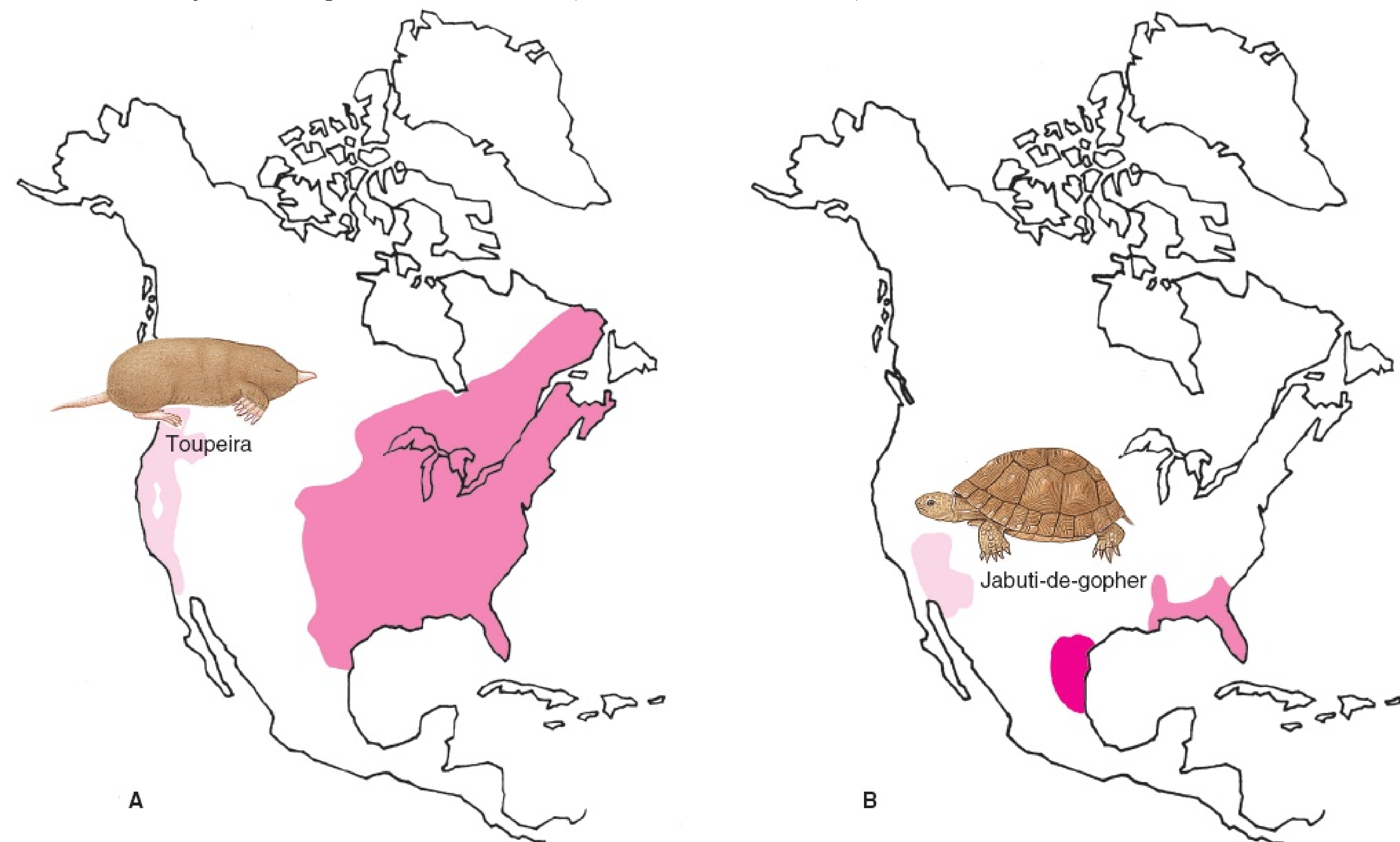
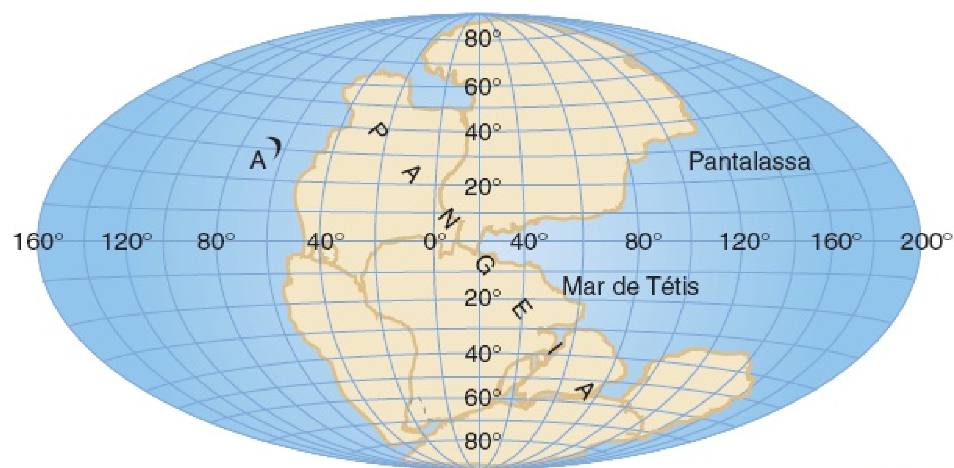


Figura 37.1 Distribuições disjuntas na América do Norte. **A.** As toupeiras da família Talpidae provavelmente entraram na América do Norte através da ponte de terra de Bering (estreito de Bering) que uma vez unia a América do Norte à Ásia durante o período Terciário. As populações do leste e do oeste estão agora separadas pelas Montanhas Rochosas. **B.** Os jabutis-de-gopher do gênero *Gopherus* ocupam três áreas completamente isoladas.

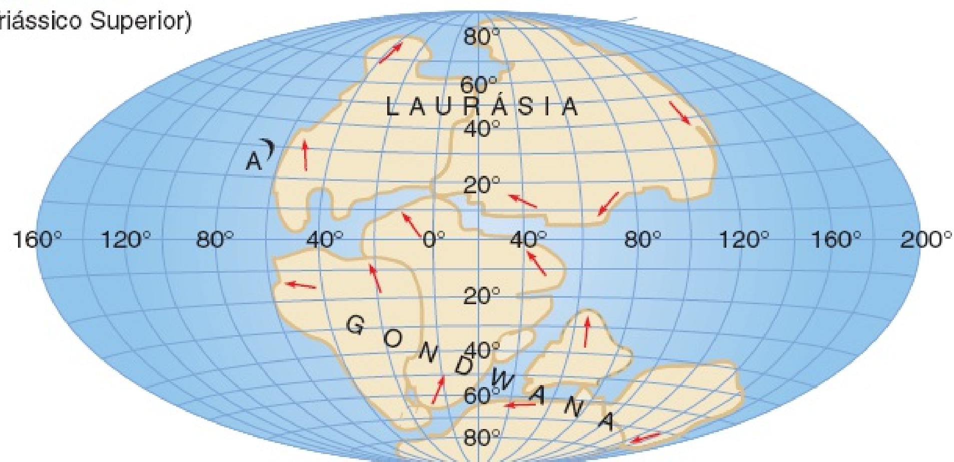
Distribuição por vicariância

As distribuições disjuntas de animais podem ser criadas por mudanças físicas no ambiente que fazem com que *habitats* anteriormente contínuos tornem-se disjuntos. As áreas antes contíguas podem se separar por barreiras impenetráveis para muitos animais. O estudo da fragmentação das biotas dessa maneira é chamado de **biogeografia de vicariância**. Lembre-se de que "vicariância" é um exemplo de "alopatria", que é simplesmente uma distribuição das populações em áreas geograficamente separadas (Capítulo 6). O fluxo de lava de um vulcão pode fazer com que uma floresta antes contínua se separe em manchas geograficamente descontínuas, dessa forma, separando muitas espécies de plantas e animais em populações geograficamente isoladas.

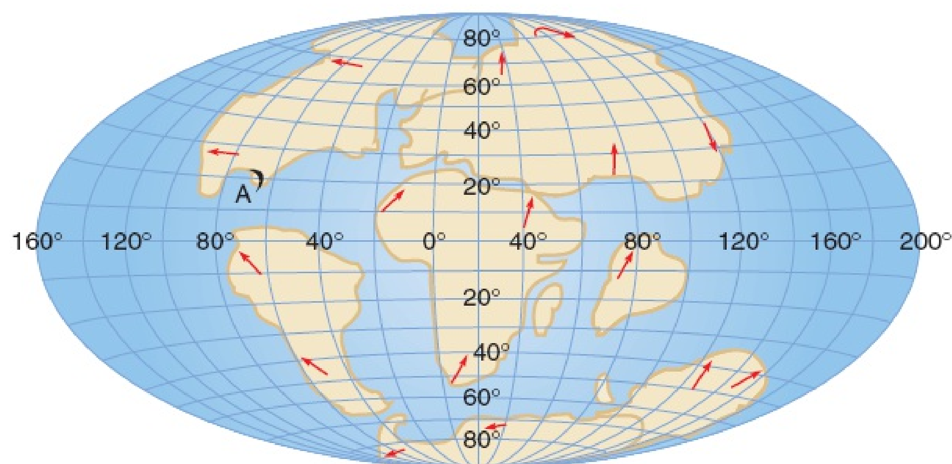
Talvez o fenômeno vicariante mais dramático seja a deriva continental, através da qual massas de terra antes contínuas sejam sequencialmente divididas em continentes e ilhas separadas por oceanos. Todas as espécies de animais terrestres e de água doce que tinham se espalhado pela massa de terra inicialmente contínua seriam sequencialmente fragmentadas em muitas populações em diferentes ilhas e continentes separados pelo oceano. A vicariância por deriva continental nos fornece uma outra hipótese para explicar a distribuição disjunta das aves não voadoras; elas podem descender de uma espécie ancestral que estava dispersa pelo Hemisfério Sul quando África, Austrália, Madagascar, Nova Guiné, Nova Zelândia e América do Sul ainda estavam em contato mais próximo do que hoje (Figura 37.2). Quando essas massas de terra separaram-se através dos oceanos, a espécie ancestral ter-se-ia fragmentado em populações disjuntas que evoluíram independentemente, produzindo a diversidade de formas observada hoje.



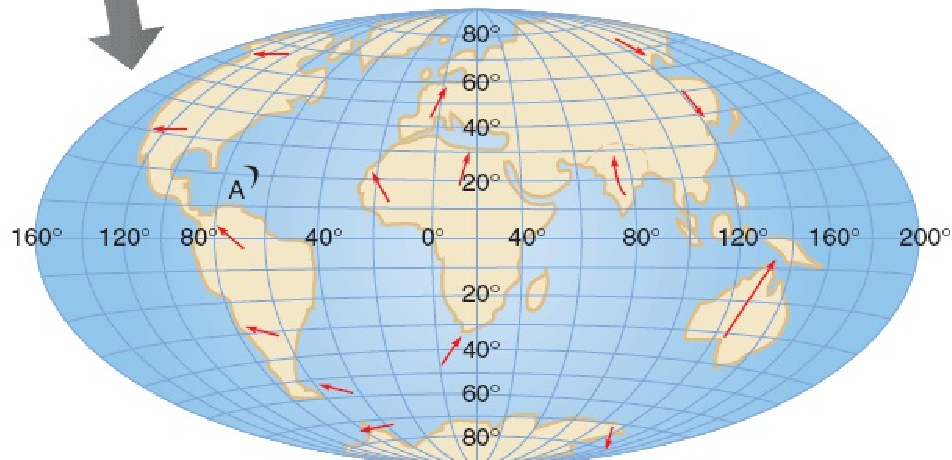
210 milhões de anos atrás (Triássico Superior)



180 milhões de anos atrás (Jurássico)



66 milhões de anos atrás (fim do Cretáceo)



Presente

Figura 37.2 Hipótese da deriva dos continentes durante os últimos 200 milhões de anos, desde uma única massa

de terra original até suas posições atuais. O continente único Pangeia inicialmente separou-se em dois continentes menores (Laurásia e Gondwana). Esses últimos separaram-se em continentes menores. As setas indicam os vetores de movimentos dos continentes. A letra A com uma lua crescente é um ponto de referência geográfica moderno que representa o arco das Antilhas nas Índias Ocidentais.

Suponha que diferentes espécies de aves não voadoras evoluíram alopatricamente à medida que a deriva continental progressivamente dividia o ambiente terrestre em partes isoladas. Se construirmos um cladograma (Capítulo 10) ou árvore filogenética dessas aves como mostrado na Figura 37.3, a primeira divergência deveria corresponder ao primeiro evento vicariante que fragmentou a sua espécie ancestral comum. Todos os eventos de ramificação subsequentes na árvore devem corresponder sucessivamente aos eventos vicariantes subsequentes que fragmentaram ainda mais as linhagens principais. Nossa árvore hipoteticamente reconstrói a história dos eventos vicariantes para o grupo. Se apagarmos os nomes das espécies dos ramos terminais da árvore e os substituirmos pelas áreas geográficas em que cada espécie é encontrada, teremos uma hipótese para a separação sequencial das diferentes áreas geográficas.

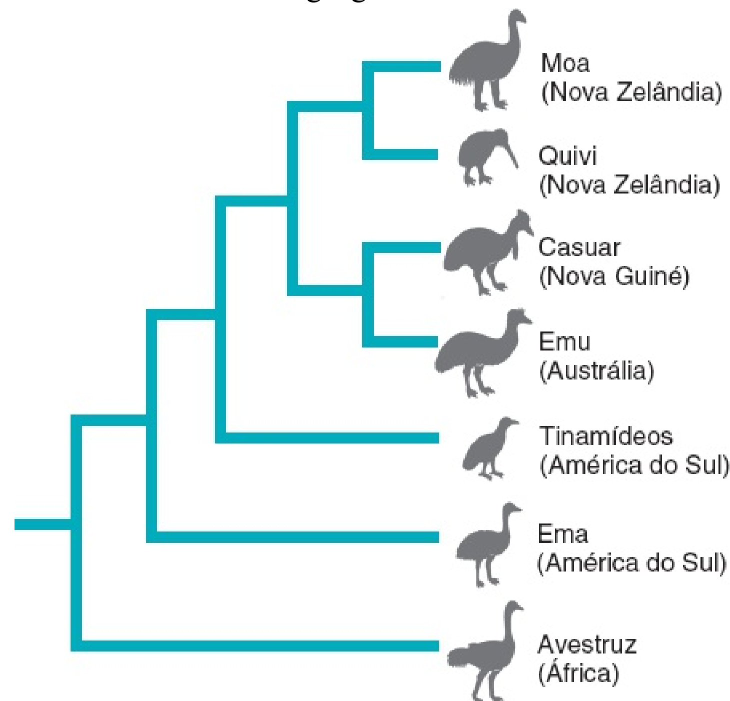


Figura 37.3 Relações filogenéticas inferidas para as aves não voadoras usando dados de genética molecular (e morfologia para o moa extinto) (ver Capítulo 6). A biogeografia de vicariância propõe que as espécies não voadoras descendem de uma espécie ancestral antes dispersa no Hemisfério Sul quando África, Austrália, Nova Guiné, Nova Zelândia e América do Sul estavam conectadas. Ao se separarem, essas massas de terra fragmentaram a si mesmas e as populações de aves não voadoras que elas continham. Se a hipótese de vicariância estiver correta, a sequência de ramificação filogenética inferida para as espécies alopátricas não voadoras refletirá a sequência de separação de suas massas de terra. Substitua os nomes das espécies pelos nomes de suas áreas geográficas para produzir um cladograma de área. Os cladogramas de área para outros grupos de animais e plantas cujas populações ancestrais teriam sido fragmentadas pelos mesmos eventos geológicos devem coincidir com o cladograma de área para as aves não voadoras.

Podemos testar essa hipótese de vicariância ainda mais identificando outros grupos de organismos terrestres que tinham espécies diferentes em cada uma das mesmas áreas geográficas das aves não voadoras. Se nossa hipótese estiver correta, esses grupos foram fragmentados geograficamente pelos mesmos eventos vicariantes que fragmentaram as aves não voadoras. Nós, portanto, predizemos que os cladogramas ou as árvores filogenéticas construídas para as espécies nos outros grupos apresentarão o mesmo padrão de ramificação da árvore das aves não voadoras quando substituirmos os nomes das espécies pelos das áreas que habitam. Se essa hipótese for confirmada, teremos um **cladograma geral de área** que ilustra a história de fragmentação das diferentes áreas geográficas estudadas. Essa hipótese geral de vicariância pode ser investigada ainda mais usando estudos geológicos e climáticos para identificar os mecanismos da fragmentação geográfica.

Na maioria dos grupos de organismos, os eventos recorrentes de vicariância e dispersão contribuíram para a evolução

dos padrões de distribuição disjunta. Os métodos de biogeografia de vicariância são úteis para identificar tais casos. De fato, o cladograma das aves não voadoras não é apenas um agrupamento simples de aves que habitam áreas próximas. Podemos perguntar se qualquer ramo do cladograma para um determinado grupo de espécies é inconsistente com o cladograma geral de área para as áreas geográficas que essas espécies habitam. Suponha que um cladograma para um dado táxon seja consistente com o cladograma de área exceto pela posição de um único ramo. Nós explicamos a maioria das disjunções geográficas em um táxon através da vicariância, mas consideraremos a dispersão para explicar o ramo único não compatível com o cladograma geral. Dessa maneira, podemos focalizar nosso estudo de dispersão em casos específicos nos quais é mais provável de ter ocorrido.

Teoria da deriva continental

Não é por acaso que o entusiasmo pela biogeografia de vicariância tenha acompanhado a aceitação da teoria da deriva continental pelos geólogos. A teoria da deriva continental não é nova (foi proposta em 1912 pelo meteorologista alemão Alfred Wegener), mas permaneceu amplamente desfavorecida até que a teoria da **tectônica de placas** proporcionou um mecanismo para explicar a deriva continental. De acordo com a teoria da tectônica de placas (tectônica significa “movimento deformador”), a superfície da Terra é composta por 6 a 10 placas rochosas, com cerca de 100 km de espessura, que se movem sobre uma camada subjacente mais maleável. Wegener propôs que os continentes terrestres tenham deslizado como flutuadores depois da quebra de uma única grande massa de terra denominada Pangeia (“toda a terra”). A quebra original de Pangeia ocorreu há aproximadamente 200 milhões de anos. Formaram-se dois grandes supercontinentes: Laurásia ao norte e Gondwana ao sul, separados um do outro pelo Mar de Tétis (ver Figura 37.2). No fim do Período Jurássico, cerca de 146 milhões de anos atrás, os supercontinentes começaram a fragmentar-se e separar-se. A Laurásia dividiu-se em América do Norte, maior parte da Eurásia e Groenlândia. A Gondwana separou-se em América do Sul, África, Madagascar, Arábia, Índia, Austrália, Nova Guiné, Antártica e numerosos fragmentos menores que formam atualmente o sudeste da Ásia. Os fragmentos da Arábia, Índia e sudeste da Ásia atravessaram gradualmente o Mar de Tétis e, finalmente, colidiram com a Laurásia, à qual estão agora conectados. Essa teoria é sustentada pelo aparente ajuste entre os continentes, por levantamentos paleomagnéticos aéreos, estudos sísmicos, pelas cristas oceânicas localizadas onde as placas tectônicas surgiram e por uma profusão de dados biológicos.

A deriva continental explica diversas distribuições de animais que, de outro modo, seriam enigmáticas, como a semelhança de fósseis de invertebrados da África e da América do Sul, bem como certas semelhanças entre as faunas atuais das mesmas latitudes nos dois continentes. No entanto, os continentes estiveram separados durante toda a Era Cenozoica e, provavelmente, por também boa parte da Era Mesozoica, um período longo demais para explicar a distribuição de alguns organismos modernos, como os mamíferos placentários. A teoria da deriva continental é, entretanto, enormemente útil para explicar as interconexões das floras e das faunas do passado.

A distribuição atual dos mamíferos marsupiais é um excelente exemplo da influência da separação dos continentes. Os marsupiais apareceram na metade do Cretáceo, há cerca de 100 milhões de anos, provavelmente na América do Sul. Como, nesse período, a América do Sul estava conectada à Austrália através da Antártida (então muito mais quente do que hoje), os marsupiais espalharam-se por todos esses três continentes. Eles também se deslocaram para a América do Norte, mas lá encontraram os mamíferos placentários que haviam se dispersado para aquele continente a partir da Ásia. Os marsupiais evidentemente não puderam coexistir com os placentários e, assim, se extinguiram na América do Norte (os marsupiais norte-americanos atuais, os gambás, são invasores relativamente recentes da América do Sul). Os placentários seguiram os marsupiais para a América do Sul, mas, nesse tempo, os marsupiais já haviam se expandido e estavam firmemente estabelecidos para serem deslocados. Nesse ínterim, há cerca de 50 milhões de anos, a Austrália separou-se da Antártida, bloqueando a entrada dos placentários. A Austrália permaneceu isolada, permitindo aos marsupiais diversificarem-se nas atuais ricas e variadas faunas.

Muitas pessoas consideram Alfred Russel Wallace (ver Figura 6.1) o fundador da moderna biogeografia histórica. Wallace conduziu extensos estudos de campo no Arquipélago Malaio, onde descobriu uma abrupta mudança de fauna entre os elementos da fauna asiática e as da Austrália/Nova Guiné. Os faisões, papagaios, macacos e numerosos grupos de lagartos e, até mesmo, invertebrados marinhos estão entre os elementos da fauna cujas distribuições geográficas apresentam

limites bruscos nos dois lados de uma linha imaginária. Essa fronteira biogeográfica é chamada de "linha de Wallace" e divide a atual Indonésia (Figura 37.4). A linha de Wallace tem sido um mistério biogeográfico desde que ele a descreveu porque não há mudanças ou barreiras ambientais óbvias que pudessem explicar a descontinuidade abrupta da fauna através da linha.

A tectônica de placas oferece a melhor explicação para a linha de Wallace. Embora atualmente estejam próximas, as placas do Sudeste Asiático separaram-se da placa australiana/Papuásia durante a divisão de Gondwana, e essas diferentes placas passaram muitos milhões de anos atravessando o Mar de Tétis isoladas umas das outras, antes de chegarem às suas localizações atuais. A linha de Wallace marca o limite aproximado entre essas duas placas, cujas faunas divergiram enormemente durante sua longa separação evolutiva. Os estudos filogenéticos moleculares, que comparam os grupos de lagartos distribuídos nos lados opostos da linha de Wallace, suportam a interpretação de que esses grupos eram pristinamente isolados por uma grande extensão de oceano e apenas recentemente tornaram-se vizinhos geográficos no Arquipélago Malaio.

Pontes terrestres temporárias

As **pontes de terra temporárias** também têm sido importantes vias de dispersão. Uma ponte de terra importante e bem estabelecida, que já não existe, conectava a Ásia e a América do Norte através do estreito de Bering. Foi por esse corredor que os placentários vieram da Ásia para a América do Norte.

Atualmente, uma ponte de terra conecta as Américas do Norte e do Sul no Istmo do Panamá, mas, desde a metade do Eoceno (50 milhões de anos atrás) até o fim do Plioceno (3,5 milhões de anos atrás), a água separava completamente os dois continentes. Durante esse longo intervalo, os principais grupos de mamíferos evoluíram em direções diferentes em cada continente. Quando a ponte de terra se restabeleceu no fim da época do Plioceno, os mamíferos atravessaram-na em ambas as direções (Figura 37.5). Essa dispersão é chamada de "Grande Intercâmbio Faunístico Americano", uma das mais importantes misturas de faunas continentais distintas da história da Terra.



Figura 37.4 A enigmática fronteira descrita por Alfred Russel Wallace marcando a separação geográfica das faunas asiáticas (acima, à esquerda) e australiana (ao centro e abaixo à direita) no Arquipélago Malaio. Uma colisão entre as placas tectônicas aproximou geograficamente massas de terra primordialmente distantes assim como suas faunas, formando, assim, a "linha de Wallace".

Inicialmente, ambos os continentes ganharam diversidade de mamíferos, mas a extinção de um grande número deles em ambos os continentes seguiu-se logo. Os carnívoros norte-americanos, como os guaxinins, doninhas, raposas, cachorros, felinos (incluindo os tigres-dentes-de-sabre) e ursos começaram a predar os mamíferos sul-americanos. Outros invasores norte-americanos incluíram os mamíferos ungulados (cavalos, antas, queixadas, camelídeos, cervos, antílopes e mastodontes),

coelhos e diversas famílias de roedores. Esses mamíferos deslocaram muitos nativos sul-americanos que ocupavam *habitats* semelhantes. Hoje, quase metade dos mamíferos sul-americanos descendem de invasores norte-americanos que chegaram nos últimos 3,5 milhões de anos. Apenas uns poucos invasores sul-americanos sobreviveram na América do Norte: porcos-espinhos, tatus e gambás. Diversos outros grupos sul-americanos, incluindo as preguiças-gigantes, gliptodontes, tamanduás, capivaras aquáticas gigantes, toxodontes (herbívoros do tamanho de rinocerontes) e tatus gigantes entraram na América do Norte, mas logo se extinguiram.

Ciclos climáticos e vicariância

Nos últimos 3 milhões de anos, ocorreram ciclos globais de temperatura média mundial com durações típicas de 20.000 a 100.000 anos. Sem dúvida, tais ciclos também ocorreram no passado evolutivo mais distante, porém são mais difíceis de mensurar. Esses ciclos são chamados ciclos glaciais, porque, à medida que as temperaturas globais caem a valores baixos, as geleiras se expandem geograficamente a partir dos polos norte e sul e das montanhas mais altas em outros locais. Os níveis do mar tipicamente caem por todo o mundo quando grandes quantidades de água se congelam nas geleiras. Atualmente, a Terra está em uma fase relativamente quente, entre máximos glaciais.



Figura 37.5 A grande troca entre as faunas americanas. O Istmo do Panamá emergiu há 3,5 milhões de anos, permitindo a troca extensiva de representantes de muitas famílias de mamíferos. Acima estão os representantes de 38 gêneros sul-americanos que atravessaram o istmo para o norte. Embaixo, estão os representantes dos 47 gêneros norte-americanos que migraram para a América do Sul. Os imigrantes norte-americanos diversificaram-

se rapidamente depois de entrarem na América do Sul. Os imigrantes sul-americanos na América do Norte diversificaram-se pouco, e a maioria extinguiu-se.

Os ciclos climáticos têm uma enorme influência nas distribuições geográficas dos animais. Os ciclos de temperatura interagem com as necessidades de *habitat* dos animais para gerar episódios alternados nos quais o *habitat* favorável é geograficamente contínuo e amplo ou fragmentado em manchas isoladas. Por exemplo, as salamandras do grupo *Plethodon jordani* de espécies (incluindo *Plethodon shermani*, ver Figura 6.20) são adaptadas ao frio e ocupam apenas os picos ao sul das montanhas dos Apalaches, e não as áreas baixas e mais quentes intervenientes (Figura 37.6). Nos momentos mais frios dos ciclos glaciais, as condições ambientais favoráveis para essas salamandras ampliam-se até as partes mais baixas, permitindo uma distribuição contínua desse grupo de espécies entre os picos das montanhas e nas áreas entre eles. À medida que ocorre um episódio glacial, as espécies se expandem e fazem contato geográfico entre si. Quando o clima se aquece no ciclo seguinte, essas salamandras novamente recuam em populações geograficamente isoladas nos picos das montanhas. Se as populações dos topos das montanhas se diferenciarem no nível de espécie durante o isolamento geográfico, elas não se misturarão quando fizerem contato geográfico no próximo episódio frio. As espécies vizinhas tipicamente bloqueiam a expansão umas das outras quando se encontram geograficamente; cada espécie guarda seu território e impede que seus parentes próximos entrem nele. As espécies do grupo *Plethodon jordani*, que ocupam picos de montanhas diferentes (Figura 37.6), ilustram esse processo.

Poderiam outros grupos de espécies, como as aranhas cavernícolas adaptadas ao frio, com distribuição semelhante à do grupo *P. jordani*, apresentar um cladograma de áreas análogas a esses grupos isolados dos topos de montanhas? A teoria de biogeografia de vicariância prediz que a ordem de ramificação filogenética para ambos os grupos deveria corresponder à ordem na qual os vários picos de montanhas se isolaram em "ilhas" desconectadas de *habitats* favoráveis para espécies adaptadas ao frio.

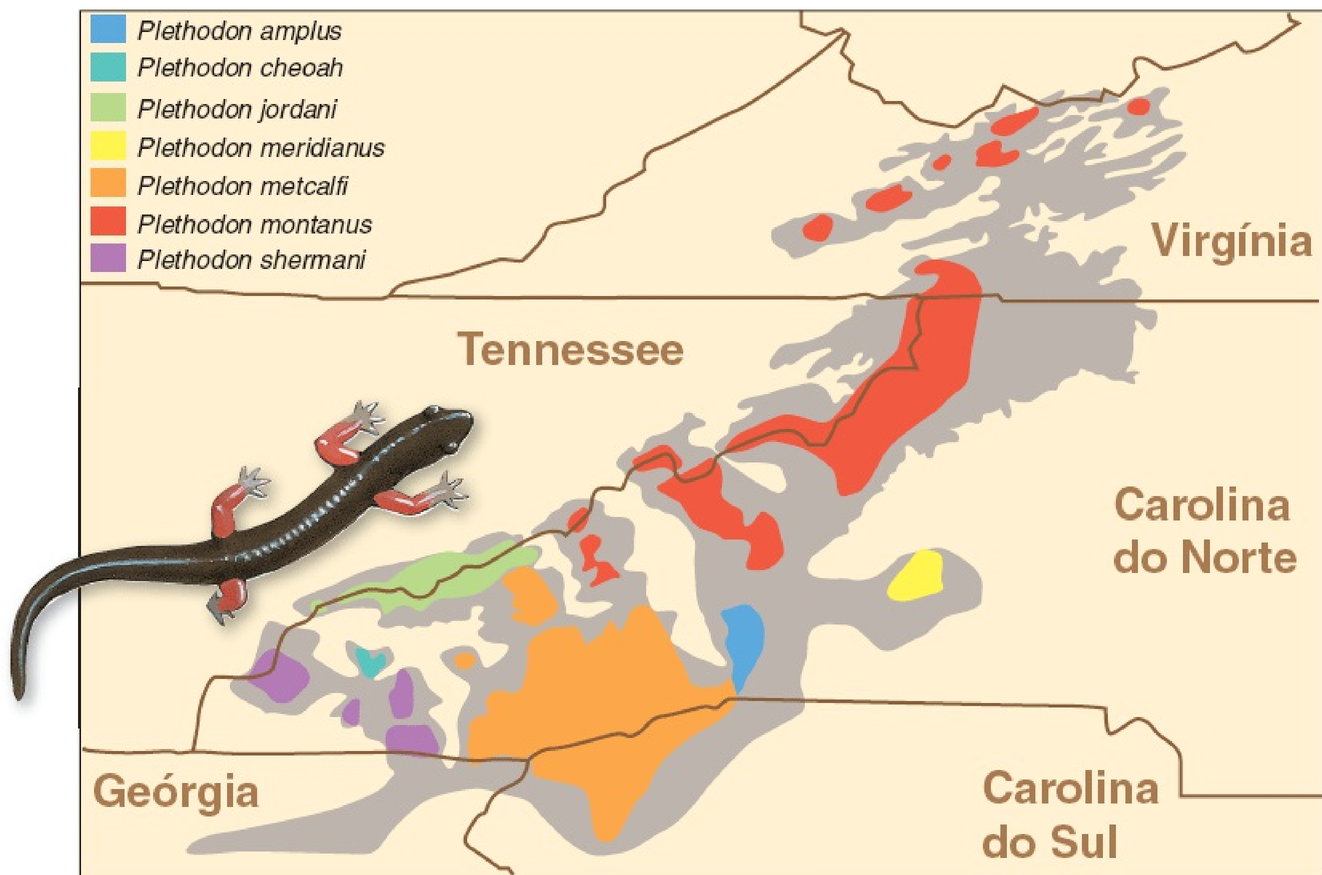


Figura 37.6 Distribuição geográfica de sete espécies de salamandras do grupo *Plethodon jordani* ao sul dos Apalaches. Essas espécies adaptadas ao frio restringem-se a populações isoladas no topo de montanhas e não ocupam as áreas baixas mais quentes. A parte cinza mostra a distribuição maior, geograficamente contínua, de *habitat* favorável para essas salamandras no pico do último período glacial, quando o clima global era mais frio do que atualmente. Os ciclos climáticos na história dessas espécies causaram expansões episódicas das populações por toda a região em cinza, seguidas por fragmentação em populações isoladas nos topos das montanhas.
Baseada em Weisrock & Larson. 2006. Biological Journal of Linnean Society *89:25-51.*

O aspecto cíclico das mudanças climáticas "joga água fria" na expectativa de um cladograma geral de área. Os clados das espécies de salamandras e aranhas que compartilham hoje a mesma distribuição fragmentada de topos de montanhas provavelmente entraram no sul dos Apalaches em diferentes momentos do passado e vindos de diferentes direções geográficas. Um momento frio em qualquer dos ciclos passados pode ter permitido a uma espécie adaptada ao frio se dispersar por essas montanhas, sendo fragmentada somente nos topos das montanhas no próximo ciclo de aquecimento. Essa questão foi inicialmente denominada "problema histórico-profundo" para a biogeografia de vicariância. Agora, reconhecemos que os táxons que compartilham as mesmas áreas de endemismo, como os picos de montanhas, contraditoriamente diferem muito em idade evolutiva e no padrão de ramificação filogenética. A expectativa de um cladograma geral de área é ainda mais reduzida se uma população de montanha se extingue em um episódio de aquecimento, e seu topo de montanha é recolonizado a partir de outra montanha em um episódio frio posterior.

Embora a hipótese de um cladograma geral de área tenha falhado na maioria dos estudos biogeográficos, a especiação por vicariância (Capítulo 6) permanece um princípio central na biogeografia histórica. Quando os biogeógrafos alegam que o paradigma da biogeografia de vicariância falhou, eles se referem especificamente à rejeição da hipótese do cladograma geral de área, o que não diminui a importância evolutiva da vicariância.

DISTRIBUIÇÃO DA VIDA NA TERRA

A partir dos princípios gerais de biogeografia histórica, seguiremos com uma descrição das principais fronteiras físicas que delimitam a evolução animal, incluindo as dimensões da biosfera e as principais descontinuidades entre os ambientes terrestres, águas continentais e ambientes oceânicos.

Biosfera e suas subdivisões

A biosfera é normalmente definida como a fina camada externa da Terra capaz de sustentar a vida. É um sistema global que inclui toda a vida na Terra e os ambientes físicos nos quais os organismos vivos existem e interagem. As subdivisões físicas da biosfera incluem a litosfera, a hidrosfera e a atmosfera.

A **litosfera** é o material rochoso da camada externa da Terra, a fonte última de todos os elementos minerais demandados pelos organismos vivos. A **hidrosfera** é a água sobre ou próxima da superfície da Terra e se estende para dentro da litosfera e da atmosfera. Um ciclo hidrológico global de evaporação, precipitação e escoamento superficial distribui a água por toda a Terra. Cerca de 80% da evaporação provêm do oceano, e mais água evapora dos oceanos do que retorna a eles por precipitação. Dessa forma, a evaporação oceânica proporciona grande parte da chuva que sustenta a vida na Terra. O componente gasoso da biosfera, a **atmosfera**, estende-se até cerca de 3.500 km acima da superfície da Terra, porém toda a vida está restrita aos primeiros 8 a 15 km (a troposfera). A camada de "blindagem" de oxigênio-ozônio da atmosfera concentra-se principalmente entre 20 e 25 km. Os principais gases da troposfera são (em volume) nitrogênio, 78%; oxigênio, 21%; argônio, 0,93%; dióxido de carbono, 0,03%; e vapor de água (quantidades variáveis).

O oxigênio atmosférico originou-se quase inteiramente da fotossíntese. Desde a metade da Era Paleozoica, o oxigênio consumido pelos organismos vivos na respiração equivale aproximadamente à sua produção. O excedente atual de oxigênio livre da Terra provavelmente não será esgotado porque as reservas de oxigênio na atmosfera e nos oceanos são tão grandes que o suprimento poderia durar milhares de anos, mesmo se todo o reabastecimento pela fotossíntese acabasse repentinamente.

A rápida entrada de dióxido de carbono na atmosfera, a partir da queima de combustíveis fósseis, pode alterar significativamente o equilíbrio térmico da Terra. Grande parte da energia luminosa de ondas curtas do Sol absorvida pela superfície da Terra é irradiada sob a forma de energia térmica infravermelha de comprimento de onda longo (Figura 37.7). Os materiais presentes na atmosfera, especialmente o dióxido de carbono e o vapor de água, impedem a perda do calor e aumentam a temperatura atmosférica. Esse aquecimento da atmosfera é chamado de "efeito estufa", uma vez que a atmosfera prende o calor irradiado da Terra, como o vidro de uma estufa prende o calor irradiado pelas plantas e pelo solo em seu interior. Embora o efeito estufa proporcione condições essenciais para toda a vida na Terra, o acúmulo gradual de dióxido de carbono pode aumentar a temperatura da biosfera como um todo e elevar o nível do mar pelo derretimento das calotas polares (Figura 37.8).

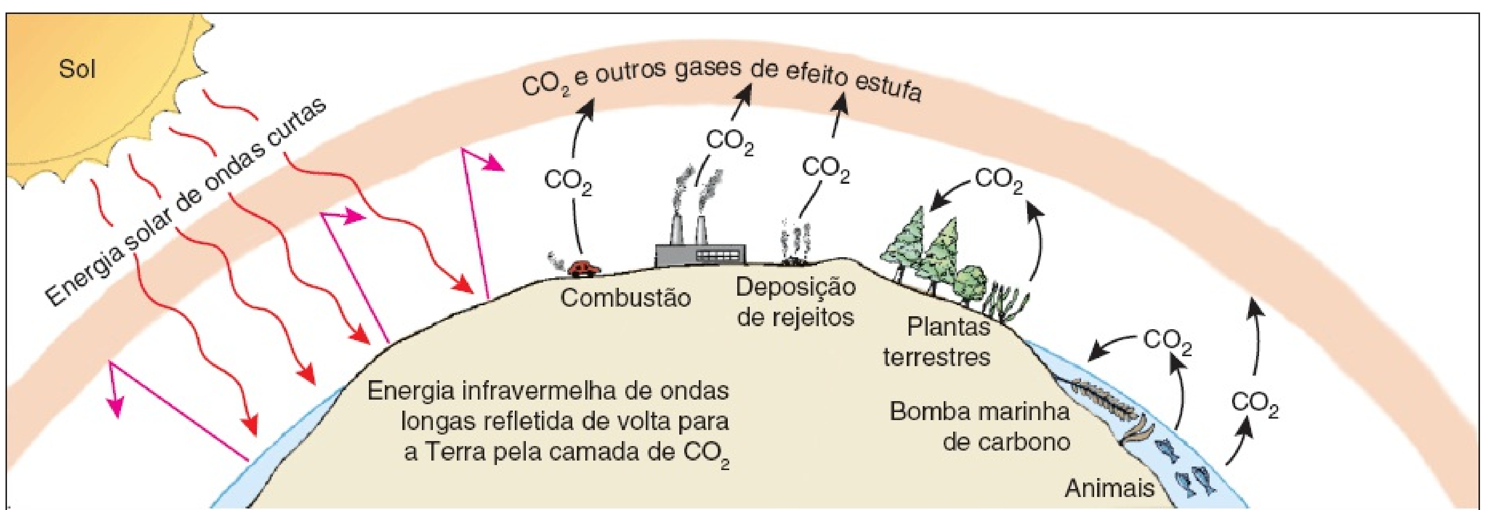


Figura 37.7 "Efeito estufa". O dióxido de carbono e o vapor de água na atmosfera são atravessados pela luz solar, mas absorvem as ondas de calor refletidas pela Terra, levando ao aquecimento do ar na atmosfera. Na bomba marinha de carbono, o dióxido de carbono fixado pelas plantas marinhas (especialmente o fitoplâncton) e transportado na forma iônica (HCO_3^-) pela água fria tende a afundar até grandes profundidades e, dessa maneira, é removido da atmosfera até que correntes oceânicas profundas tragam-no de volta para a superfície do oceano nas regiões tropicais.

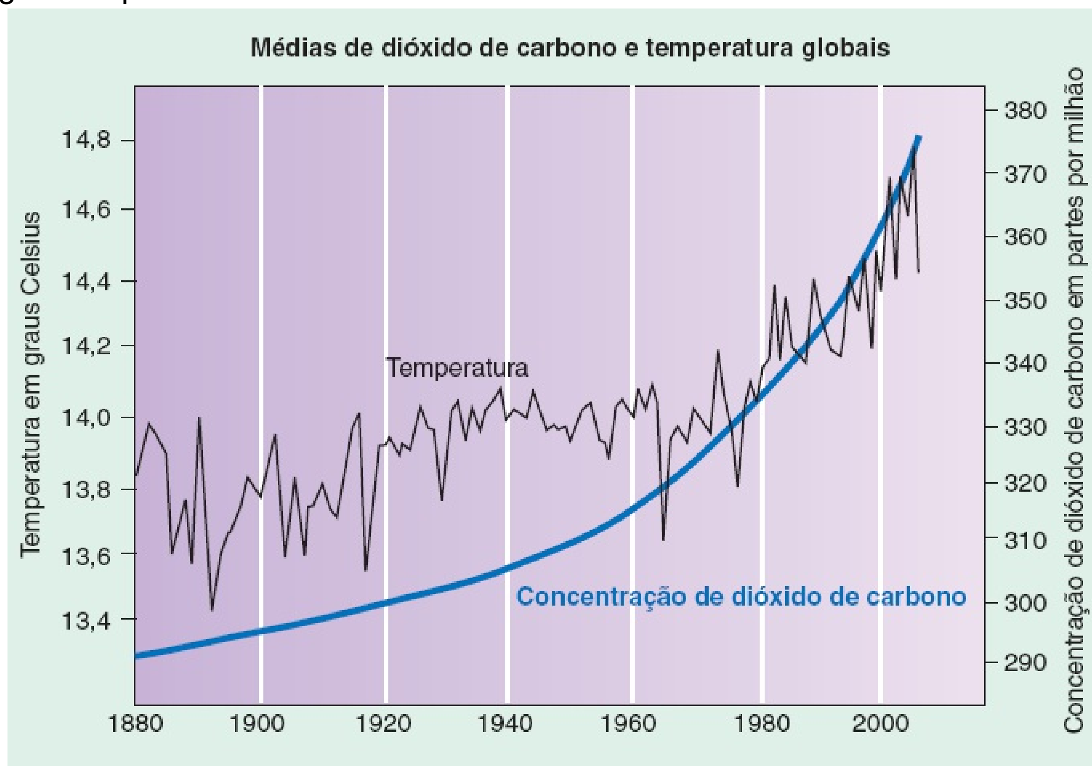


Figura 37.8 Elevação do dióxido de carbono atmosférico global e temperaturas médias globais nos últimos 126 anos. Os dados pontuais anteriores a 1958 provêm de análises do ar aprisionado em bolhas no gelo glacial de diversos locais ao redor do mundo. O dióxido de carbono atmosférico tem aumentado em média por mais de 1 século, enquanto a temperatura da Terra tem seguido uma tendência de elevação mais errática.

Influências climáticas globais nos ambientes dos animais

Os ambientes da Terra variam enormemente conforme determinado pelo clima, correntes oceânicas, precipitação e temperaturas características de cada região, e quantidade de radiação solar. Esses fatores impõem fortes limites nas áreas geográficas favoráveis para a ocupação por cada espécie animal. A variação global do clima surge do aquecimento desigual da atmosfera pela luz solar. Como os raios solares incidem nas latitudes maiores em um ângulo mais baixo, o aquecimento atmosférico é menor ali do que no equador (Figura 37.9). O ar aquecido no equador eleva-se e desloca-se em direção aos polos, sendo substituído pelo ar frio que sai dos polos em níveis mais baixos. A rotação da Terra complica esse padrão, produzindo um efeito de Coriolis que desvia o ar em movimento para a direita no Hemisfério Norte e para a esquerda no

Hemisfério Sul. A circulação do ar em cada hemisfério forma três zonas latitudinais, denominadas células (Figura 37.10). No Hemisfério Norte, o ar quente e úmido do equador resfria-se e condensa-se enquanto sobe, proporcionando uma precipitação para a viçosa vegetação das florestas tropicais equatoriais. O ar quente flui, então, para o norte em níveis mais elevados, resfriando-se e descendo entre 20 e 30° de latitude. Esse ar é muito seco, tendo perdido sua umidade no equador. À medida que o ar se aquece, absorve cada vez mais umidade, causando uma intensa evaporação na superfície da Terra e produzindo um cinturão subtropical de desertos concentrados entre 15 e 30° de latitude norte (desertos do Sudoeste Americano, o Saara Africano, a Península Arábica e Índia). O ar flui, então, para o sul em direção ao equador, ganhando umidade à medida que se desloca sobre o oceano, sendo desviado para a direita pelos ventos alísios do nordeste. O ciclo nessa célula é completado quando o ar, agora úmido, chega ao equador.

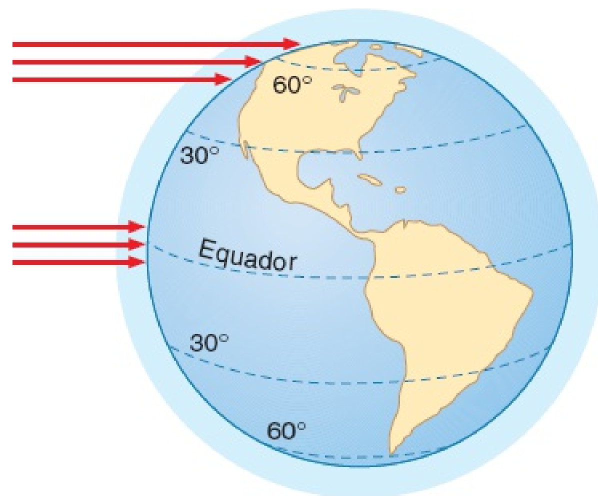


Figura 37.9 O clima da Terra é determinado pela radiação solar diferencial entre as latitudes mais altas e o equador. A energia solar nas altas latitudes é dissipada por uma área superficial oblíqua muito maior do que uma quantidade equivalente de energia no equador.

Uma segunda célula de circulação entre 30 e 60° norte surge quando o ar resfriado que desce próximo aos 30° desloca-se para o norte na superfície. Entre 50 e 60° norte, ele encontra o ar frio que vem do Polo Norte movendo-se para o sul, produzindo uma área instável de tempestades com precipitação abundante. O ar mais quente vindo do sul desvia-se para cima e volta-se para o sul em uma altitude maior, completando a segunda célula. Uma terceira célula polar forma-se quando o ar frio do Ártico, que se movimenta para o sul, retorna para o polo nas altitudes mais altas.

As correntes oceânicas influenciam tanto os ambientes marinhos quanto os ambientes terrestres próximos (Figura 37.11). As correntes globais causam uma mistura das águas superficiais mais quentes com as águas profundas mais frias. As correntes quentes que saem da costa oeste da Europa mantêm os ambientes terrestres do oeste europeu mais quentes do que seriam e, também, mais quentes do que as áreas continentais do interior a leste.

O dióxido de carbono atmosférico aumentou de cerca de 280 partes por milhão (ppm) antes da Revolução Industrial para uma média atual de 377 ppm. No século passado, a temperatura global aumentou 0,4°C, e a maioria dos especialistas concorda que ela irá aumentar de 2 a 6°C quando o dióxido de carbono e os demais gases-estufa que aprisionam o calor tiverem dobrado no próximo século. O dióxido de carbono atmosférico e as temperaturas têm sido muito maiores do que esses níveis projetados em vários momentos na longa história da Terra, como em partes da Era Paleozoica (durante os períodos Devoniano e Carbonífero), durante os quais o mundo inteiro era quente e úmido.

Nuvens

Ventos polares do leste 60° N

Ventos do oeste

30° N

Alísios do Nordeste

Zona de calmaria

Equador (0°)

Alísios do Sudeste

30° S

Ventos do oeste 60° S

Figura 37.10 A Terra como uma máquina térmica. Como resultado de um aquecimento desigual da superfície da Terra, juntamente com outros fatores como o movimento de rotação, a circulação dos oceanos e a presença de massas de terra, o planeta atua como um aquecedor gigante que impõe uma complexa miscelânea de climas na Terra. Ver texto para mais explicações.

Ressurgência por correntes e/ou vento

Fluxo da superfície

Fluxo do fundo

Figura 37.11 Correntes oceânicas e locais de ressurgência de nutrientes que sustentam a abundante vida animal no ambiente pelágico.

Ambientes terrestres | Biomas

Um bioma é uma grande unidade biótica que tem um conjunto de vida vegetal característico e facilmente reconhecível. Os botânicos reconheceram, há muito tempo, que o ambiente terrestre poderia ser dividido em grandes unidades com uma vegetação particular, como florestas, pradarias e desertos. A distribuição animal sempre foi mais difícil de mapear, porque as distribuições de plantas e de animais não coincidem exatamente. Os zoogeógrafos usam as distribuições de plantas como unidades bióticas básicas e reconhecem os biomas como combinações características de plantas e animais. Um bioma é, portanto, identificado pela sua formação vegetal predominante (Figura 37.12), mas, como os animais dependem das plantas, cada bioma sustenta uma fauna característica.



Figura 37.12 Principais biomas da América do Norte. As fronteiras entre os biomas não são distintas, mas mudam gradativamente ao longo de grandes áreas.

Cada bioma é distinto, mas as comunidades vegetais misturam-se entre si ao longo de grandes áreas. Conforme uma pessoa desloca-se em direção ao oeste através da América do Norte, as florestas decíduas úmidas dos Apalaches mudam gradualmente para as florestas de carvalho mais secas da parte superior do Vale do Rio Mississippi, e depois aos bosques de carvalho com sub-bosque de gramíneas, que dão lugar às pradarias altas e mistas (agora campos de milho e trigo), depois a campos desérticos e, finalmente, ao deserto arbustivo. Os limites não definidos, onde as plantas dominantes de biomas adjacentes se misturam, formam um gradiente quase contínuo denominado **ecoclina**. Portanto, os biomas são abstrações, um modo conveniente de organizar nossos conceitos sobre diferentes comunidades. Contudo, qualquer um pode distinguir um campo, uma floresta decídua, uma floresta de coníferas, ou um deserto arbustivo, pelas plantas dominantes em cada um deles, e podemos predizer, a partir da vegetação, quais animais vivem em cada bioma.

Os principais biomas terrestres são a floresta temperada decídua, a floresta temperada de coníferas, a floresta tropical, os campos, a tundra e o deserto. Nessa breve descrição, vamos nos referir especialmente aos biomas da América do Norte,

considerando as características predominantes de cada um.

Floresta temperada decídua

A floresta temperada decídua, mais bem desenvolvida no leste da América do Norte, abrange diversos tipos de florestas que se modificam gradualmente do nordeste para o sul. Nela predominam as árvores de folhas amplas e decíduas, como o carvalho, o bordo e a faia. As estações são mais distintas entre si nesse bioma. O hábito decíduo é uma adaptação de dormência para os baixos níveis de energia solar e as temperaturas muito baixas do inverno. No verão, essas florestas relativamente densas formam um dossel fechado e um intenso sombreamento. Consequentemente, as plantas do sub-bosque crescem rapidamente na primavera e florescem cedo antes que o dossel se desenvolva. A precipitação média anual é relativamente alta (750 a 1.250 mm), e a chuva cai periodicamente por todo o ano. As temperaturas médias anuais ficam entre 5 e 18°C.

As comunidades de animais nas florestas decíduas respondem ao início do inverno de várias formas. Alguns, como os pássaros insetívoros, migram. Outros, como as marmotas, hibernam durante os meses de inverno. Outros sobrevivem usando o alimento disponível (como os cervos) ou depósitos de alimentos armazenados (como fazem os esquilos). A caça e a destruição de *habitats* eliminaram amplamente os grandes carnívoros (pumas, linces e lobos) das florestas do leste. Os cervos, entretanto, multiplicaram-se nas florestas secundárias. As comunidades de insetos e invertebrados são abundantes nas florestas decíduas onde troncos em decomposição e detritos no chão proporcionam um excelente abrigo.

A exploração intensa das florestas decíduas da América do Norte começou no século 17 e atingiu seu máximo no século 19. A extração da madeira removeu os outrora magníficos bosques de árvores de madeiras duras temperadas. Com o início da utilização das pradarias para agricultura, muitas fazendas do leste foram abandonadas e, gradualmente, voltaram a ser florestas decíduas.

Floresta de coníferas

Na América do Norte, as florestas de coníferas formam um cinturão amplo, contínuo, de escala continental, estendendo-se do Canadá ao Alasca e ao sul através das Montanhas Rochosas até o México. Esse bioma continua através do norte da Eurásia, constituindo uma das maiores formações vegetais da Terra. As árvores perenes, incluindo pinheiros, abetos, abetos-vermelhos e cedros, dominam esse bioma, estando adaptados para resistir às temperaturas congelantes do inverno e às estações curtas de crescimento do verão. As árvores cônicas de galhos flexíveis descartam facilmente a neve. A área ao norte é a **floresta boreal**, frequentemente denominada **taiga** (uma palavra russa). A taiga é dominada por abetos brancos e negros, abeto subalpino, bálsamo, lariço e bétula. A precipitação média anual fica abaixo de 1.000 mm, e as temperaturas médias variam de –5 até +3°C.

Na América do Norte central, a taiga se funde com a floresta decídua temperada formando uma **floresta temperada mista**, que combina árvores coníferas e decíduas. Ela é dominada por bordos-doces, pinheiros-brancos e vermelhos e cicutas-da-américa. Grande parte dessa floresta foi destruída pela exploração da madeira e substituída por uma floresta secundária, que tem uma proporção maior de árvores decíduas, incluindo bordos-doces, faias e bétulas. Os carvalhos e as nogueiras dominam as florestas temperadas mistas mais ao sul e ocorrem menos frequentemente nas **florestas perenes do sul**, dominadas por pinheiros, que recobrem boa parte do sudeste dos EUA. As últimas florestas maduras de coníferas do noroeste do Pacífico estão desaparecendo rapidamente devido à extração comercial de madeira.

Os mamíferos das florestas boreais incluem os cervos, alces (Figura 37.13), renas, lebres, vários roedores, carnívoros, como lobos, raposas, carcajus, linces, doninhas e martas, e os onívoros ursos. Eles têm adaptações fisiológicas ou comportamentais para os longos e frios invernos com neve, como ilustrado pela hibernação dos ursos durante os meses mais frios.[*] As aves comuns incluem os chapins, sitídeos, parulídeos e gralhas. Uma das aves, o cruza-bico, tem um bico especializado para pegar as sementes das coníferas. Os mosquitos e moscas são pragas para seres humanos e animais nesse bioma. As florestas de coníferas do sul não são povoadas por muitos mamíferos encontrados no norte, mas apresentam mais serpentes, lagartos e anfíbios.



Figura 37.13 Um alce-macho alimenta-se de um abeto-anão na floresta boreal de coníferas ou bioma taiga. Note a perda da pele que recobre a galhada (o "veludo"), significando que o crescimento da galhada está completo e que a estação reprodutiva se aproxima.

Floresta tropical

O cinturão equatorial mundial de florestas tropicais tem uma alta precipitação (mais de 2.000 mm por ano), alta umidade, temperaturas relativamente altas e constantes, com médias acima de 17°C, e pouca variação sazonal na duração do dia. Essas condições nutrem um crescimento luxuriante e ininterrupto, que atinge sua máxima intensidade nas florestas pluviais. Em contraste acentuado com as florestas decíduas temperadas, dominadas por umas relativamente poucas espécies de árvores, as florestas tropicais contêm milhares de espécies, nenhuma delas dominante. Um único hectare contém tipicamente de 50 a 70 espécies de árvores contra 10 a 20 espécies em uma área equivalente de floresta de madeira dura no leste dos EUA. As trepadeiras e as epífitas ocorrem entre os troncos e galhos.

Uma característica marcante das florestas tropicais é a estratificação da vida em seis a oito estratos de alimentação (Figura 37.14). As aves e os morcegos insetívoros voam acima do dossel; abaixo dele, aves, morcegos frugívoros e outros mamíferos se alimentam de folhas e frutos. Nas zonas intermediárias estão os mamíferos arborícolas (como macacos e preguiças), numerosas aves, morcegos insetívoros, insetos e anfíbios. Os animais escansoriais, como os esquilos e gatos almiscarados, movimentam-se ao longo dos troncos das árvores, alimentando-se em todos os estratos. No solo estão os grandes mamíferos, como os grandes roedores da América do Sul (p. ex., capivaras, pacas e cutia) e membros da família dos porcos. Finalmente, pequenos animais insetívoros, carnívoros e herbívoros buscam por alimento na serapilheira e nos galhos mais baixos. Nenhum outro bioma se compara à incrível variedade de espécies animais das florestas tropicais. As teias alimentares (Capítulo 38) são intricadas e notoriamente difíceis de serem elucidadas.

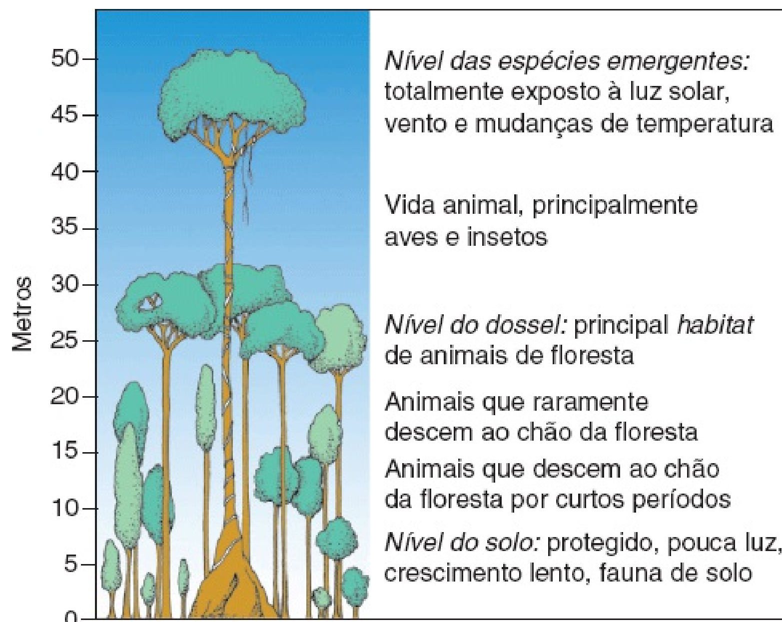


Figura 37.14 Perfil de uma floresta tropical, mostrando a diferenciação vertical da vida animal e vegetal em seis

estratos. A biomassa animal é pequena, em comparação com a biomassa vegetal.

As florestas tropicais, especialmente a enorme extensão centrada na Bacia Amazônica, são os ecossistemas florestais mais seriamente ameaçados. Grandes áreas são desmatadas para a agricultura por métodos de derrubada e queimada, mas as fazendas são rapidamente abandonadas porque a fertilidade do solo é baixa. Pode parecer paradoxal que um bioma tão luxuriante quanto as florestas tropicais tenha um solo pobre; entretanto, os nutrientes liberados pela decomposição são rapidamente reciclados pelas plantas, micróbios e fungos, não deixando nenhuma reserva de húmus. Em muitas áreas, o solo rapidamente se torna uma crosta dura, quebradiça, denominada **laterita** após a remoção da vegetação. As plantas tropicais não recolonizam tais áreas. Outras pressões sobre as florestas tropicais incluem a exploração de madeira por madeireiras multinacionais e o desmatamento para criação de gado.

Campos

O bioma das pradarias norte-americanas está entre os campos mais extensos do mundo, estendendo-se desde a borda das Montanhas Rochosas, a oeste, até as florestas decíduas no leste, e do norte do México, ao sul, até as províncias canadenses de Alberta, Saskatchewan e Manitoba, ao norte. As associações originais de plantas e animais dos campos foram amplamente transformadas nas regiões de maior produtividade agrícola do mundo, dominadas por monoculturas de cereais. Nos pastos, virtualmente todas as principais gramíneas nativas foram substituídas por espécies exóticas. Do outrora herbívoro dominante, o bisão (Figura 37.15), poucos sobreviveram, porém as lebres, cães-de-pradaria, esquilos terrestres e antílopes persistem. Os mamíferos predadores incluem os coiotes, furões e texugos, embora apenas os coiotes sejam comuns. Vastas áreas de pradarias abertas com gramíneas altas ainda existem nos montes Flint do Kansas e norte de Oklahoma, e grandes áreas das pradarias de gramíneas baixas ocorrem no oeste do Kansas e Nebraska. Essas regiões conservam uma vegetação e animais predadores nativos, incluindo as aves de rapina, os pumas e os linces. A precipitação na pradaria norte-americana varia de 800 mm no leste, a 400 mm no oeste. As temperaturas médias anuais variam entre 10 e 20°C.

Tundra

A tundra caracteriza as regiões de frio intenso, especialmente as regiões árticas sem árvores e os topos das altas montanhas. A vida vegetal precisa se adaptar a uma estação de crescimento curta de cerca de 60 dias e a um solo que, normalmente, está congelado. A precipitação média anual é menor que 250 mm, e a temperatura anual média, cerca de –10°C.

A maioria das regiões de tundra está coberta por pântanos temperados, charcos, poças (pequeninas lagoas), e uma camada esponjosa de vegetação em decomposição, embora as tundras mais altas possam estar cobertas apenas por liquens e gramíneas. Apesar do solo fino e uma curta estação de crescimento, plantas lenhosas anãs, gramíneas, ciperáceas e liquens podem prosperar. Os animais característicos da tundra ártica são os lemingues, o caribu (Figura 37.16), o boi-almiscarado, a raposa-do-ártico, a lebre-do-ártico, os lagópodes-brancos e (durante o verão) muitas aves migratórias.



Figura 37.15 Bisões pastando em uma pradaria de gramíneas baixas.



Figura 37.16 Um grande caribu-macho na tundra do Alasca. O gregário caribu viaja em grandes manadas, alimentando-se de gramíneas, salgueiro-anão e bétula no verão, e quase exclusivamente de liquens no inverno.

Deserto

Os desertos são regiões áridas onde a precipitação é baixa (menos de 250 mm por ano) e a evaporação de água é alta. O deserto norte-americano tem duas partes, os desertos quentes do sudoeste (Mojave, Sonora e Chihuahua) e o frio e alto deserto na sombra de chuvas da alta Sierra e das montanhas Cascade. As plantas de deserto, como os arbustos e cactos espinhosos, têm folhagem reduzida, sementes resistentes à seca e outras adaptações para conservar a água. Muitos animais grandes de deserto têm adaptações anatômicas e fisiológicas notáveis para manterem-se frios e conservar água (Capítulo 30). A maioria dos animais pequenos evita as condições extremas vivendo em tocas ou adotando hábitos noturnos. Os mamíferos incluem veados-orelhudos, javali-americano, coelhos-de-cauda-de-algodão, lebres, ratos-cangurus e esquilos terrestres. Os mecanismos fisiológicos que permitem que um mamífero preserve a água do corpo em condições áridas são particularmente bem estudados nos ratos-canguru (Capítulo 30). As aves típicas são o papa-léguas, a carriça-de-cacto, o urubu-de-cabeça-vermelha e a coruja-buraqueira. Os lagartos, cobras e jabutis são numerosos, e umas poucas espécies de sapos são comuns. Os artrópodes incluem uma grande variedade de insetos e aracnídeos.

Águas continentais

Apenas 2,5% da água do mundo é doce. A maior parte da água doce ocorre nas calotas polares ou em subsolos em aquíferos e solos, deixando apenas 0,01% das águas continentais do mundo disponíveis como *habitat* para a vida aquática. Um quarto dos vertebrados do mundo e quase metade dos peixes vivem nessas “ilhas” frágeis de água, que devem suprir, também, as necessidades humanas de irrigação, água potável, energia hidrelétrica e eliminação de dejetos.

As águas continentais existem como águas correntes, ou *habitats* **lóticos** (L. *lotus*, ação de lavar) e águas paradas, ou *habitats* **lênticos** (L. *lentus*, lento). Os *habitats* lóticos seguem um gradiente desde os córregos das montanhas até os riachos e rios. Os riachos e córregos com fluxo de água rápido contêm muito oxigênio dissolvido devido à sua turbulência. Os nutrientes são principalmente detritos orgânicos carreados das áreas terrestres adjacentes. Os rios de fluxo mais lento têm menos oxigênio dissolvido e mais algas e plantas flutuantes. Sua fauna tolera concentrações de oxigênio mais baixas.

Os *habitats* lênticos, como poças e lagos, têm concentrações de oxigênio ainda mais baixas, particularmente nas áreas mais profundas. Os animais que vivem nos sedimentos ou na vegetação submersos **(bentos)** incluem caracóis, mexilhões, crustáceos e uma grande variedade de insetos. Muitas formas nadantes, chamadas de **nécton**, ocorrem nos lagos e lagoas maiores. Dependendo da disponibilidade de nutrientes, uma grande massa de pequenas plantas e animais flutuantes pode ocorrer **(plâncton)**. As lagoinhas e lagos têm vida curta, de algumas centenas a milhares de anos, dependendo do tamanho e taxa de sedimentação, e sofrem grandes mudanças físicas à medida que envelhecem. Por exemplo, os Grandes Lagos da América do Norte, que ocupam depressões escavadas pelo avanço glaciais da época do Pleistoceno, degelaram há cerca de 5.000 anos.

Uma exceção notável para a curta vida dos lagos é o Lago Baikal, no sul da Sibéria. Esse lago enorme, com 1.741 m de profundidade, é de longe o lago mais antigo do mundo, datando de pelo menos do Paleoceno – mais de 60 milhões de anos atrás. A especiação dos peixes Cottoidea do lago Baikal está ilustrada na Figura 6.21, no Capítulo 6.

Muitos *habitats* de água doce estão gravemente danificados pela poluição humana, como o despejo de rejeitos industriais tóxicos e enormes quantidades de esgoto. Dos Grandes Lagos, o lago Erie é o mais seriamente afetado pelo despejo de nitratos e fosfatos. Esses nutrientes fertilizam os lagos, criando grandes *blooms** de algas, que afundam e se decompõem, produzindo condições anóxicas que danificam a vida aquática.

Ambientes oceânicos

Os oceanos ocupam, de longe, a maior parte da biosfera terrestre, recobrindo 71% da superfície da Terra a uma profundidade média de 3,75 km, com suas maiores profundidades atingindo mais de 11,5 km abaixo do nível do mar. A monotonia da superfície do oceano esconde a diversidade de vida abaixo. Os oceanos são o berço da vida, refletido na diversidade de organismos que vivem lá – mais de 200.000 espécies de formas unicelulares, plantas e animais. Cerca de 98% dessas formas vivem no solo oceânico **(bentônicos)**; apenas 2% são de vida livre no oceano aberto **(pelágicos)**. Das formas bentônicas, a maior biomassa ocorre na zona entremarés ou em partes rasas dos oceanos, porém a diversidade de espécies aumenta das águas rasas até um máximo de 2.000 a 3.000 m de profundidade e, então, volta a cair nas profundidades maiores.

As áreas mais produtivas estão concentradas ao longo das margens continentais e em algumas poucas áreas onde as águas são enriquecidas por nutrientes e detritos orgânicos carregados por correntes de ressurgência** até a região iluminada pelo sol, ou zona **fótica**, onde a atividade fotossintética acontece. Com certas exceções notáveis (ver Quadro "A vida sem o Sol", Capítulo 38), toda a vida abaixo da zona fótica é sustentada por uma leve "chuva" de partículas orgânicas de cima.

Um **estuário** é uma zona de transição semifechada onde a água doce entra no mar. Apesar da salinidade instável causada pela entrada variável de água doce, um estuário é um *habitat* rico em nutrientes que sustenta uma fauna diversa.

As comunidades bentônicas do solo oceânico ocupam as províncias geológicas e são classificadas de acordo com topografia, substrato e distância da costa (Figura 37.17). Próximas à costa estão as **margens continentais**, que contêm (1) uma **plataforma continental**, que se estende das águas rasas junto à costa até uma profundidade de 120 a 400 m; (2) um **talude continental**, marcando um declive abrupto da região mais externa da plataforma até uma profundidade de 3.000 a 5.000 m; e (3) a **elevação (ou sopé) continental**, constituída por sedimentos grossos acumulados na base do talude continental. Para além dessa margem continental está a bacia do mar profundo, ou **planície abissal**, uma planície longe da costa com canais e elevações submarinos, em uma média de 4.000 m de profundidade, mas chegando até 11.000 m. A planície abissal apresenta pouca variação sazonal de temperatura e iluminação e, portanto, é relativamente estável apesar da considerável heterogeneidade espacial.

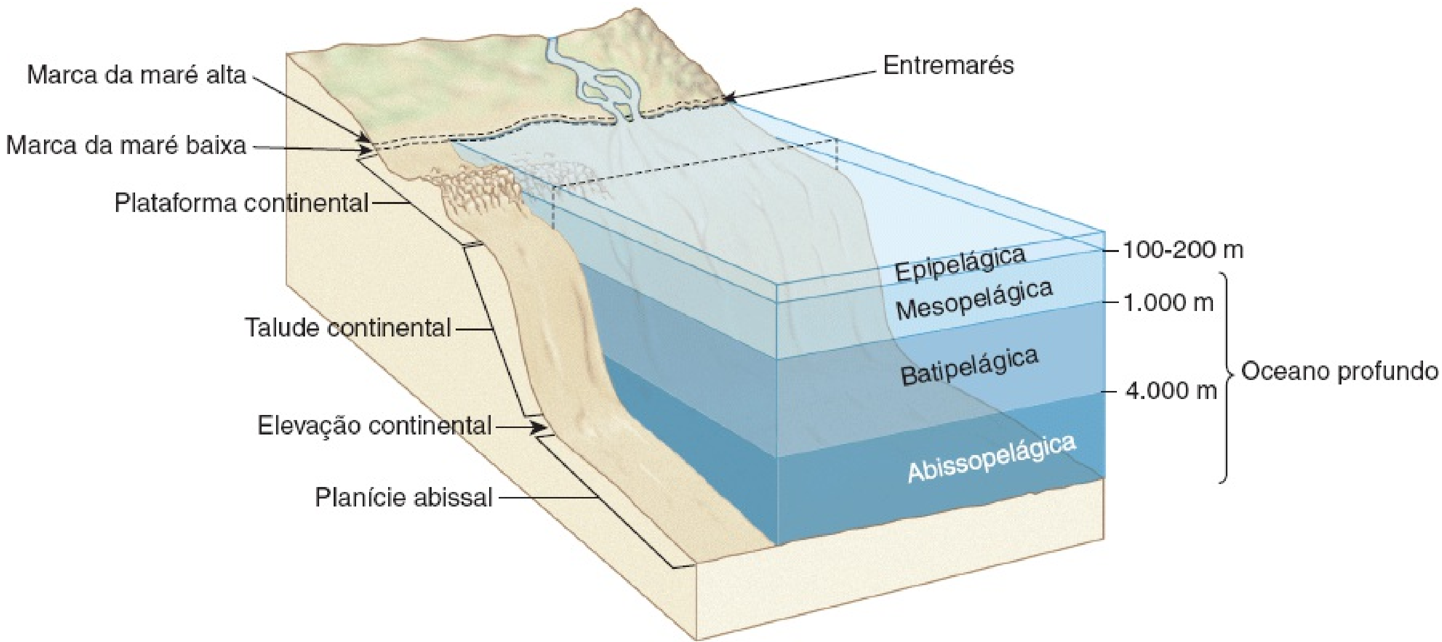


Figura 37.17 Principais zonas marinhas. A plataforma, o talude e a elevação continental formam, coletivamente, a margem continental.

Zona entremarés rochosa

A **zona entremarés** é a porção da plataforma continental exposta ao ar durante as marés baixas; os animais das comunidades entremarés sofrem flutuações diárias entre os ambientes marinho e terrestre. Fixados aos substratos entremarés rochosos estão

os caramujos, cracas, mexilhões e outras formas cujo exoesqueleto os protege da dessecação e da abrasão física pelas ondas (Figura 37.18). Os gastrópodes marinhos e as estrelas-do-mar consomem essas formas sésseis. As interações dos estresses físicos, da predação e da competição interespecífica (Capítulo 38) frequentemente produzem faixas visivelmente distintas (Figura 37.18B); os caramujos dominam as rochas mais expostas, as cracas, as áreas intermediárias, e os mexilhões, as superfícies mais submersas. As depressões nas superfícies rochosas geralmente produzem poças de maré isoladas em uma costa de outra forma exposta. Essas poças de maré sustentam anêmonas, corais, tunicados e outras formas que não se adaptam às superfícies totalmente expostas. As algas fixas ficam geralmente entremeadas nas faunas das entremarés rochosas. Faunas entremarés rochosas são abundantes nas costas do Atlântico e Pacífico Norte da América do Norte.



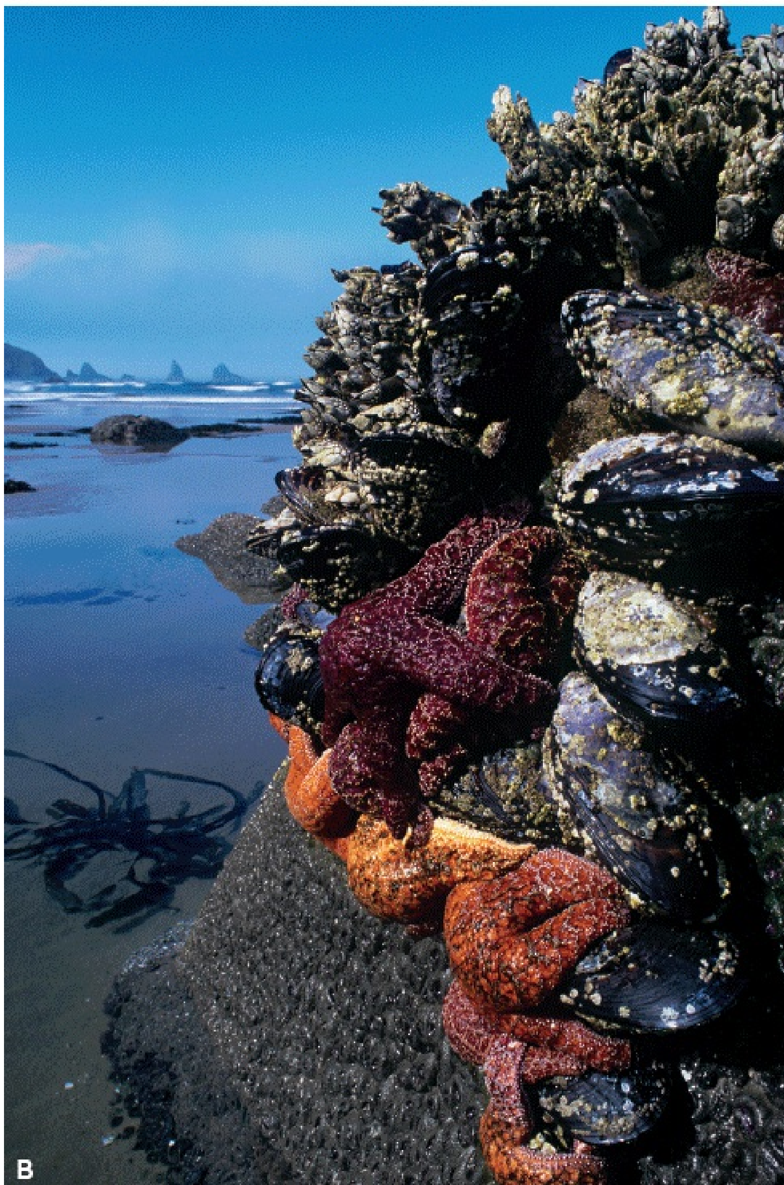


Figura 37.18 A. Uma comunidade de entremarés rochosa contém tipicamente moluscos bivalves e cracas, cujo exoesqueleto proporciona uma proteção contra a dessecação e a ação das ondas, e estrelas-do-mar predadoras. **B.** Na maré baixa, as comunidades de animais entremarés algumas vezes aparecem como faixas visivelmente distintas, como visto nesta costa australiana.

Zona infralitoral rochosa

As **florestas de *kelps*** * (Figura 37.19), dominadas por algas marrons, ocupam as águas rasas de infralitoral por todo o mundo, chegando até mesmo nos Círculos Ártico e Antártico. As *kelps* fixam-se a um substrato firme por meio de ganchos e crescem

para cima, algumas chegando à superfície, formando um dossel análogo ao de uma floresta tropical. A pastagem por ouriços-do-mar e os danos causados por tempestades alteram muito a estrutura de uma floresta de *kelps*. Numerosas espécies de abalones, ouriços-do-mar e lapas pastam nas florestas das algas *kelps* da costa do Pacífico na América do Norte. Essas florestas de *kelps* sustentam uma vida animal diversa, incluindo mexilhões que se alimentam de material em suspensão e seus predadores crustáceos. As populações de lontras marinhas, que consomem os moluscos, os ouriços-do-mar e os peixes das florestas de *kelps*, aumentam a densidade destas, removendo os ouriços-do-mar, poderosos pastadores.

Recifes de coral ocorrem longe das costas de ilhas continentais e vulcânicas, e incluem os atóis, uma série de recifes ao redor de uma ilha vulcânica submersa. Os recifes protegem uma comunidade de infralitoral particularmente diversa contra os danos causados pelas ondas (Figura 37.20), e seu substrato é uma estrutura topograficamente complexa formada por crescimentos mutualísticos de corais e algas unicelulares (Capítulo 13). Um único recife pode conter 50 ou mais espécies de coral com diferentes espécies dominando diferentes profundidades. A topografia complexa de um recife divide sua superfície em numerosas subcomunidades associadas a níveis variáveis de iluminação e orientação física, sustentando, assim, centenas de espécies de peixes e caramujos, além de cnidários, crustáceos, esponjas, poliquetas, moluscos, equinodermos, tunicados e outros invertebrados. Como as relações simbióticas complexas caracterizam uma comunidade de recife de coral, nenhuma espécie domina sua estrutura. Portanto, os recifes são menos perturbados por mudanças em uma espécie do que as florestas de algas do Pacífico, cujas estruturas de comunidade alteram-se muito com a densidade local de populações de lontras. Entretanto, as comunidades de recifes são muito suscetíveis aos danos causados por poluição química e pelo aumento da temperatura da água.





Figura 37.19 Florestas de algas marinhas da zona de infralitoral rochosa (**A**) são pastadas por ouriços-do-mar, que são consumidos por lontras marinhas (**B**). Uma grande população de lontras marinhas mantém uma floresta de algas densa removendo os ouriços-do-mar.



Figura 37.20 A complexidade topográfica de um recife de coral permite sustentar comunidades diversas de infralitoral com relações simbióticas complexas entre as espécies.

Muitas espécies competindo por um espaço limitado em um recife de coral têm interações agonísticas. Os ectoproctos clonais (Capítulo 15) competem crescendo por cima de outros, fazendo com que alguns grupos desenvolvam brotamento clonal rapidamente e estruturas eretas resistentes à sobreposição. Alguns corais de crescimento lento destroem seus vizinhos com tentáculos com espinhos e secreções digestivas. As relações mutualísticas também existem, incluindo a proteção de peixes-palhaço por anêmonas que seriam predadoras, fixadas em recifes de corais (ver Capítulo 13). Portanto, a aparente estabilidade dos recifes de coral é estabelecida por dinâmicas interações de muitas espécies.

Sedimentos moles próximos à costa

Os ambientes de infralitoral das regiões entremarés e próximas à costa com sedimentos moles sustentam diversos biomas marinhos, incluindo praias, alagadiços, **marismas**, **bancos de fanerógamas marinhas** e **comunidades de manguezal**. Uma planície arenosa da região entremarés é inicialmente colonizada por gramíneas, seguidas por mexilhões, caranguejos e camarões que vivem em tocas, e poliquetas que se alimentam de depósitos, formando as características de um marisma (Figura 37.21). Os pequenos córregos nos marismas são *habitats* particularmente favoráveis para muitos poliquetas, mexilhões, caramujos, crustáceos e peixes. Os pequenos peixes, como os ciprinodontídeos, atraem predadores como trinta-réis e martins-pescadores. Esses pântanos são fontes importantes de matéria orgânica e proporcionam berçários para muitas espécies de peixes marinhos.





Figura 37.21 Ambientes marinhos próximos à costa com sedimentos moles incluem os marismas (**A**) e manguezais (**B**).

Ambientes de infralitoral costeiros rasos incluem os prados de ervas marinhas, as quais, em geral, colonizam sedimentos recentemente depositados, e tornam-se densas ao longo das costas do Atlântico da Europa e da América do Norte. Os hidroides, esponjas e briozoários ocorrem entre as gramíneas, que também sustentam larvas de bivalves.

Nas águas calmas das costas marinhas tropicais e subtropicais, as árvores de manguezais crescem em sedimentos moles submersos, formando densas florestas ao longo da costa. As raízes submersas do manguezal sustentam uma rica comunidade marinha de comedores de detritos, incluindo ostras, caranguejos e camarões. Os peixes também são abundantes. Os manguezais talvez sejam únicos por manter uma comunidade marinha em suas raízes e, simultaneamente, uma comunidade terrestre em seus ramos expostos.

Sedimentos do fundo oceânico

O fundo oceânico inclui o talude continental, a elevação continental e a planície abissal. Essas regiões contêm principalmente sedimentos moles, com areia limpa predominando onde fluem correntes fortes e um fino lodo onde as correntes são fracas. Os invertebrados comedores de suspensão (Capítulo 32) dominam os substratos arenosos, porém são raros nos lodosos. Os experimentos realizados com mariscos suspensívoros mostram que a alta turbidez nas áreas turvas danifica os sistemas de filtração. Os animais que se alimentam de depósitos são abundantes nos substratos lodosos, produzindo um mosaico de comunidades de animais na planície abissal, correspondendo aos tipos de substrato. Os animais que se alimentam de depósitos, como os pepinos-do-mar, poliquetas e equiúros, produzem acúmulos fecais que proporcionam substratos localizados para suspensívoros menores, como bivalves, poliquetas e crustáceos, em uma área que, de outra forma, seria inapropriada para a alimentação por suspensão. Os peixes e as plantas mortos caem no fundo oceânico, sustentando bactérias e comedores de depósitos.

Fontes hidrotermais

Ocorrências esporádicas de fontes hidrotermais (Capítulo 38) contribuem ainda mais para o mosaico dos ambientes e das comunidades de animais do fundo oceânico. As fontes hidrotermais ocorrem na planície abissal em áreas de atividade vulcânica submarina, que produz um substrato duro e uma água quente rica em sulfetos. As arqueobactérias que derivam sua energia da oxidação dos sulfetos formam esteiras nas superfícies rochosas próximas às fontes, onde são pastadas por bivalves, lapas e caranguejos. Os outros bivalves contêm arqueobactérias com capacidade de oxidar enxofre como simbiontes em suas brânquias. Os pogonóforos gigantes (Capítulo 17) também alojam arqueobactérias simbiontes para obter nutrição. As fontes hidrotermais são efêmeras; a frequente colonização de fontes recém-formadas propaga essas comunidades.

Ambiente pelágico

O vasto oceano aberto é denominado ambiente **pelágico** (Figura 37.22). Apesar do seu tamanho (90% da área oceânica total), o ambiente pelágico é relativamente pobre em termos biológicos porque, à medida que os organismos morrem, eles afundam da zona fótica, carregando os nutrientes para a zona batipelágica.

Áreas de **ressurgência** e de convergência de correntes oceânicas (ver Figura 37.11) são fontes vitais de renovação de nutrientes para a zona fótica da superfície. Os oceanos polares altamente produtivos são um exemplo. Antes de suas

populações serem exploradas pelos seres humanos, as baleias de barbatana provavelmente consumiam cerca de 77 milhões de toneladas de *krill* (um animal semelhante a um camarão, Figura 20.25, Capítulo 20) por ano, muito mais do que o número total de peixes, crustáceos e moluscos capturados por toda a frota pesqueira do mundo em um único ano. A enorme população de *krill* era sustentada pelo fitoplâncton, a base da cadeia alimentar (ver Capítulo 38), que, por sua vez, vicejava devido à abundância de nutrientes do oceano antártico.

Os pesqueiros mais produtivos do mundo estão concentrados em regiões de ressurgência. Antes do seu colapso em 1972, o pesqueiro de anchovas do Peru, que dependia da corrente do Peru, proporcionava 22% de toda a pesca mundial! Antes, os pesqueiros de sardinhas da Califórnia e de arenques do Japão, ambos pesqueiros de regiões de ressurgência, foram intensamente explorados até o ponto de colapso, e nunca se recuperaram. Atualmente, os pesqueiros do mundo estão seriamente ameaçados pela exploração excessiva, degradação dos *habitats* dos peixes por redes de arrasto, métodos de pesca predatória e poluição marinha. Algumas das maiores regiões de pesca do mundo, como o Grand Banks e o George Banks no leste da América do Norte, foram destruídas.

Abaixo da superfície, ou zona **epipelágica**, estão as grandes profundezas oceânicas, caracterizadas por uma pressão enorme, escuro permanente e temperatura constante próxima a 0°C. O fundo do mar permanecia um mundo desconhecido para os humanos até que câmeras com iscas, batiscafos e redes de arrasto para altas profundidades foram baixadas para ver e amostrar o fundo dos oceanos. Existem diversos *habitats* distintos nas profundezas oceânicas (Figura 37.22). A zona **mesopelágica** é a “zona de penumbra”, que recebe uma luz difusa e sustenta uma comunidade de animais variada. Abaixo da zona mesopelágica está um mundo de escuridão permanente, dividido em três zonas de profundidade, como mostrado na Figura 37.22: batipelágica, abissopelágica e hadopelágica. As formas que habitam o fundo dos oceanos dependem da escassa “chuva” de detritos orgânicos que cai de cima, escapando do consumo pelos organismos da coluna d’água.

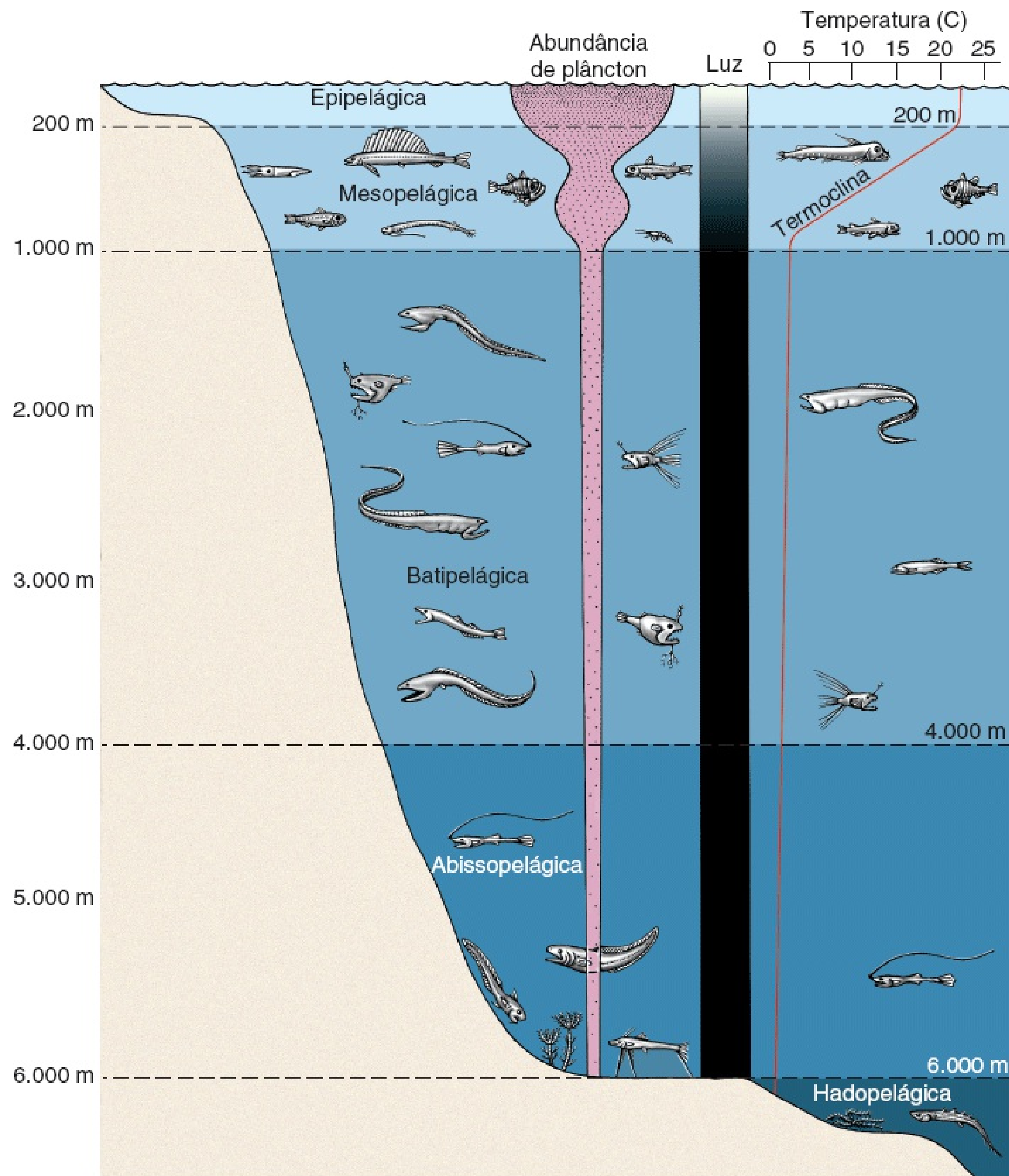


Figura 37.22 A vida nas zonas pelágicas. Cada zona sustenta uma comunidade diferente de organismos. Os animais que vivem abaixo da zona mesopelágica dependem da escassa comida que afunda das zonas epipelágica e mesopelágica.

Resumo

A zoogeografia é o estudo da distribuição animal na Terra e sua história, utilizando evidências das distribuições atuais das espécies animais, fósseis e análises de sistemática filogenética. Os animais se distribuíram por dispersão, a propagação das populações a partir do seu centro de origem, e por vicariância, a separação das populações por barreiras. A deriva continental, agora fortemente sustentada pela teoria de tectônica de placas, explica como alguns grupos de animais tornaram-se geograficamente separados de forma que sua diversificação evolutiva pudesse ocorrer. Também explica como determinados grupos, como os mamíferos marsupiais, tornaram-se isolados dos demais. As pontes temporárias de terra funcionaram como importantes rotas para a dispersão animal. Os ciclos climáticos globais interagem com as características topográficas locais gerando histórias complexas de expansão populacional e vicariância para muitos táxons animais.

A biosfera é um fino lençol que contém a vida, envolvendo toda a Terra. A vida no planeta é possível devido ao suprimento estável de energia proveniente do Sol, presença de água, uma variação apropriada de temperaturas, a proporção correta de elementos principais e secundários, e a filtragem da radiação ultravioleta letal pela camada de ozônio da atmosfera. O ambiente terrestre e os organismos evoluíram juntos, cada um influenciando o outro de modo marcante.

A biosfera compreende a litosfera, que é a camada rochosa da Terra; a hidrosfera, que é a distribuição global de água; e a atmosfera, a camada de gases que circunda a Terra.

O ambiente terrestre do planeta compreende vários biomas, cada um apresentando um conjunto distinto de espécies de plantas e de animais. Nas florestas decíduas do leste, as estações são bem marcadas e há queda de folhas durante o outono. Ao norte das florestas decíduas está a floresta de coníferas, cuja faixa mais ao norte denomina-se taiga, uma área dominada por árvores com folhas em forma de agulha, adaptadas para fortes nevascas. Os animais da taiga estão adaptados para longos invernos com neve.

A floresta tropical é o bioma mais rico, caracterizado em parte por uma grande diversidade de espécies vegetais e pela estratificação vertical dos *habitats* animais. A maioria dos solos das florestas tropicais deteriora-se rapidamente quando a floresta é removida.

O bioma mais modificado são os campos ou pradarias, que foram convertidos em grande parte para agricultura ou pastos. O bioma da tundra, situado mais ao norte, e o bioma de deserto, são os ambientes mais graves para a vida animal, mas, mesmo assim, são habitados por organismos que desenvolveram adaptações apropriadas.

Os *habitats* de água doce incluem rios e córregos (*habitats* lóticos), e lagoas e lagos (*habitats* lênticos). Todos são *habitats* geologicamente efêmeros, fortemente influenciados pela entrada de nutrientes.

Os oceanos ocupam 71% da superfície da Terra. A zona fótica ou iluminada sustenta a atividade fotossintética do fitoplâncton. As comunidades oceânicas de animais são classificadas de acordo com características topográficas, substrato e distância da costa. As comunidades bentônicas com substratos rochosos incluem as regiões entremarés com poças de maré, recifes de coral e florestas de alga, e as comunidades de fontes termais do fundo do oceano. As comunidades bentônicas em sedimentos moles incluem os marismas próximos à costa, bancos de fanerógamas e as comunidades de manguezal. As comunidades bentônicas do fundo oceânico formam um mosaico de animais suspensívoros nos substratos arenosos e comedores de depósitos nos substratos lodosos. Os recifes de coral são os mais ecologicamente diversos dessas comunidades bentônicas. As comunidades pelágicas incluem uma zona de águas rasas (nerítica) situada sobre a plataforma continental. Essa zona é o local dos grandes pesqueiros mundiais, especialmente produtivos em áreas de ressurgência onde os nutrientes são constantemente renovados. As águas mais profundas do oceano aberto ocupam a maior parte da área oceânica, mas têm baixa produtividade biológica.

Questões de revisão

1. Quais as razões pelas quais uma espécie pode estar ausente em um *habitat* ou região onde deveria adaptar-se bem?
2. Defina e faça a distinção entre as explicações alternativas para as distribuições disjuntas dos animais por meio de dispersão e vicariância.
3. Quem propôs pela primeira vez a teoria da deriva continental? Quais as três fontes de evidências que convenceram os geólogos de que a teoria estava correta?
4. Como a teoria da deriva continental ajuda a explicar a distribuição disjunta dos mamíferos marsupiais na Austrália e na América do Sul?
5. O que foi a Grande Troca Faunística Americana? Quando ocorreu e quais foram os resultados?
6. Quais são as consequências dos ciclos climáticos para a vicariância? Que dificuldades eles introduzem para a metodologia tradicional de biogeografia de vicariância?
7. Como a Terra e a vida nela desenvolvida evoluíram juntas, influenciando profundamente uma à outra?
8. O que é a biosfera? Como se pode distinguir entre as seguintes subdivisões da biosfera? Litosfera, hidrosfera e atmosfera?
9. Qual é a origem do oxigênio da Terra? O que aconteceria com as reservas de oxigênio do planeta se toda a fotossíntese cessasse subitamente?
10. Qual é a evidência de que o aumento de dióxido de carbono na atmosfera é responsável pelo aumento do "efeito estufa"?
11. O que é um bioma? Descreva brevemente seis exemplos de biomas.
12. Descreva três tipos de comunidades marinhas bentônicas que utilizam substratos duros e três que utilizam substratos moles. Quais são os principais fatores físicos que separam os tipos de comunidades dentro de cada categoria de

substrato?

13. Quais são alguns dos ambientes marinhos mais produtivos e por que são tão produtivos?
14. Qual é a fonte de nutrientes para os animais que vivem nos *habitats* do fundo dos oceanos?

Para aprofundar seu raciocínio. Que consequências os ciclos climáticos teriam para a vicariância em uma ilha oceânica que apresentasse tanto montanhas quanto vales, com alguns vales sendo inundados quando o nível do mar estivesse alto?

Referências selecionadas

Berner, E. K., and R. A. Berner. 1996. Global environment: water, air, and geochemical cycles. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Um livro didático de geoquímica, que abrange de maneira bem-sucedida a circulação de ar e água global, efeito estufa, chuva ácida e geoquímica de rios, lagos e oceanos.*

Castro, P., and M. E. Huber. 2005. Marine biology, ed. 5. Boston, McGraw-Hill Higher Education. *Abordagem global da biologia marinha desenvolvida para indivíduos sem especialização.*

Cox, C. B., and P. D. Moore. 2005. Biogeography: an ecological and evolutionary approach, ed. 7. Boston, Blackwell Science Ltd. *Relatório altamente legível com uma forte ênfase ecológica.*

Heaney, L. R. 2007. Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography? Journal of Biogeography **34:**753-757. *Uma análise das funções de dispersão e vicariânica na geração de espécies animais em ilhas oceânicas.*

Levinton, J. S. 2001. Marine biology, ed. 2. Oxford, U.K., Oxford University Press. *Uma abordagem completa dos ecossistemas oceânicos com fotografias de várias comunidades.*

Lieberman, B. S. 2000. Paleobiogeography. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers. *Uma abordagem atual da biogeografia histórica com ênfase no uso de fósseis para estudar as mudanças globais, placas tectônicas e evolução.*

Lomolino, M. V., B. R. Riddle, and J. H. Brown. 2006. Biogeography, ed. 3. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Um livro didático geral e atual sobre biogeografia*.

Lomolino, M. V., D. F. Sax, and J. H. Brown. 2004. Foundations of biogeography. Chicago, University of Chicago Press. *Reúne trabalhos clássicos sobre biogeografia de 1700 a 1975 com novos comentários.*

MacDonald, G. 2003. Biogeography: introduction to space, time and life. New York, John Wiley and Sons, Inc. *Um livro didático introdutório recente sobre biogeografia.*

Marshall, R. 2005. Alaska wilderness: exploring the central Brooks Range, ed. 3. Berkeley, California, University of California Press. *Uma crônica da exploração original da tundra do Alasca, com atualizações sobre seu estado de conservação*.

Paillard, D. 2006. What drives the ice age cycle? Science **313:**455-456. *Uma análise concisa dos ciclos climáticos nos últimos três milhões de anos e suas causas.*

Rothschild, L. J., and A. M. Lister. 2003. Evolution on planet earth: the impact of the physical environment. San Diego, Academic Press. *Uma perspectiva geológica e climática sobre a história evolutiva da vida.*

Van Oosterzee, P. 1997. Where worlds collide: the Wallace Line. Ithaca, New York, Cornell University Press. *Um relato divertido sobre a descoberta da biogeografia por Alfred Russel Wallace com ênfase no paradoxo de uma mudança de fauna abrupta no Arquipélago Malaio.*

Whitfield, P., P. D. Moore, and B. Cox. 2002. Biomes and habitats. New York, Macmillan Reference EUA. *Uma abordagem recente dos biomas da Terra*.

---

[*] N.T.: A maioria dos fisiólogos não considera os ursos como hibernantes verdadeiros, uma vez que não apresentam uma diminuição drástica da temperatura e do metabolismo (ver Capítulo 30, Hipotermia Adaptativa em Aves e Mamíferos).

[*] N.R.T.: Explosão de população.

[**] N.R.T.: Do fundo para a superfície.

[*] N.R.T.: Algas marinhas de grande porte que formam florestas submarinas (ordem Laminariales).

CAPÍTULO 38

Ecologia Animal



O nicho ecológico de um louva-a-deus inclui outros insetos como, por exemplo, presas.

Diversidade de espécies animais e nicho ecológico

A diversidade da vida forma uma hierarquia de unidades que interagem entre si: um organismo individual, uma população, uma comunidade e, na maioria das vezes, inclusive um ecossistema. O *habitat* é uma questão central no estudo ecológico da diversidade animal, sendo o espaço onde um animal vive. O que um animal faz em seu *habitat* constitui seu nicho: como obtém comida, como atinge perpetuidade reprodutiva; em resumo, como ele sobrevive e permanece adaptado em um sentido darwiniano.

O nicho de uma espécie evolui, e nenhuma outra espécie na comunidade pode evoluir para explorar exatamente os mesmos recursos no mesmo lugar e tempo. O "princípio da exclusão competitiva" estabelece que duas espécies não podem ocupar o mesmo nicho se coabitarem uma comunidade ecológica estável. Portanto, espécies diferentes podem formar uma comunidade ecológica, na qual cada uma tem um papel diferente em seu ambiente compartilhado.

Em meados do século 19, o zoólogo alemão Ernst Haeckel introduziu o termo **ecologia**, definido como a "relação do animal com seu ambiente orgânico e inorgânico". O ambiente aqui inclui tudo que é externo ao animal, mas, mais importante, sua vizinhança imediata. Embora não restrinjamos a ecologia somente aos animais, a definição de Haeckel continua basicamente válida. A ecologia animal é hoje uma ciência altamente sintética que incorpora o comportamento, a fisiologia, a genética e a evolução dos animais para estudar as interações das populações de animais com seus ambientes. O objetivo

principal dos estudos ecológicos é explicar como essas interações diversas influenciam a distribuição e a abundância geográficas das populações animais. O conhecimento ecológico é crucial como parte da compreensão da diversidade animal e para assegurar a sobrevivência contínua de muitas populações.

HIERARQUIA DA ECOLOGIA

Nós estudamos a ecologia como uma hierarquia dos sistemas biológicos em interação com seus ambientes. Na base da hierarquia ecológica está um **organismo**, tal como um animal individual. Para entender por que os animais vivem onde vivem, os ecólogos devem examinar os diversos mecanismos fisiológicos e comportamentais que usam para sobreviver, crescer e reproduzir-se. Os animais endotérmicos, incluindo as aves e os mamíferos, devem manter um equilíbrio fisiológico quase perfeito entre a produção e a perda de calor sob temperaturas extremas, como ocorre no Ártico ou em um deserto. Outras espécies foram bem-sucedidas nessas situações escapando das condições mais extremas via migração ou hibernação. Os insetos, os peixes e outros ectotermos (animais cuja temperatura corporal depende do calor ambiente) respondem a temperaturas flutuantes alterando o comportamento e os processos bioquímicos e celulares. Assim, a capacidade fisiológica de um animal permite a ele viver em ambientes variantes e frequentemente adversos. As respostas comportamentais também são importantes para obter comida, encontrar abrigo, escapar de inimigos e ambientes desfavoráveis, encontrar um parceiro e cuidar de filhotes. Os mecanismos fisiológicos e comportamentais que melhoram a adaptabilidade ao ambiente contribuem para a sobrevivência do organismo. Os ecólogos que focalizam seus estudos no nível do organismo são chamados de ecofisiologistas ou ecólogos comportamentais.

Na natureza, os animais coexistem com outros da mesma espécie; os animais da mesma espécie formam comunidades reprodutivas chamadas de **populações** (ver adiante). As populações têm propriedades que não podem ser detectadas estudando-se os indivíduos apenas isoladamente. Essas propriedades incluem a variabilidade genética entre os indivíduos (polimorfismo), o crescimento da população ao longo do tempo e os fatores que limitam a densidade de indivíduos em cada área. Os estudos ecológicos no nível da população ajudam-nos a prever o sucesso futuro de espécies ameaçadas e a descobrir como controlar espécies de pragas.

Assim como os indivíduos não vivem sozinhos na natureza, as populações das espécies diferentes coexistem em associações mais complexas denominadas **comunidades ecológicas**. Uma medida da complexidade de uma comunidade é a **diversidade de espécies**, o número de espécies diferentes que coexistem para formá-la. As populações de espécies em uma comunidade interagem umas com as outras de várias formas, as mais comuns das quais são a **predação**, o **parasitismo** e a **competição**. Os **predadores** obtêm energia e nutrientes matando e comendo outros animais, chamados de presas. Os **parasitas** retiram benefícios similares de seus organismos hospedeiros, mas eles vivem sobre ou no interior do hospedeiro e, em geral, não o matam. Um **parasitoide** vive sobre ou no interior de um organismo hospedeiro, mas no fim mata seu hospedeiro. A competição ocorre quando o alimento ou o espaço são limitados e os membros da mesma espécie, ou de espécies diferentes, interferem no uso de recursos partilhados com os demais. As comunidades são complexas porque todas essas interações ocorrem simultaneamente e seus efeitos individuais na comunidade raramente podem ser isolados.

As comunidades ecológicas são componentes biológicos de entidades ainda maiores e mais complexas chamadas de **ecossistemas**. Um ecossistema consiste em todas as populações de uma comunidade ecológica juntamente com seu ambiente físico. O estudo dos ecossistemas revela dois processos principais na natureza: o fluxo de energia e a ciclagem de materiais através de canais biológicos. O maior ecossistema é a **biosfera**, a camada fina de solo, água e atmosfera que envolve a Terra e sustenta toda a vida (ver Capítulo 37).

Ambiente e nicho

O ambiente de um animal compreende todas as condições que afetam diretamente sua sobrevivência e reprodução. Esses fatores incluem espaço; formas de energia, como a luz do Sol, calor e as correntes de vento e água; e também materiais, como solo, ar, água e numerosas substâncias químicas. O ambiente compreende também outros organismos, que podem ser a comida de um animal, ou seus predadores, competidores, hospedeiros ou parasitas. Assim, o ambiente inclui tanto os fatores abióticos (inanimados) quanto os bióticos (vivos). Os **recursos**, como espaço e alimento, são fatores ambientais que um animal usa diretamente.

Um recurso pode ser esgotável ou inesgotável, dependendo de como o animal o utiliza. O alimento é esgotável, porque,

uma vez comido, não está mais disponível. Portanto, o alimento deve ser reposto continuamente. O espaço – seja a área de vida total ou apenas uma parte dela, como a quantidade de locais favoráveis para ninhos – não é esgotável ao ser usado e, assim, é inesgotável.

O espaço físico onde um animal vive é o seu ***habitat***. O tamanho de um *habitat* varia. Um tronco podre é um *habitat* comum para as formigas-carpinteiras. Esses troncos ocorrem em *habitats* maiores chamados de florestas. Os cervos também habitam florestas, mas, como forrageiam em campos abertos, seu *habitat* é maior do que uma floresta. Em uma escala maior, algumas aves migratórias ocupam florestas da região temperada do norte durante o verão e deslocam-se para os trópicos no inverno setentrional. Portanto, o *habitat* é definido pela atividade típica de um animal, e não por limites físicos arbitrários.

Os animais de qualquer espécie sofrem os limites ambientais de temperatura, umidade e alimento nos quais podem crescer, se reproduzir e sobreviver. Um ambiente favorável deve, portanto, atender a todos os requisitos da vida. Um marisco de água doce que habita um lago tropical poderia tolerar a temperatura de um oceano tropical, mas a salinidade do oceano o mataria. Uma estrela-do-mar que vive no Oceano Ártico poderia tolerar a salinidade de um oceano tropical, mas não sua temperatura. Portanto, temperatura e salinidade são duas dimensões distintas dos limites ambientais de um animal. Se adicionarmos uma outra variável, como o pH (Capítulo 2), ampliaremos nossa descrição para três dimensões (Figura 38.1).

Se considerarmos todas as condições ambientais que permitem aos membros de uma espécie sobreviverem e se multiplicarem, distinguiremos o papel daquela espécie na natureza de todas as outras. Essa relação única e multidimensional de uma espécie com o seu ambiente é chamada de **nicho** (ver ensaio na abertura do capítulo). As dimensões do nicho variam entre os membros de uma mesma espécie, tornando o nicho sujeito à evolução pela seleção natural. O nicho de uma espécie sofre mudanças evolutivas ao longo de gerações sucessivas.

Os animais podem ser generalistas ou especialistas com respeito à tolerância de condições ambientais. Por exemplo, a maioria dos peixes está adaptada à água doce ou à salgada, mas não a ambas. Porém, aqueles que ocupam estuários salobros, como o fúndulo *Fundulus heteroclitus*, toleram facilmente as mudanças na salinidade durante os ciclos de maré nesses *habitats* estuarinos, em que a água doce do continente se mistura com a água do mar. De modo similar, embora a maioria das serpentes coma uma grande variedade de presas animais, outras têm necessidades restritas de dieta; por exemplo, a serpente africana *Dasypeltis scaber* é especializada em comer ovos de aves (ver Figura 32.3).

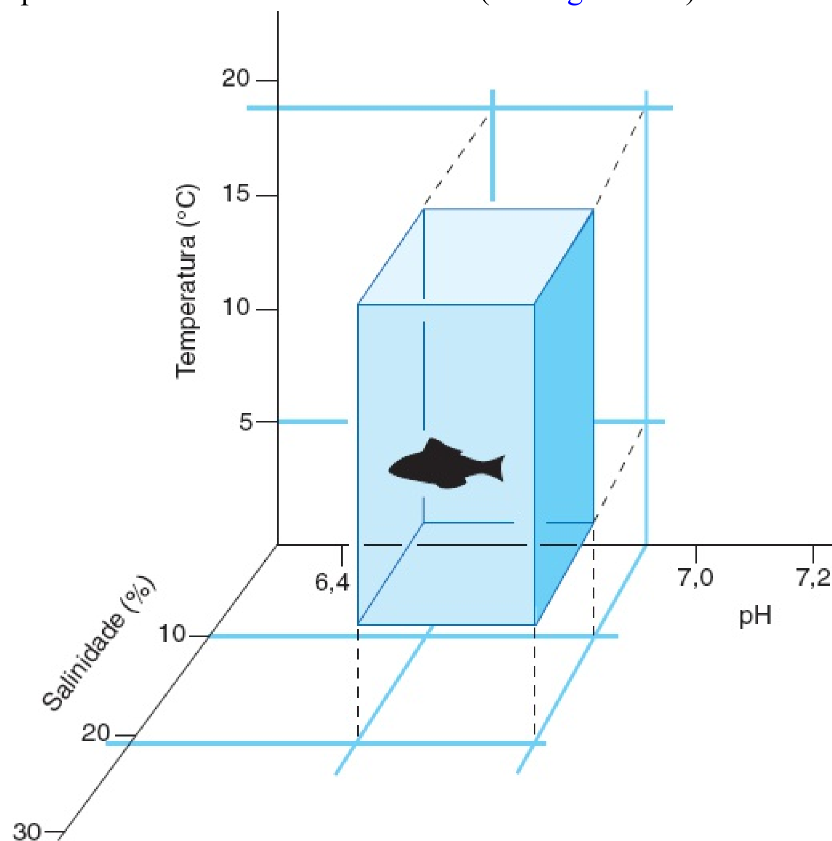


Figura 38.1 Nicho tridimensional de um animal indicando três faixas de tolerância. Essa representação gráfica é uma maneira de mostrar uma parte da natureza multidimensional das relações ambientais.

Por mais amplos que possam ser os limites de tolerância de um animal, ele experimenta apenas um conjunto simples de

condições a cada vez. É provável que, ao longo de sua vida, um animal não experimente todas as condições ambientais que poderia tolerar. Portanto, podemos distinguir o **nicho fundamental** de um animal, que descreve o seu papel potencial, do seu **nicho realizado**, o subconjunto de ambientes potencialmente favoráveis que o animal realmente vivencia. Do mesmo modo, devemos diferenciar o nicho fundamental do nicho realizado nos níveis de população e espécie. A competição em uma comunidade pode limitar o nicho realizado de uma espécie para uma gama muito menor de condições do que aquela prevista pelo seu nicho fundamental. Por exemplo, a salamandra *Plethodon teyahalee* ocupa *habitats* do solo de florestas no sul das montanhas dos Apalaches. Ela ocupa as florestas mais frias dos topos de montanhas somente onde as espécies do grupo de *Plethodon jordani* estão ausentes (ver Figura 6.20). Os requisitos climáticos restringem as espécies do grupo *P. jordani* aos topos isolados e frios das montanhas, dos quais elas excluem *P. teyahalee* através de encontros agressivos. Assim, a competição com as espécies do grupo *P. jordani* restringe o nicho realizado de algumas populações de *P. teyahalee* a um intervalo médio e de maior altitude de temperatura do que o seu nicho fundamental permitiria.

Populações

Um animal existe na natureza como um membro de uma população, um grupo reprodutivamente interativo de animais de uma única espécie (Capítulo 6). Uma espécie pode constituir uma população única e coesa, ou pode conter muitas populações geograficamente disjuntas, denominadas **demes**. Como os membros de uma deme se cruzam, eles compartilham um *pool* gênico comum. Uma deme de peixes ciclídeos em Cuatro Cienegas, México, foi identificada erroneamente como duas espécies separadas porque alguns indivíduos tinham fortes mandíbulas "molariformes" capazes de quebrar caramujos, enquanto outros mandíbulas "papiliformes" mais fracas capazes de processar apenas itens alimentares macios. Os estudos de genética molecular mostraram que, apesar de suas diferenças morfológicas, esses peixes se entrecruzavam e compartilhavam um *pool* gênico comum; dessa forma, constituindo uma única deme da espécie *Cichlasoma minckleyi*.

Os movimentos de indivíduos entre as demes de uma espécie podem conferir uma coesão evolutiva à espécie como um todo. Em uma escala local, os ambientes podem variar de modo imprevisível, reduzindo consideravelmente ou eliminando uma deme local. Portanto, a imigração é uma fonte crucial de reposição entre as demes em uma região. Uma espécie pode evitar a extinção se este risco se espalhar entre várias demes, uma vez que a destruição simultânea dos ambientes de todas essas demes é pouco provável, a menos que ocorra uma catástrofe de grandes proporções geográficas. Essa interação das demes é chamada de **dinâmica de metapopulação**, com "metapopulação" significando uma população subdividida em demes múltiplas geneticamente interativas. Em algumas espécies, o fluxo gênico e a recolonização entre as demes são quase simétricos. Se algumas demes são estáveis e outras são mais suscetíveis à extinção, as demes mais estáveis, denominadas **fontes**, fornecem mais emigrantes do que recebem das demes menos estáveis, chamadas de **sumidouro**. Suponha que *Cichlasoma minckleyi* esteja subdividida geograficamente em várias demes que diferem entre si quanto à proporção relativa de indivíduos molariformes e papiliformes. Uma deme que contenha majoritariamente indivíduos molariformes deve ser mais estável em períodos de falta de alimento do que demes que contêm a maioria de indivíduos "papiliformes", porque as mandíbulas molariformes permitem que o peixe coma caramujos quando os itens mais moles e favoritos estiverem em falta. Essa deme pode funcionar como uma fonte após um declínio nas espécies de presas preferenciais.

Demografia

Cada população ou deme tem **estrutura etária**, **razão sexual** e **taxa de crescimento** características. O estudo dessas propriedades e dos fatores que as influenciam é chamado de demografia. As características demográficas variam de acordo com o modo de vida da espécie estudada. Por exemplo, alguns animais (e muitas plantas) são **modulares**. Os animais modulares, como esponjas, corais e briozoários, consistem em colônias de organismos geneticamente idênticos. A reprodução ocorre por **clonagem** assexuada, como descrito para os hidrozoários no Capítulo 13. As colônias propagam-se também por fragmentação, como ocorre nos recifes de coral durante tempestades severas. Pedaços de coral podem ser espalhados pela ação de ondas sobre um recife, formando propágulos para recifes novos. Para esses animais modulares, a estrutura etária e a razão sexual são difíceis de determinar. As mudanças na área que uma colônia ocupa são usadas para medir a taxa de crescimento, mas a contagem de indivíduos é difícil e faz menos sentido do que em animais **unitários**, que vivem independentemente.

A maioria dos animais é unitária. Porém, mesmo algumas espécies unitárias reproduzem-se por **partenogênese** (Capítulo

7). As espécies estritamente partenogenéticas contêm apenas fêmeas, que depositam ovos não fertilizados, dos quais eclodem filhas cujo genótipo provém inteiramente de suas mães. O louva-a-deus *Bruneria borealis*, comum no sudeste dos EUA, é um animal unitário partenogenético, assim como alguns peixes, salamandras e lagartos.

A maioria dos animais é biparental (Capítulo 7), e a reprodução segue-se a um período de crescimento e maturação do organismo. Cada nova geração começa com uma **coorte** de indivíduos nascidos ao mesmo tempo. Naturalmente, nem todos os indivíduos de uma coorte sobrevivem até a reprodução. Para uma população manter seu tamanho constante de geração a geração, cada fêmea adulta deve repor a si mesma, em média, com uma filha que sobreviva até a reprodução. Se as fêmeas produzem em média mais do que uma filha viável, a população cresce; se produzem menos, a população declina.

As espécies de animais têm diferentes padrões de **sobrevivência** desde o nascimento até a morte do último membro da coorte. Os três tipos de sobrevivência principais são ilustrados na Figura 38.2. A curva I, na qual todos os indivíduos morrem ao mesmo tempo, deve ocorrer raramente na natureza. A curva II, na qual a taxa de mortalidade como proporção dos sobreviventes é constante em todas as idades, caracteriza alguns animais que cuidam de seus jovens, como fazem muitas aves. Geralmente, as populações humanas encontram-se em alguma posição entre as curvas I e II, dependendo da nutrição e dos cuidados médicos.

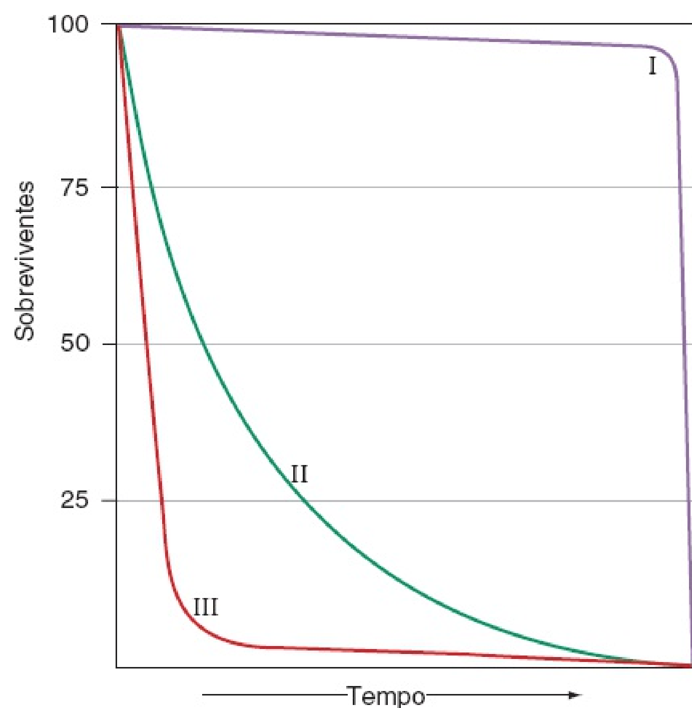


Figura 38.2 Três tipos principais de curvas de sobrevivência teóricas. Ver explicação no texto.

A sobrevivência da maioria dos invertebrados e de vertebrados, como os peixes, que produzem um grande número de filhotes, assemelha-se à curva III. Por exemplo, uma fêmea madura do caramujo prosobrânquio marinho *Ilyanassa obsoleta* produz milhares de ovos a cada período reprodutivo. Os zigotos tornam-se larvas véliger planctônicas livre-nadantes (Capítulo 16), que se dispersam para longe da mãe via correntes oceânicas. Elas fazem parte do plâncton e têm mortalidade alta imposta por vários animais planctófagos. Além disso, as larvas precisam de um substrato arenoso específico para sua fixação e para sua metamorfose em caramujos adultos. A probabilidade de uma larva sobreviver até encontrar um *habitat* favorável é muito baixa, e a maioria da coorte morre durante o estágio de véliger. Assim, vemos uma queda brusca da sobrevivência na primeira parte da curva. As poucas larvas que resistem até se tornarem caramujos têm uma chance maior de sobreviver depois, como mostra a declividade suave da curva para caramujos mais velhos. Logo, a taxa reprodutiva elevada compensa a mortalidade juvenil intensa.

A maioria dos animais não sobrevive até a idade reprodutiva, e aqueles que o fazem podem se reproduzir uma única vez antes de morrer, como ocorre com várias espécies de insetos da zona temperada. Nesse caso, os adultos reproduzem-se antes do início do inverno e morrem, deixando somente seus ovos para repovoar o *habitat* na primavera seguinte. De modo similar, o salmão-do-pacífico retorna do oceano para a água doce, após vários anos, para desovar uma única vez, com todos os adultos de uma coorte morrendo em seguida. Porém, outros animais sobrevivem o suficiente para produzir coortes múltiplas de filhotes, que podem amadurecer e se reproduzir enquanto seus pais ainda vivem e estão ativos reprodutivamente.

As populações de animais com coortes múltiplas, como os sabiás norte-americanos, as tartarugas e os seres humanos apresentam **estrutura etária**. A análise da estrutura etária revela se a população está estável, crescendo ou declinando. A Figura 38.3 mostra perfis etários (pirâmide) para a população do México conforme avaliado em 1975 e 2005. O primeiro perfil mostra uma população crescente ativamente, enquanto o último mostra uma população que mantém um tamanho estável.

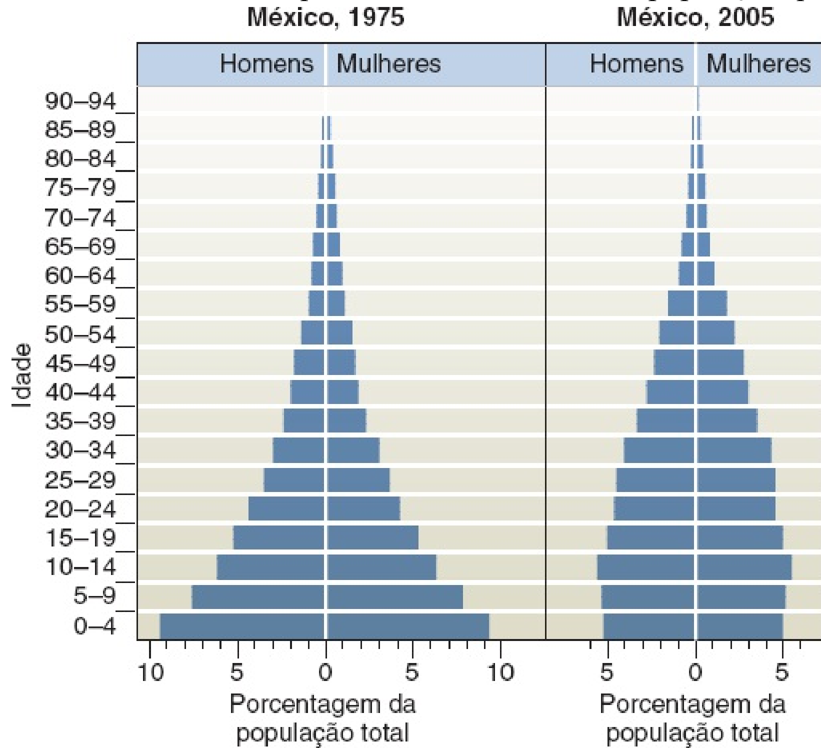


Figura 38.3 Pirâmides etárias do México comparam a população composta predominantemente por jovens e com crescimento acelerado de 1975 à população estável de 2005, em que a taxa de natalidade aproxima-se do nível de reposição.

Crescimento populacional e regulação intrínseca

O crescimento populacional é a diferença entre as taxas de natalidade e mortalidade. Como Darwin percebeu de um ensaio de Thomas Malthus (Capítulo 6), todas as populações têm uma capacidade inerente para crescer exponencialmente. Essa capacidade é chamada de **taxa intrínseca de crescimento**, indicada pelo símbolo **r**. A curva com inclinação acentuada na Figura 38.4 mostra esse tipo de crescimento. Se as espécies continuassem a crescer desse modo, os recursos da Terra logo seriam exauridos. Após 36 h, uma bactéria dividindo-se 3 vezes a cada hora produziria uma colônia com mais de 30 cm de espessura, envolvendo todo o planeta. Essa massa estaria acima de nossas cabeças apenas 1 h mais tarde. As taxas de crescimento potenciais das populações de bactérias ultrapassam consideravelmente a dos animais, mas as populações de animais poderiam atingir o mesmo resultado após um período maior, sob a condição de recursos ilimitados. Muitos insetos põem milhares de ovos por ano. Um único bacalhau-do-atlântico, *Gadus morhua*, pode depositar 6 milhões de ovos em uma estação e um camundongo pode produzir 17 ninhadas de 5 a 7 filhotes por ano.

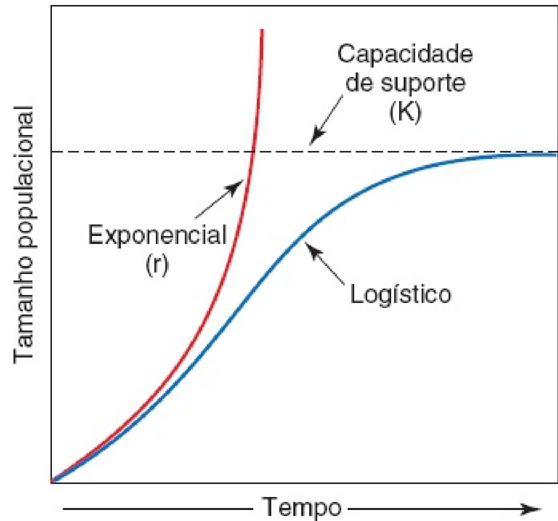


Figura 38.4 Crescimento populacional, mostrando o crescimento exponencial de uma espécie em um ambiente sem restrições e o crescimento logístico em um ambiente limitado. K = tamanho da população na capacidade de suporte, r = taxa intrínseca de crescimento populacional.

Obviamente, o crescimento irrestrito é incomum na natureza. Mesmo no ambiente mais benigno, uma população em crescimento acaba exaurindo alimento ou espaço. O crescimento exponencial cessa quando se esgota o alimento ou o espaço, como ocorre no caso dos enxames de gafanhotos ou das explosões demográficas do plâncton em lagos. De fato, dentre todos os recursos que podem limitar uma população, aquele que está menos disponível em relação à necessidade dessa população é esgotado antes dos demais. Ele é chamado de **recurso limitante**. A maior população que um recurso limitante pode suportar em um *habitat* é chamada de **capacidade de suporte** do ambiente, simbolizada por **K**. Idealmente, uma população irá retardar sua taxa de crescimento em resposta à diminuição na oferta de recursos até que atinja K, como representado pela curva sigmoide na Figura 38.4. O quadro mais adiante compara as expressões matemáticas das curvas de crescimento exponencial e sigmoide (ou logístico). O crescimento sigmoide ocorre quando a densidade populacional exerce uma retroalimentação negativa sobre a taxa de crescimento. Esse fenômeno é denominado dependência da densidade, sendo um mecanismo de regulação intrínseca do tamanho populacional por retroalimentação negativa. Se o recurso limitante é esgotável, como o alimento, a capacidade de suporte é atingida quando a taxa de reposição do recurso iguala-se à sua taxa de consumo pela população; então, a população atingiu o K para aquele recurso limitante. De acordo com o modelo logístico, quando a densidade populacional atinge K, as taxas de natalidade e mortalidade são iguais e o crescimento da população cessa. Se o alimento é reposto a uma taxa que sustenta somente a população atual, sem excedentes, uma população de gafanhotos em um campo verdejante pode estar em sua capacidade de suporte, mesmo que haja uma grande quantidade de alimento não consumido.

Embora as populações experimentais de eucariotas unicelulares ajustem-se razoavelmente à curva de crescimento logístico, a maioria das populações naturais oscila acima e abaixo da capacidade de suporte. Por exemplo, após a introdução de carneiros na Tasmânia por volta de 1800, seu número variou logisticamente, com pequenas oscilações ao redor de um tamanho populacional médio de 1,7 milhão; nós daí inferimos que a capacidade de suporte desse ambiente estaria nesse valor (Figura 38.5A). Os faisões (*Phasianus colchicus*) introduzidos em uma ilha em Ontário, Canadá, exibiram oscilações mais amplas (Figura 38.5B).

Por que as populações reguladas intrinsecamente oscilam desse modo? Primeiro, a capacidade de suporte de um ambiente pode variar ao longo do tempo, provocando mudanças na densidade populacional ditadas por um recurso limitante. Segundo, os animais sempre apresentam um intervalo de tempo entre o momento em que um recurso passa a ser limitante e o momento em que a população responde com a redução de sua taxa de crescimento. Terceiro, fatores **extrínsecos** podem, ocasionalmente, limitar o crescimento de uma população abaixo da capacidade de suporte. Consideraremos os fatores extrínsecos na próxima seção.

Em uma escala global, os seres humanos detêm o recorde de maior crescimento exponencial de uma população (Figura 38.5C). Embora a fome e as guerras tenham restringido localmente o crescimento de populações, o crescimento humano global só declinou quando a peste bubônica (“peste negra”) dizimou boa parte da Europa no século 14. Então, qual é a capacidade de suporte para a população humana? A resposta não é simples, porque os avanços tecnológicos vêm aumentando nossa capacidade de extrair recursos do ambiente.

A agricultura elevou a capacidade de suporte do ambiente e a população humana aumentou de modo estável o crescimento de 5 milhões, quando a agricultura foi introduzida por volta de 8000 a.C., para 16 milhões em 4000 a.C. Apesar do dano causado pela fome, doenças e guerras, a população atingiu 500 milhões em 1650. Com a Revolução Industrial na Europa no século 18, seguida de uma revolução na medicina, descobertas de terras novas para colonização e práticas agrícolas aprimoradas, a capacidade de suporte humana aumentou dramaticamente. A população dobrou, atingindo 1 bilhão em 1850. Dobrou novamente para 2 bilhões em 1927, para 4 bilhões em 1974, ultrapassou 6 bilhões em outubro de 1999 e espera-se que atinja 8 bilhões em 2040.* Assim, o crescimento tem sido exponencial e continua sendo alto (Figura 38.5C). Não se sabe qual é a produtividade agrícola máxima sustentável, embora a produção de alimento não possa aumentar para dar suporte a um crescimento populacional exponencial indefinidamente.

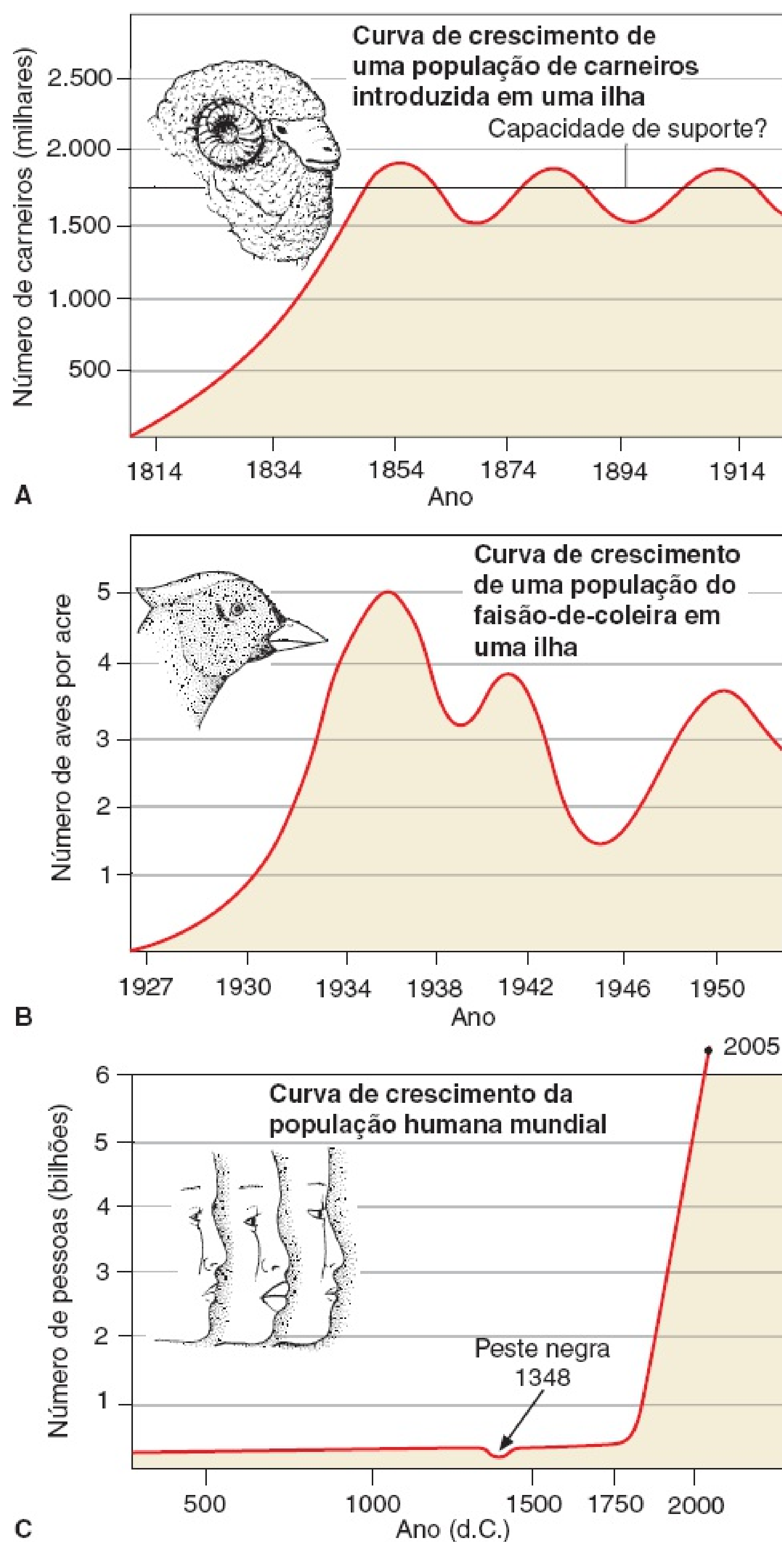


Figura 38.5 Curvas de crescimento populacional para o carneiro, *Ovis aries* (**A**), o faisão-de-coleira, *Phasianus colchicus* (**B**) e a população humana mundial (**C**) ao longo da história. Note que a população do carneiro em uma ilha é estável devido ao controle humano, mas a população do faisão oscilou muito, provavelmente acompanhando a variação na capacidade de suporte. Onde você situaria a capacidade de suporte da população humana?

Entre 1970 e 2004, a taxa anual de crescimento da população humana caiu de 1,9% para 1,23%. Com 1,23%, levará 57 anos para a população mundial dobrar, em vez de 36,5 anos com a taxa de crescimento anual maior. A queda é atribuída à melhor educação das mulheres e ao planejamento familiar. Porém, metade da população global tem menos de 25 anos de idade. Assim, apesar da queda na taxa de crescimento, o maior salto na população está por vir, com a projeção de 3 bilhões de pessoas a mais nas próximas cinco décadas, o maior crescimento humano em número de todos os tempos.

Limites extrínsecos do crescimento

Vimos que a capacidade de suporte intrínseca de uma população em um ambiente impede o crescimento exponencial ilimitado.

O crescimento populacional também pode ser limitado por fatores bióticos extrínsecos, que envolvem predação, parasitismo (incluindo os agentes patogênicos), competição interespecífica, ou por influências abióticas, como enchentes, queimadas e tempestades. Embora os fatores abióticos certamente reduzam as populações naturais, eles não podem exercer uma regulação verdadeira do crescimento populacional porque seu efeito é totalmente independente do tamanho da população; portanto, esses fatores limitantes são chamados de **independentes da densidade**. Uma única tempestade de granizo pode matar a maioria das aves pernaltas jovens, e um incêndio na floresta pode eliminar populações inteiras de vários animais, independentemente de quantos indivíduos existam.

Alternativamente, os fatores bióticos atuam de modo **dependente da densidade**. Os predadores e os parasitas respondem a mudanças de densidade de suas presas e hospedeiros, respectivamente, para manterem suas populações em tamanhos praticamente constantes. Esses tamanhos estão aquém da capacidade de suporte, pois as populações reguladas por predação e parasitismo não são limitadas por seus recursos. A competição entre espécies pelo mesmo recurso limitante reduz a capacidade de suporte efetiva de cada uma delas para um valor abaixo do que seria esperado caso estivessem sozinhas. As salamandras da espécie *Plethodon teyahalee* ocorrem junto com outra espécie do grupo *P. jordani* em alguns locais com altitudes intermediárias espalhados pela região sul dos Apalaches; onde as espécies se sobrepõem, ambas têm densidades menores que as densidades típicas fora da área de sobreposição. A remoção experimental de uma das espécies de um local de sobreposição resulta em um aumento da densidade populacional da espécie remanescente.

Ecologia de comunidades

Interações de populações nas comunidades

As populações de animais que formam uma **comunidade** interagem de um modo que pode ser prejudicial (–), benéfico (+) ou neutro (0) para cada espécie, dependendo da interação. Por exemplo, consideramos o efeito do predador sobre a presa como (–), porque a sobrevivência da presa é reduzida. Contudo, a mesma interação beneficia o predador (+) porque o alimento obtido da presa aumenta a capacidade do predador para sobreviver e reproduzir-se. Portanto, a interação predador-presa é + –. Os ecólogos usam essa notação abreviada para caracterizar as relações interespecíficas porque ela mostra o sentido em que cada espécie é afetada.

Vejamos outros tipos de interações + –. Uma delas é o **parasitismo**, na qual o parasito beneficia-se ao usar o hospedeiro como moradia e fonte de nutrientes, prejudicando o hospedeiro. A **herbivoria**, na qual um animal come uma planta, é outra relação + –. O **comensalismo** é uma interação que beneficia uma espécie sem afetar a outra (+ 0). Normalmente, a maioria das bactérias que habitam nosso trato intestinal não nos afeta (0), mas elas são beneficiadas (+) por terem alimento e espaço. Um exemplo clássico de comensalismo é a associação de peixes-piloto e rêmoras com tubarões (Figura 38.6). Esses peixes ficam com as sobras quando o tubarão hospedeiro faz sua vítima.

Ambas as espécies envolvidas no mutualismo beneficiam-se de sua interação ecológica (+ +, Figura 38.7). Na prática, a distinção entre comensalismo e mutualismo é difícil de fazer. Por exemplo, se as bactérias inofensivas do intestino humano impedem a entrada de bactérias prejudiciais, o comensalismo aparente passa a ser um mutualismo. Do mesmo modo, se as rêmoras removem parasitos de seu tubarão hospedeiro (Figura 38.6), então esse comensalismo também passa a ser um mutualismo.



Figura 38.6 Quatro rêmoras (*Remora* sp.) aderidas a um tubarão. As rêmoras alimentam-se dos restos de comida deixados por seu tubarão hospedeiro, além de invertebrados pelágicos e peixes pequenos. Embora sejam boas nadadoras, as rêmoras preferem ser carregadas por organismos marinhos ou barcos. O tubarão

hospedeiro pode ser beneficiado com a remoção dos copépodes parasitos de sua pele pelas rêmoras.



Figura 38.7 Dentre os vários tipos de mutualismo na natureza, há o que ocorre entre a acácia, *Acacia drepanolobium*, da savana africana, e as formigas, *Crematogaster mimosae* e outras espécies, que fazem seus ninhos nas galhas da planta. A acácia dá proteção e secreções adocicadas para as larvas de formiga (*foto da galha aberta abaixo*). Em troca, as formigas protegem a árvore dos herbívoros, formando um enxame tão logo ela seja tocada. As girafas, *Giraffa camelopardalis*, que apreciam as folhas tenras de acácia, parecem ser imunes às ferroadas das formigas.

Algumas relações mutualistas não são somente benéficas, mas necessárias para a sobrevivência de uma ou de ambas as espécies. Um exemplo é a relação entre o cupim e os parabasais (Capítulo 11) que habitam seu intestino. As bactérias simbiontes dos parabasais consomem a madeira ingerida pelo cupim, pois elas produzem uma enzima ausente no inseto que digere celulose. O cupim vive dos dejetos do metabolismo parabasal-bacteriano. Em contrapartida, os parabasais e suas bactérias ganham um *habitat* e um suprimento alimentar.

Crescimento exponencial e logístico

Descrevemos a curva de crescimento sigmoide (Figura 38.4) como um modelo simples chamado de equação logística. A inclinação em qualquer ponto da curva de crescimento corresponde à taxa de crescimento – o quão rapidamente o tamanho da população muda com o tempo. Se **N** representa o número de organismos e **t** o tempo, podemos expressar o crescimento na linguagem do cálculo como uma taxa instantânea:

$$dN/dt = \text{taxa de mudança no número de organismos por unidade de tempo, em um dado instante}$$

Quando as populações dispõem de recursos ilimitados (comida e espaço à vontade e ausência de competição com outras espécies), o crescimento é limitado apenas pela capacidade inerente da população em se reproduzir. Sob essas condições ideais o crescimento é expresso pelo símbolo **r**, definido como a taxa intrínseca de crescimento populacional *per capita*. O índice **r** é, na verdade, a diferença entre as taxas de natalidade e mortalidade por indivíduo na população, por unidade de tempo. A taxa de crescimento da população como um todo é, então:

$$dN/dt = rN$$

Essa expressão descreve o **crescimento exponencial** rápido ilustrado pela parte inicial ascendente da curva de crescimento sigmoide (Figura 38.4). A taxa de crescimento para populações no mundo real cai à medida que o limite superior se aproxima e, por fim, estabiliza-se. Nesse ponto, **N** atingiu seu valor máximo porque o espaço em estudo está "saturado" de animais. Esse limite é chamado de capacidade de suporte do ambiente e é expresso pelo símbolo **K**. A curva de crescimento sigmoide da população é descrita pela equação logística, dada por:

$$dN/dt = rN([K - N]/K)$$

Essa equação estabelece que a taxa de aumento por unidade de tempo (dN/dt) = taxa de crescimento *per capita* (**r**) × o tamanho populacional (**N**) × potencial remanescente para crescer ($[K - N]/K$). Vemos na equação que, quando a população se aproxima da capacidade de suporte, $K - N$ tende a zero, dN/dt também tende a zero e a curva se horizontaliza.

Eventualmente, as populações ultrapassam a capacidade de suporte do ambiente, tal que **N** excede **K**. Então, a população esgota um recurso (geralmente comida ou abrigo), a taxa de crescimento dN/dt torna-se, então, negativa e a população declina.

A **competição** entre espécies reduz a aptidão de ambas (– –). Muitos biólogos, incluindo Darwin, consideraram a

competição como a interação mais comum e importante na natureza. Os ecólogos construíram a maioria de suas teorias sobre a estrutura de comunidades partindo da premissa de que a competição é o fator principal na organização dos conjuntos de espécies. Algumas vezes, o efeito sobre uma espécie em uma relação de competição é desprezível. Essa condição é chamada de **amensalismo** ou **competição assimétrica** (0 –). Por exemplo, duas espécies de cracas da zona entremarés de costões rochosos, *Chthamalus stellatus* e *Balanus balanoides*, competem por espaço. Um experimento famoso de Joseph Connell[1] demonstrou que *B. balanoides* excluiu *C. stellatus* de uma parte do *habitat*, enquanto *C. stellatus* não tem efeito sobre *B. balanoides*.

Tratamos as interações como ocorrências entre pares de espécies. Contudo, nas comunidades naturais que incluem populações de várias espécies, um predador pode ter mais de uma presa e vários animais podem competir pelo mesmo recurso (ver anteriormente). Sendo assim, as comunidades ecológicas são complexas e dinâmicas, um desafio para os ecólogos que estudam esse nível de organização natural.

Competição e deslocamento de caracteres

A competição ocorre quando duas ou mais espécies compartilham um **recurso limitante**. A simples divisão de alimento e espaço com outra espécie não resulta em competição, a menos que o recurso esteja reduzido em relação às necessidades das espécies que o compartilham. Assim, não podemos analisar a competição entre duas espécies simplesmente demonstrando que elas compartilham o mesmo recurso. No entanto, encontramos evidências de competição ao investigarmos os diferentes modos pelos quais uma espécie explora um recurso.

Espécies competidoras podem minimizar o conflito reduzindo a sobreposição entre seus nichos. A **sobreposição de nichos** é a parte dos recursos compartilhados pelo nicho de duas ou mais espécies. Por exemplo, se duas espécies de aves comem sementes exatamente do mesmo tamanho, a competição acabará por excluir a espécie menos capaz de explorar esse recurso. Esse exemplo ilustra o princípio da **exclusão competitiva**: espécies fortemente competidoras não podem coexistir indefinidamente. Para coexistir no mesmo *habitat*, elas devem especializar-se particionando um recurso comum e usando diferentes partes dele. A especialização desse tipo é chamada de **deslocamento de caracteres ecológicos**.

Normalmente, o deslocamento de caracteres aparece como diferenças na morfologia e no comportamento do organismo relacionadas com a exploração de um recurso. Por exemplo, em seu estudo clássico sobre os tentilhões de Galápagos (Capítulo 6), o ornitólogo inglês David Lack reparou que o tamanho do bico desses pássaros dependia da ocorrência conjunta das espécies em uma mesma ilha (Figura 38.8). Nas ilhas Daphne e Los Hermanos, onde *Geospiza fuliginosa* e *G. fortis* ocorrem separadamente e, portanto, não competem entre si, os tamanhos de bico são quase idênticos; na ilha Santa Cruz, *G. fuliginosa* e *G. fortis* coexistem e os tamanhos de seus bicos não se sobrepõem. Esses resultados sugerem um particionamento de recursos, pois o tamanho do bico determina o tamanho das sementes comidas. O trabalho do ornitólogo americano Peter Grant confirmou o que Lack suspeitava: *G. fuliginosa*, com seu bico menor, seleciona sementes menores que as escolhidas por *G. fortis,* com seu bico maior. Onde essas duas espécies coexistem, a disputa levou a um deslocamento evolutivo dos tamanhos de bicos, resultando na diminuição da competição entre elas. A atual ausência da competição é chamada de "fantasma da competição passada".

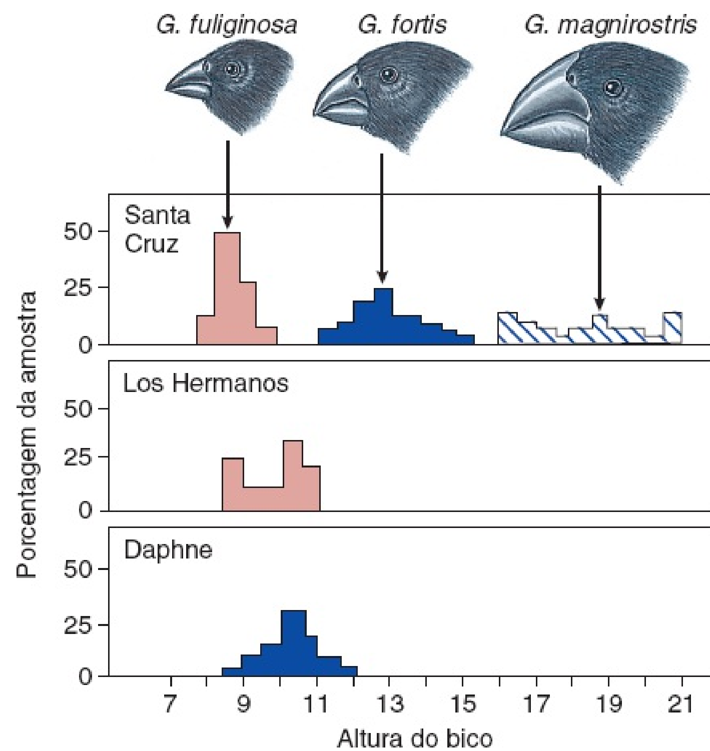


Figura 38.8 Deslocamento do tamanho do bico em tentilhões-de-darwin em Galápagos. São apresentadas as alturas dos bicos dos tentilhões *Geospiza fuliginosa* (barras em rosa) e *G. fortis* (barras em azul) onde ocorrem juntos (em simpatria), na ilha Santa Cruz, e onde ocorrem separadamente, nas ilhas Daphne e Los Hermanos. *G. magnirostris* é outro tentilhão grande que vive em Santa Cruz.

O deslocamento de caracteres promove a coexistência ao reduzir a superposição de nichos. Quando várias espécies partilham o mesmo recurso desse modo, elas formam uma **guilda**. Assim como uma guilda dos tempos medievais constituía-se em um grupo de homens com a mesma profissão, as espécies em uma guilda ecológica têm funções similares. O termo guilda foi introduzido na ecologia por Richard Root em seu trabalho de 1967 sobre os padrões de nicho do pássaro *Polioptila caerulea*.[2] Um exemplo clássico de guilda de aves é dado pelo estudo de Robert MacArthur sobre uma guilda trófica formada por cinco espécies de mariquitas nas florestas de coníferas do Nordeste dos EUA.[3] À primeira vista, questionaríamos como cinco espécies de pássaros muito similares em tamanho e aparência podem coexistir alimentando-se dos insetos de uma mesma árvore. Contudo, a inspeção apurada de MacArthur mostrou diferenças sutis quanto aos sítios de forrageio entre essas aves (Figura 38.9). Uma espécie procura comida somente nos galhos mais externos da copa; a segunda usa os 60% de galhos mais distantes do tronco; a terceira concentra-se nos galhos mais próximos ao tronco; a quarta usa o setor intermediário da periferia do tronco; e a última espécie forrageia nos ramos mais baixos da árvore. Essas observações sugerem que diferenças estruturais no *habitat* separam os nichos das mariquitas dessa guilda.

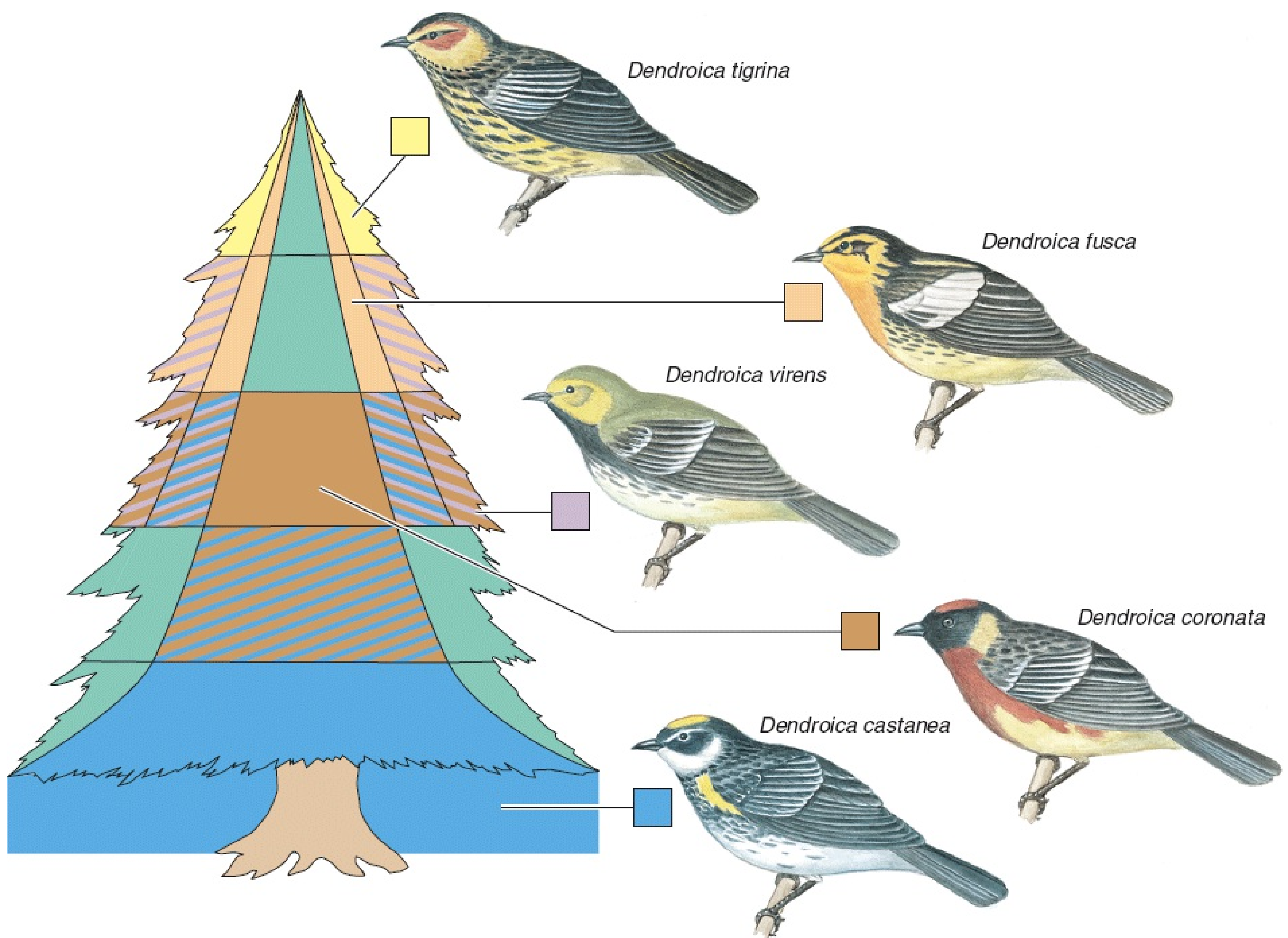


Figura 38.9 Distribuição do esforço de forrageio entre cinco espécies de mariquitas em uma floresta de coníferas do nordeste dos EUA. As mariquitas formam uma guilda alimentar.

As guildas não são limitadas às aves. Por exemplo, um estudo conduzido na Inglaterra sobre os insetos associados a uma leguminosa revelou nove guildas diferentes de insetos, incluindo três espécies de brocas, duas espécies formadoras de galhas, duas que se alimentam de sementes e cinco que comem folhas. Outra guilda de insetos compreende três espécies de louva-a-deus que divergem quanto ao tamanho da presa, período de eclosão e altura da vegetação, evitando assim a competição e a predação.

Predadores e parasitos

A guerra ecológica travada entre predadores e presas promove a coevolução: os predadores aprimoram-se na captura da presa, e a presa aprimora-se na fuga do predador. Essa é uma corrida evolutiva na qual o predador não pode dar-se ao luxo de vencer. Se um predador se torna tão eficiente a ponto de exterminar sua presa, ele deve encontrar um alimento alternativo ou será extinto. Como a maioria dos predadores alimenta-se de mais de uma espécie, a especialização em uma única presa ao ponto do extermínio é incomum.

Quando o predador baseia-se principalmente em uma única espécie de presa, ambas as populações tendem a oscilar ciclicamente. Primeiro, a densidade da presa aumenta, e, então, a do predador, até que a presa se torne escassa. Nesse ponto, os predadores devem reduzir seu tamanho populacional abandonando a área, limitando a reprodução ou morrendo. Quando a densidade da população do predador cai o suficiente para permitir que a reprodução da presa supere a mortalidade por predação, o ciclo é reiniciado. Assim, predadores e presas exibem ciclos de abundância ligeiramente defasados, devido a um intervalo de resposta da população do predador em relação à densidade variante da presa. Experimentos laboratoriais com ciliados revelam esse processo (Figura 38.10). É possível que o registro mais longo de um ciclo natural predador-presa seja o das populações canadenses de lebres e linces (ver Figura 28.27, no Capítulo 28). A abundância de linces (predador) segue a de lebres-da-neve (presa) em um ciclo de 10 anos. De maneira interessante, a sincronização desses ciclos predador-presa

parece acompanhar os ciclos de 10 anos em abundância de manchas solares, que aumentam a energia solar que chega à Terra, e, possivelmente, também o crescimento de matéria vegetal da qual se alimentam as lebres. Assim, uma variável climática global influencia a sincronização dos ciclos predador-presa dependentes da densidade.

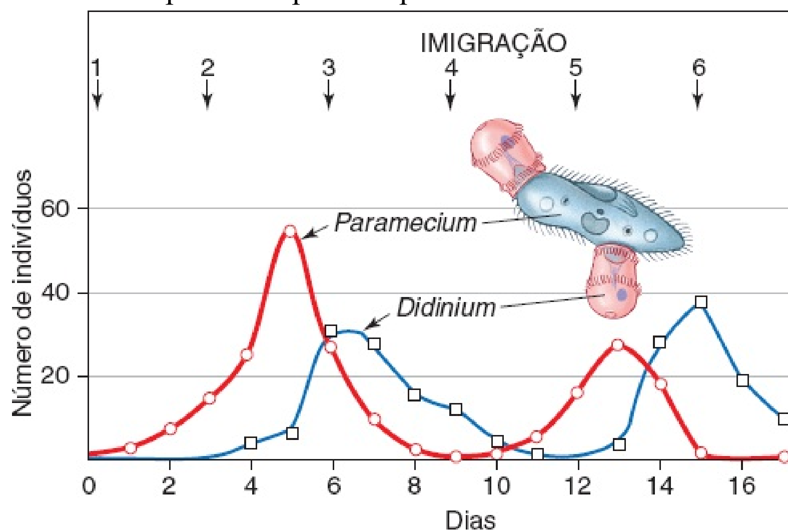


Figura 38.10 O experimento clássico realizado pelo biólogo russo G. F. Gause em 1934 mostra a relação cíclica entre o predador (*Didinium*) e a presa (*Paramecium*) em uma cultura em laboratório. Quando os *Didinium* encontram e comem todos os *Paramecium*, os *Didinium* morrem de fome. Gause só conseguia manter as duas espécies em coexistência quando adicionava, ocasionalmente, um *Didinium* e um *Paramecium* à cultura (*setas*). Essas introduções simulavam a migração de uma fonte externa.

A guerra entre predadores e presas atinge o ápice de seu refinamento na evolução das defesas de presas em potencial. A presa em potencial pode escapar da detecção camuflando-se com seu ambiente ou assemelhando-se a algo não palatável em seu ambiente (como um galho). Essas defesas são chamadas de crípticas. Em contraste com as defesas crípticas, os animais tóxicos ou impalatáveis anunciam sua condição com cores vivas e comportamento conspícuo. Elas são denominadas defesas **aposemáticas**. Essas espécies estão protegidas porque os predadores aprendem a reconhecê-las e a evitá-las depois de um encontro desagradável.

Quando presas de sabor desagradável adotam uma coloração de alerta, surgem vantagens para presas palatáveis. Essas últimas podem enganar os predadores potenciais ao mimetizarem as presas impalatáveis, um fenômeno chamado de **mimetismo batesiano**. As cobras-corais e as vespas-jaqueta-amarela são presas vivamente coloridas e nocivas. As cobras-corais têm uma mordida peçonhenta, e as vespas-jaqueta-amarela, um poderoso ferrão. Ambas as espécies servem de **modelo** para outras espécies, chamadas de **mímicos** – que são inofensivas, mas se parecem com aquelas espécies-modelo nocivas (Figura 38.11A e B). Combinando-se com outro organismo que atrai sua presa, um predador pode usar o mimetismo agressivamente. A aranha-caranguejo mostrada na Figura 19.13C combina-se com pétalas de flor; ela se esconde entre as pétalas e come o inseto atraído pelas flores em busca de néctar ou pólen.

Em outra forma de mimetismo, conhecida por **mimetismo mülleriano**, duas ou mais espécies que são tóxicas ou nocivas têm aparência similar (Figura 38.11B). O que um animal que tem as próprias toxinas ganha ao se assemelhar a outro animal venenoso? A resposta é que um predador só precisa experimentar a toxicidade de uma das espécies para evitar todas as presas similares. Um predador pode aprender um sinal de alerta mais facilmente do que vários deles! Os benefícios que duas espécies não palatáveis obtêm do mimetismo mútuo nem sempre são equânimes, por exemplo, quando uma espécie moderadamente tóxica mimetiza outra altamente tóxica. Esses casos ilustram um contínuo entre o mimetismo batesiano e o mülleriano. Por exemplo, o mimetismo entre as borboletas-monarca e vice-rei (Figura 38.11) normalmente é apresentado como mimetismo batesiano da monarca não palatável pela palatável vice-rei; no entanto, alguns dados sugerem que a vice-rei também é não palatável, o que tornaria a coloração de advertência compartilhada das monarcas e vice-reis um caso de mimetismo mülleriano.

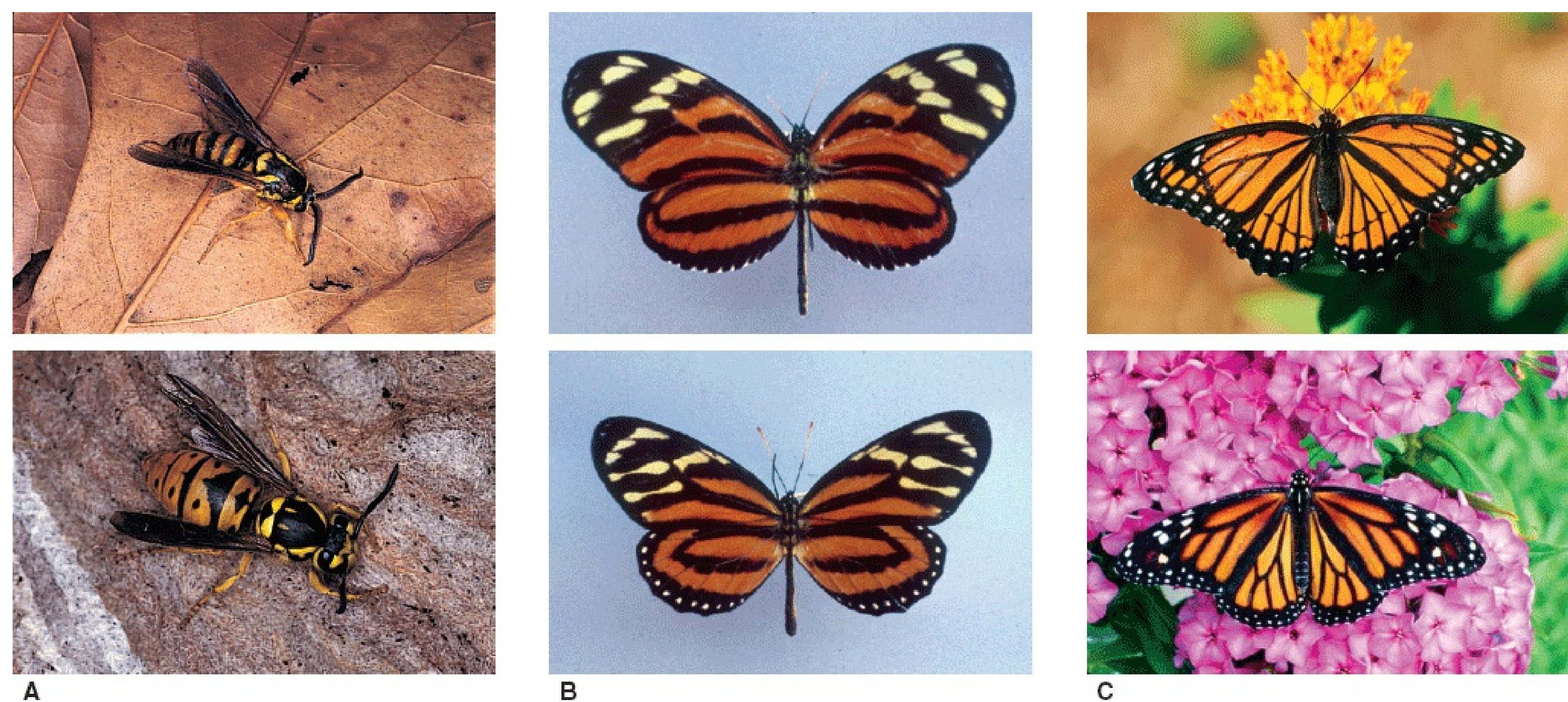


Figura 38.11 Disfarces ardilosos são abundantes nos trópicos. Mimetismo batesiano: **A.** Uma mariposa de asa transparente jaqueta-amarela nociva *Pennisetia marginata* (*acima*) imita uma vespa-jaqueta-amarela, que tem um poderoso ferrão (*Vespula maculifrons*, *abaixo*). **B.** Mimetismo mülleriano: borboletas neotropicais *Heliconis ismenius* (*acima*) e *Lycorea cleobaea* compartilham a não palatabilidade e combinam a coloração para advertir predadores comuns. **C.** O mimetismo entre a borboleta-vice-rei (*Limenitis archippus*, *acima*) e a borboleta-monarca (*Danaus plexippus*) normalmente é apresentado como um caso de mimetismo batesiano em que a vice-rei presumivelmente palatável imita a coloração de advertência da monarca não palatável; evidências mostrando que a vice-rei também é não palatável transformaria este em um caso de mimetismo mülleriano.

Às vezes, a influência de uma população sobre outras é tão intensa que sua ausência modifica drasticamente toda a comunidade. Chamamos tais populações de **espécies-chave**.[4] Na zona entremarés de costões rochosos do oeste da América do Norte, a estrela-do-mar *Pisaster ochraceus* é uma espécie-chave. As estrelas-do-mar são os principais predadores do mexilhão *Mytilus californianus*. Quando as estrelas-do-mar foram removidas experimentalmente de um trecho costeiro no estado de Washington, EUA, os mexilhões aumentaram em número, ocupando todo o espaço usado previamente por outras 25 espécies de invertebrados e algas (Figura 38.12). Os predadores-chave atuam reduzindo as populações de presa a um nível inferior em que os recursos, como espaço, são limitantes. A noção original de que todas as espécies-chave são predadoras foi ampliada para incluir qualquer espécie cuja remoção resulte na extinção de outras.

Ao reduzirem a competição, as espécies-chave podem permitir que um número maior de espécies coexista usando um mesmo recurso. Consequentemente, elas contribuem para manter a diversidade em uma comunidade. As espécies-chave ilustram um fenômeno mais geral, a perturbação. As perturbações naturais periódicas, como queimadas e furacões, também podem impedir a monopolização de recursos e a exclusão competitiva por parte de alguns competidores adaptados a condições variantes. As perturbações permitem que mais espécies coexistam em comunidades muito diversificadas, como nos recifes de coral e nas florestas pluviais.

Frequentemente, os parasitos são considerados como aproveitadores porque parecem obter benefícios de seus hospedeiros sem custo algum. Ao menos parcialmente, a virulência está correlacionada com a disponibilidade de novos hospedeiros. Espera-se que a coevolução entre parasito e hospedeiro gere uma relação crescentemente benigna e menos virulenta se os hospedeiros forem incomuns e/ou difíceis de infectar. A seleção favorece a relação benigna, porque a aptidão darwiniana do parasito é reduzida se seu hospedeiro morre. Quando hospedeiros alternativos são comuns e as taxas de transmissão são altas, a colonização contínua de novos hospedeiros torna a vida de um hospedeiro em particular menos valiosa para o parasito, de modo que a virulência alta possa não ser desvantajosa.

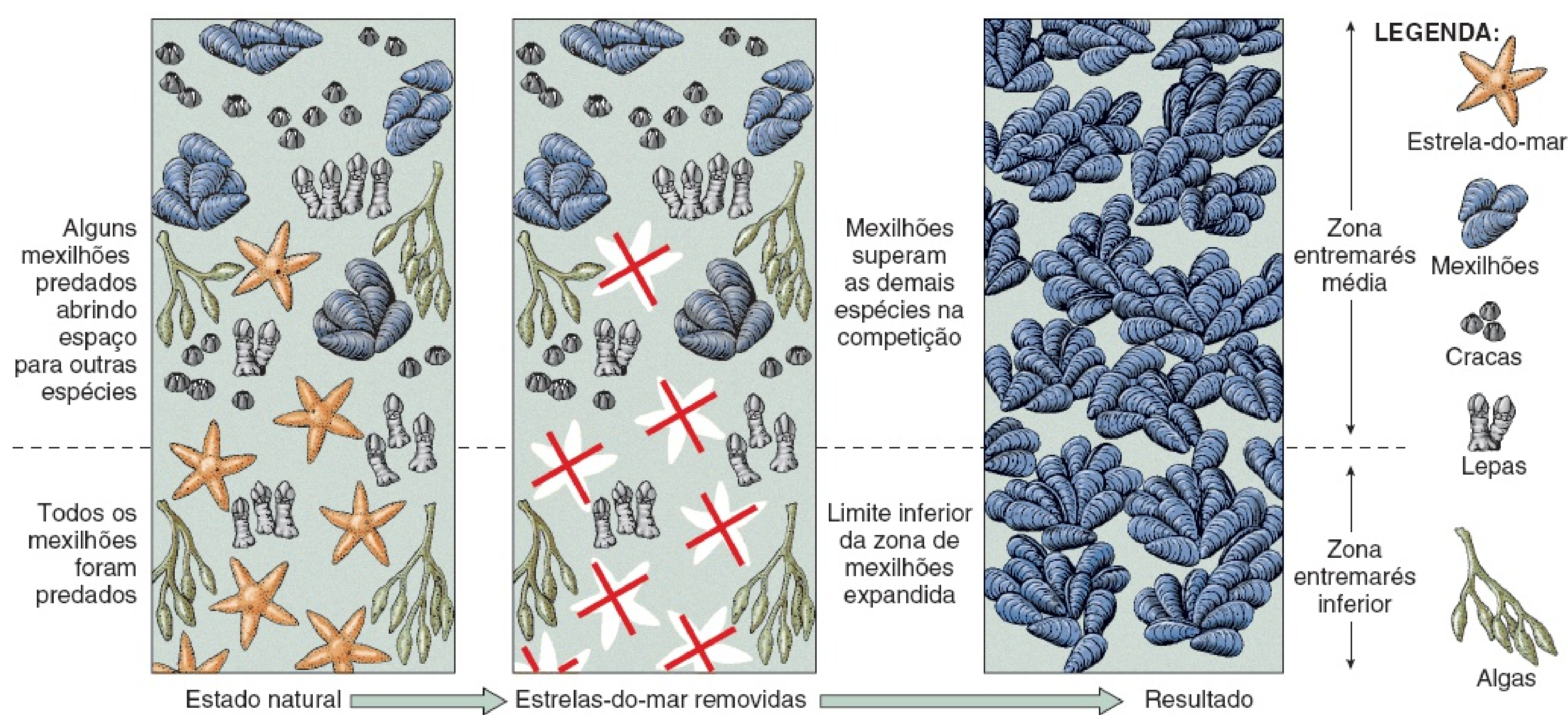


Figura 38.12 A remoção experimental de uma espécie-chave da zona entremarés, a estrela-do-mar predadora *Pisaster ochraceus*, muda completamente a estrutura da comunidade. Na ausência de seu predador principal, os mexilhões superam as demais espécies de entremarés na competição, tomando seu lugar e formando leitos densos.

Ecossistemas

A transferência de energia e matéria entre os organismos de um ecossistema ocorre neste que é o maior nível de organização da natureza. A energia e a matéria são necessárias para construir e para manter a vida; sua incorporação aos sistemas biológicos é chamada de **produtividade**. Os ecólogos subdividem a produtividade em seus **níveis tróficos** componentes com base no modo como os organismos obtêm energia e matéria. Os níveis tróficos estão ligados entre si nas **cadeias alimentares**, que indicam os movimentos da energia desde os compostos vegetais até os organismos que comem as plantas e, então, para outros organismos que comem estes últimos, avançando por uma série linear de organismos que consomem e são consumidos por outros. As cadeias alimentares interconectam-se formando **teias alimentares** (Figura 38.13), vias para transferência de energia e matéria entre os organismos de um ecossistema.

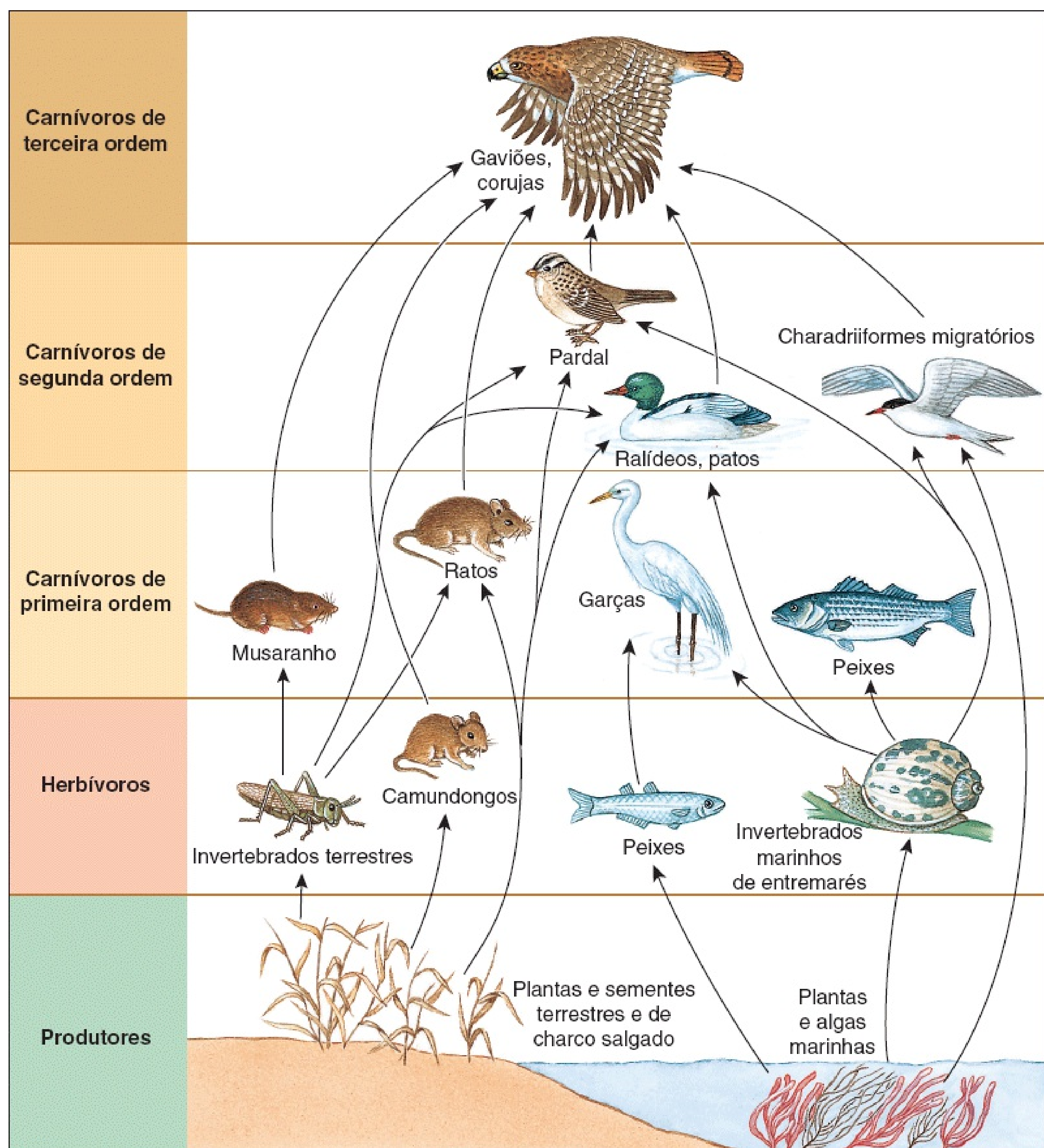


Figura 38.13 Teia alimentar de inverno nos charcos salgados de *Salicornia* em uma área da Baía de São Francisco, Califórnia (EUA).

Os **produtores primários** são organismos que iniciam a produtividade, fixando e armazenando energia de uma fonte externa ao ecossistema. Normalmente, os produtores primários são as plantas verdes que capturam a energia solar por meio da **fotossíntese** (ver uma exceção no quadro “A vida sem o Sol”, adiante). Alimentadas pela energia solar, as plantas assimilam e organizam sais minerais, água e dióxido de carbono nos tecidos vivos. Todos os demais organismos sobrevivem ao consumirem esses tecidos, ou ao consumirem organismos que o fizeram. Os **consumidores** incluem os **herbívoros**, que comem plantas diretamente, e os **carnívoros**, que comem outros animais. Os consumidores mais importantes são os **decompositores**, principalmente as bactérias e os fungos, que quebram a matéria orgânica morta em seus componentes minerais, tornando-a novamente disponível para as plantas em uma forma solúvel, no início do ciclo de nutrientes (ver adiante). Embora elementos químicos importantes, como o nitrogênio e o carbono, sejam reutilizados indefinidamente no ciclo biológico, toda a energia termina por ser dissipada do ecossistema sob a forma de calor, e não é reciclada. Portanto, nenhum ecossistema é absolutamente fechado: todos requerem o aporte de energia nova do Sol ou das chaminés hidrotermais (Capítulo 37).

Fluxo de energia e produtividade

Todo organismo na natureza tem seu **balanço energético**. Da mesma maneira que devemos dividir nossos ganhos entre

moradia, alimentação, serviços e impostos, cada organismo deve obter energia suficiente para suprir seus custos metabólicos, para crescer e para se reproduzir.

Os ecólogos dividem esse balanço em três componentes principais: **produtividade bruta, produtividade líquida** e **respiração**. A produtividade bruta equivale ao ganho bruto: é o total de energia assimilada, análoga ao seu salário antes dos descontos. Quando um animal come, ele digere o alimento e absorve os nutrientes. A maior parte da energia assimilada desses nutrientes supre as demandas metabólicas do animal, que incluem o metabolismo celular e a regulação da temperatura corporal nos endotérmicos. A energia usada para manutenção metabólica constitui-se na respiração que, ao ser subtraída da produtividade bruta, origina a produtividade líquida – o “pagamento” que o animal efetivamente embolsa. A produtividade líquida é a energia armazenada pelo animal em seus tecidos como **biomassa**. Os animais usam parte dessa energia para seu próprio crescimento e reprodução, o que resulta no crescimento da população.

O balanço energético de um animal é expresso por uma equação simples em que as produtividades bruta e líquida são representadas, respectivamente, por $\mathbf{P_b}$ e $\mathbf{P_l}$ e a respiração por **R**:

$$\mathbf{P_l = P_b - R}$$

Essa equação estabelece a primeira lei da termodinâmica (Capítulo 1) em termos ecológicos. Seu significado principal é que o montante energético de cada animal é limitado e que a energia só está disponível para o crescimento dos indivíduos e das populações depois de garantida a manutenção.

A segunda lei da termodinâmica – que afirma que a desordem total ou o acaso em um sistema cresce continuamente – é importante quando estudamos a transferência de energia entre os níveis tróficos de teias alimentares. A energia para a manutenção (**R**) normalmente representa mais de 90% da energia assimilada ($\mathbf{P_b}$) pelos consumidores. Mais de 90% da energia do alimento de um animal é perdida como calor e menos de 10% é perdida como biomassa. Portanto, cada nível trófico contém apenas 10% da energia do nível trófico imediatamente inferior. Assim, a maioria dos ecossistemas está limitada a cinco níveis tróficos ou menos.

Nossa capacidade para alimentar uma população humana crescente é influenciada profundamente pela segunda lei da termodinâmica (Capítulo 1). Os seres humanos, que estão no fim da cadeia alimentar, podem comer sementes, frutos e folhas de plantas que fixam a energia solar em ligações químicas. Essa cadeia muito curta representa um uso eficiente da energia potencial. As pessoas também podem comer a carne de animais, que comem o capim que fixa a energia solar. A inclusão de um nível trófico reduz a energia disponível por um fator de 10 vezes. Contudo, o gado e outros animais usados na produção agrícola podem converter a matéria vegetal, como a grama, inadequada para consumo humano direto, em carne e/ou ovos. Como a grama é abundante e inacessível à nutrição humana, os animais de criação que a convertem em carne ou em outro alimento nos dão acesso a uma importante fonte de energia, apesar de adicionar um nível trófico à cadeia alimentar.



Steve Stinson and Roanoke Times and World-News

Quando examinamos a cadeia alimentar em termos da biomassa em cada nível, podemos construir **pirâmides ecológicas** de números, energia ou biomassa. Uma pirâmide de números (Figura 38.14A), também chamada de **pirâmide eltoniana**, indica o número de organismos transferidos entre cada nível trófico. Essa pirâmide fornece uma percepção nítida da grande diferença no número de organismos envolvidos a cada passo da cadeia, o que embasa a observação de que os grandes predadores são mais raros que os pequenos animais dos quais eles se alimentam. Contudo, a pirâmide de números não indica a massa dos organismos a cada nível.

As pirâmides de biomassa são mais instrutivas (Figura 38.14B) e representam o pacote total ou a “biomassa em pé” de organismos a cada nível trófico. Geralmente, tais pirâmides afunilam-se para o topo porque massa e energia são perdidas a cada transferência. No entanto, em ecossistemas aquáticos cujos produtores são algas que têm vida curta e reposição rápida, a

pirâmide inverte. As algas toleram uma exploração intensa pelos consumidores do zooplâncton. Assim, a base da pirâmide (a biomassa do fitoplâncton) é menor que a biomassa do zooplâncton que ela sustenta. Essa pirâmide invertida é análoga a uma pessoa que pesa muito mais que a comida na geladeira, mas é sustentada por esse alimento, reposto continuamente.

Em 1923, o ecólogo de Oxford, Charles Elton, criou os conceitos de cadeia alimentar e pirâmide ecológica. Trabalhando durante um verão em uma ilha ártica, desprovida de árvores, Elton observou raposas-do-ártico ativas, anotando o que elas comiam e, por sua vez, o que suas presas comiam, até descrever o ciclo complexo do nitrogênio através do alimento na comunidade animal. Elton percebeu que a vida em uma cadeia alimentar vem em tamanhos discretos, porque cada forma evoluiu de modo a ser muito maior do que aquilo que ela come. Desse modo, ele explicou a observação trivial de que animais grandes são raros, mas suas presas pequenas são comuns. Hoje, as pirâmides ecológicas que ilustram esse fenômeno são chamadas de pirâmides de Elton.

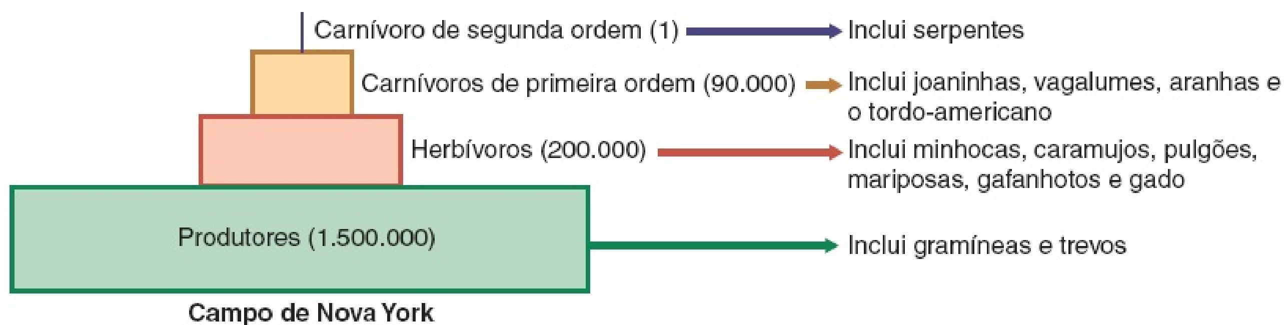
Um terceiro tipo é a pirâmide de energia, que mostra a taxa de fluxo energético entre os níveis (Figura 38.14C). Uma pirâmide de energia nunca é invertida porque a energia transferida de cada nível é menor que no nível em que ela ingressa. A pirâmide de energia é a melhor descrição da estrutura da comunidade porque ela representa a perda de energia à medida que ela flui ao longo da teia alimentar, desde os produtores primários. No Canal da Mancha, a energia do fitoplâncton excede a do zooplâncton, ainda que a biomassa do primeiro seja menor que a do segundo (devido à pastagem intensa dos consumidores do zooplâncton).

Ciclos de nutrientes

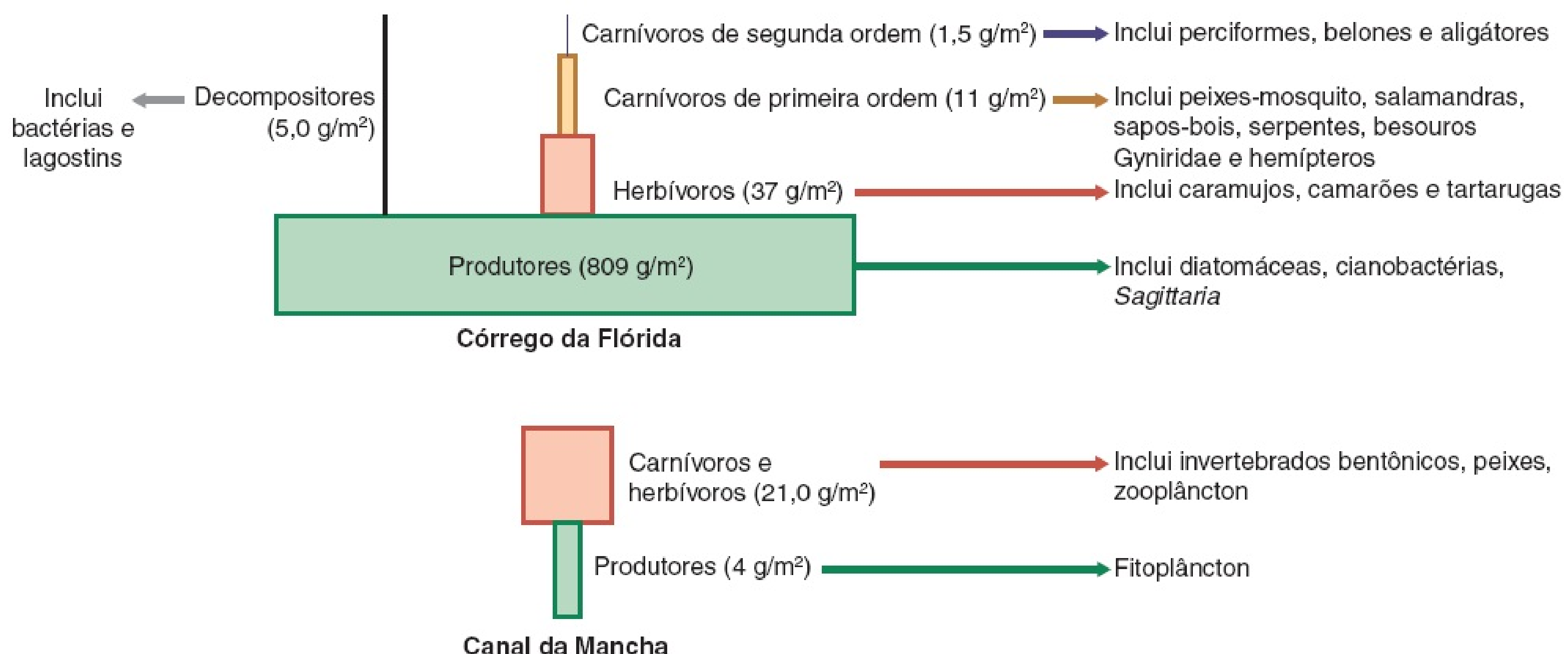
Todos os elementos essenciais para a vida provêm do ar, do solo, das rochas e da água. Quando as plantas e os animais morrem e seus corpos apodrecem, ou quando substâncias orgânicas são queimadas ou oxidadas, os elementos e compostos inorgânicos essenciais para a vida (nutrientes) retornam ao ambiente. Os decompositores desempenham um papel essencial nesse processo, ao se alimentarem de restos de plantas, animais e material fecal. O resultado é que os nutrientes fluem em um ciclo perpétuo entre os componentes bióticos e abióticos do ecossistema. Os ciclos de nutrientes são comumente chamados de **ciclos biogeoquímicos** porque envolvem trocas entre organismo (bio-), rochas, ar e água da crosta terrestre (geo-). O aporte contínuo de energia do sol mantém os nutrientes fluindo e o ecossistema funcionando (Figura 38.15).

Nossos compostos sintéticos desafiam os ciclos naturais de nutrientes porque, ao longo da evolução, os decompositores não desenvolveram formas de degradá-los. Provavelmente, os pesticidas são o maior perigo aos processos ecossistêmicos. Os pesticidas podem ser danosos às teias alimentares naturais por três motivos. Primeiramente, muitos pesticidas concentram-se à medida que passam por níveis tróficos sucessivos. As maiores concentrações ocorrem na biomassa dos carnívoros de topo, como gaviões e corujas, reduzindo sua capacidade de reprodução. Em segundo lugar, muitas espécies eliminadas pelos pesticidas não são pragas, mas meros figurantes chamados de espécies-colaterais. Os efeitos colaterais ocorrem quando os pesticidas são levados para fora do campo agrícola onde foram aplicados, por meio do escoamento superficial, lixiviação através do solo ou dispersos pelo vento. O terceiro problema é a persistência: alguns pesticidas têm uma grande longevidade no ambiente, de modo que os efeitos colaterais são mantidos por muito tempo após seu uso. A engenharia genética de plantas cultivadas visa aumentar a sua resistência a pragas para reduzir a necessidade de pesticidas químicos.

A Pirâmide de números



B Pirâmides de biomassa



C Pirâmide de energia

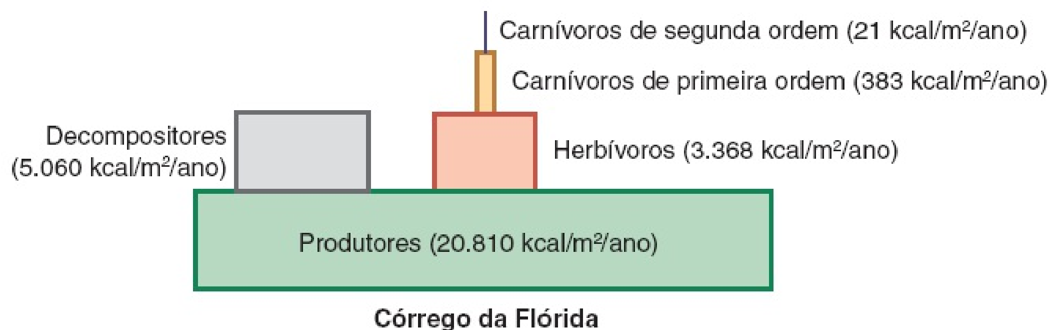


Figura 38.14 Pirâmides ecológicas com organismos representativos de cada nível trófico. **A.** Pirâmide de números de organismos contados em 100 pés quadrados (9,30 m^2) de um campo em Nova York (EUA). **B.** Pirâmides de biomassa para um córrego na Flórida (*acima*) e para o plâncton do Canal da Mancha (pirâmide invertida *abaixo*). **C.** Pirâmide de energia para o mesmo córrego exibido em **B**. (*Extraído do trabalho de E. P.*

Odum e H. T. Odum.)

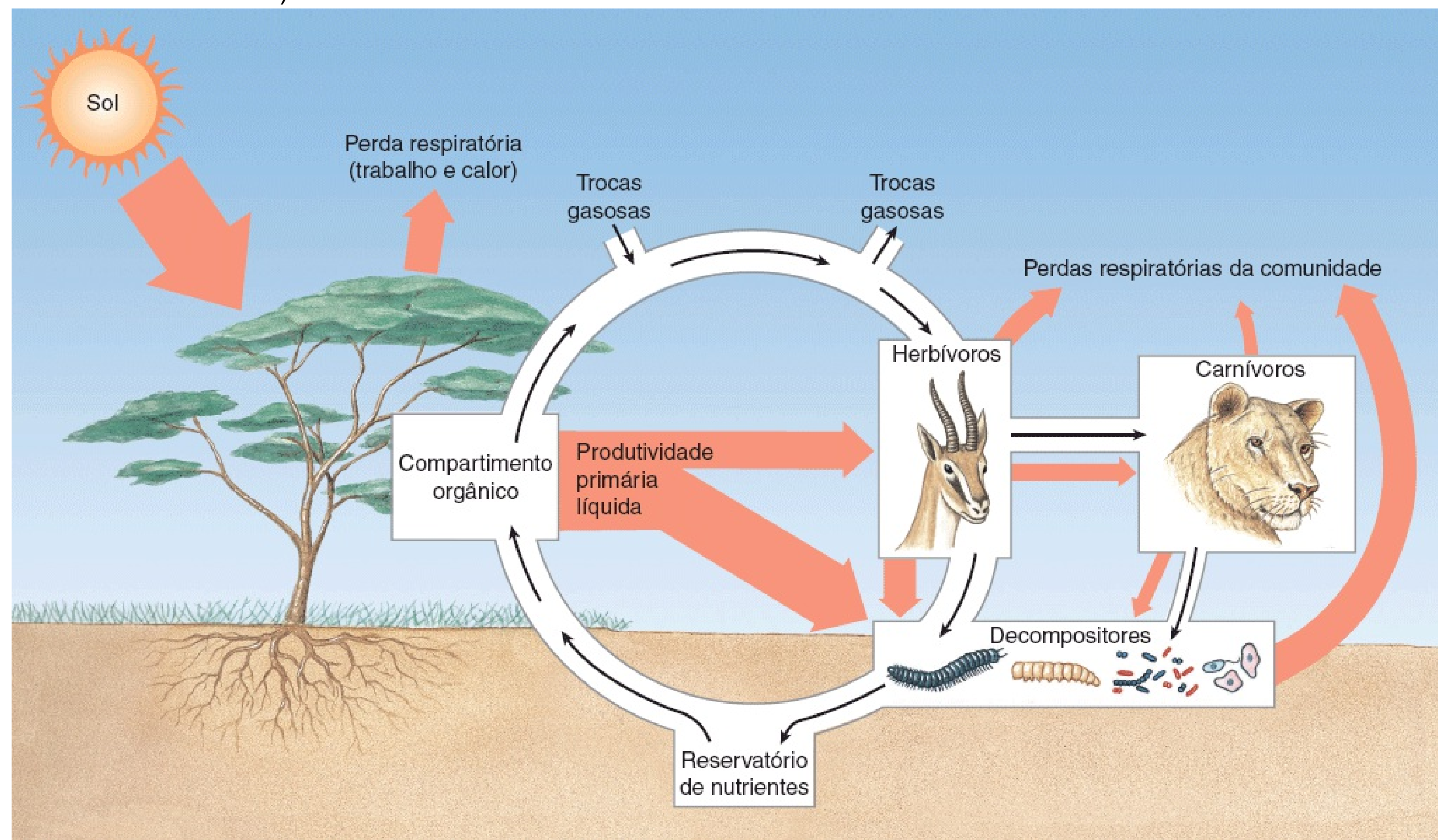


Figura 38.15 Ciclo de nutrientes e fluxo de energia em um ecossistema terrestre. Note que os nutrientes são reciclados enquanto o fluxo de energia (*em laranja*) é unidirecional.

EXTINÇÃO E BIODIVERSIDADE

A biodiversidade existe porque as taxas de especiação superam ligeiramente, em média, as taxas de extinção na história evolutiva da Terra. Cerca de 99% de todas as espécies que já viveram estão extintas. As taxas de especiação representam um processo contínuo de expansão geográfica das populações por dispersão seguida de fragmentação geográfica (Capítulo 37), responsável pela multiplicação de espécies. As taxas de especiação variam muito entre os táxons animais e as áreas geográficas: valores típicos estão entre 0,2 e 0,4 evento de especiação por espécie por milhão de anos, como medido para os gastrópodes marinhos do Cretáceo da costa atlântica. A duração média dessas espécies foi de 2 a 6 milhões de anos.

Na história evolutiva da Terra, as taxas de extinção exibem valores altos e baixos aleatoriamente. O paleontólogo David Raup analisou a ocorrência de picos de extinção dividindo os 600 milhões de anos[5] do registro fóssil marinho em intervalos sucessivos com duração de 1 milhão de anos. Então, calculou a porcentagem de espécies que sofreram extinção a cada período. As taxas de extinção de espécies nos 600 intervalos variaram de quase zero até 96%, com média ao redor de 25% (Figura 38.16A). Nós medimos a periodicidade da extinção perguntando quanto tempo devemos esperar, em média, por um pico de extinção que elimine no mínimo 30% das espécies presentes, ou talvez, 65%?" As respostas são mostradas pela "curva de mortalidade" de Raup (Figura 38.16B). Os eventos de extinção eliminando pelo menos 5% das espécies existentes ocorreram quase que continuamente ao longo do tempo geológico. Os eventos capazes de eliminar ao menos 30% das espécies viventes ocorreram a cada 10 milhões de anos, em média. Os eventos que exterminaram no mínimo 65% das espécies ocorreram, em média, a cada 100 milhões de anos. Estes são claramente qualificados como extinções em massa (Capítulo 6). A Figura 38.16A revela uma distribuição contínua das taxas de extinção, desde os valores mais altos até os mais baixos. As taxas de extinção intermediárias entre extinção em massa e extinção "de fundo" ocorrem primariamente na era Paleozoica com o contraste entre picos e vales de extinção mais acentuados no registro fóssil após a era Paleozoica. O contraste entre "extinção em massa" e extinção de fundo" permanece assim útil, apesar da continuidade aparente das taxas de extinção alta e baixa na análise de Raup.

Os estudos dos fósseis mostram que as espécies cuja abrangência geográfica é grande têm taxas de extinção médias menores que aquelas com distribuição geográfica restrita, embora as extinções em massa possam eliminar esse contraste. As espécies de gastrópodes do Cretáceo atlântico diferiam muito em abrangência geográfica, dependendo do modo de alimentação das larvas. Algumas espécies tinham larvas pelágicas planctófagas ("planctotróficas") que eram carregadas por longas distâncias pelas correntes oceânicas. Essas espécies mantinham grandes amplitudes geográficas, com médias de 2.000 km ao longo da costa atlântica. Outras espécies tinham larvas pesadas que se fixavam ao fundo do oceano como bentos, imediatamente após a eclosão. Essas espécies não planctotróficas tinham em média menos de 25% da amplitude geográfica de suas equivalentes planctotróficas. Uma espécie não planctotrófica é cerca de 3 vezes mais suscetível à extinção que as do outro grupo, mas a fragmentação espacial dessas populações duplica a chance de especiação das espécies não planctotróficas.

A vida sem o Sol

Por muitos anos, os ecólogos pensavam que os animais dependiam direta ou indiretamente da produção primária da energia solar. Porém, em 1977 e 1979, comunidades densas de animais foram descobertas vivendo no fundo do mar, próximas a fontes de água quente vinda de falhas (de Galápagos e do Pacífico Oriental), locais onde as placas tectônicas afastam-se lentamente. Essas comunidades (fotografia) incluem várias espécies de moluscos, alguns caranguejos, vermes poliquetas, enteropneustos e pogonóforos gigantes ou vermes siboglinídeos. Onde é aquecida por intrusões basálticas, a temperatura da água do mar adjacente às fontes é de 7 a 23°C, enquanto a água normal do entorno está a 2°C.

Os produtores nessas comunidades de fontes hidrotermais são bactérias quimioautotróficas que obtêm energia da oxidação do gás sulfídrico, abundante na água da fonte, e fixam gás carbônico sob a forma de carbono orgânico. Alguns animais das comunidades de fontes hidrotermais, como os moluscos bivalves, são filtradores que ingerem bactérias. Outros, como os pogonóforos tubícolas gigantes (Capítulo 17), que não têm boca e trato digestivo, abrigam colônias de bactérias simbiontes em seus tecidos e usam o carbono orgânico que elas fabricam.



Uma população de pogonóforos gigantes ou vermes siboglinídeos tubícolas em alta densidade, próxima à fonte hidrotermal da falha de Galápagos, fotografada a 2.800 m do submersível *Alvin*. Moluscos e caranguejos também são visíveis na imagem.

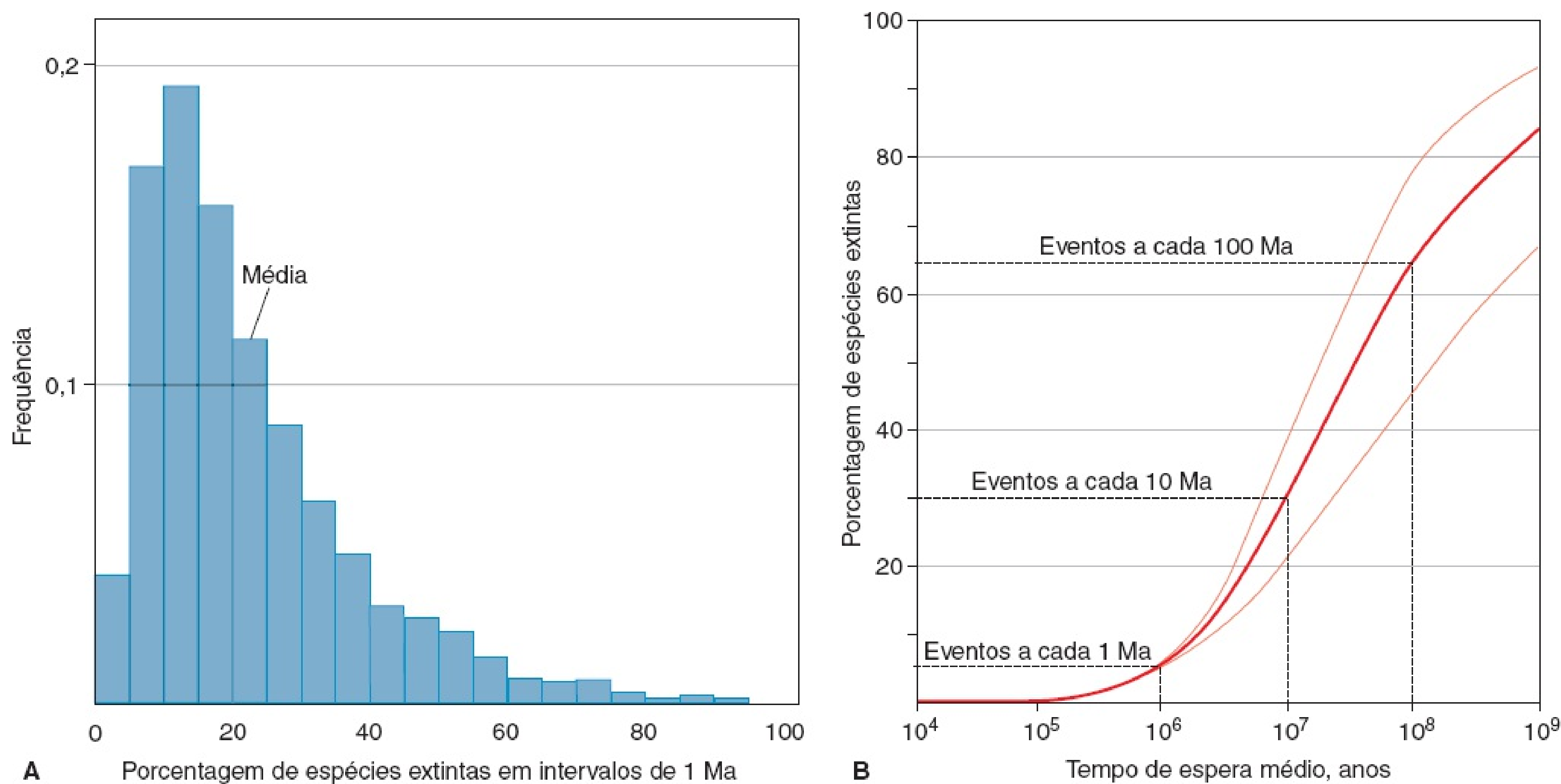


Figura 38.16 A. Variação na taxa de extinção para espécies no registro fóssil. Nessa análise, David Raup dividiu o registro fóssil em 600 intervalos consecutivos cada um com a duração de um milhão de anos (Ma), começando há 600 milhões de anos. A porcentagem de espécies extintas a cada intervalo foi calculada. Quase 20% dos intervalos tiveram taxas de extinção entre 10 e 15% (a barra mais alta do gráfico). A taxa média de extinção de espécies é de 25% por Ma e a duração média de uma espécie é de 4 Ma. **B.** "Curva de mortalidade" de espécies para os dados apresentados em **A**. Tempo de espera é o intervalo médio entre eventos, superior ou igual a uma dada intensidade de extinção. A curva de mortalidade indica uma distribuição casual de picos de extinção nos últimos 600 Ma. Se as taxas de extinção fossem distribuídas aleatoriamente ao longo do tempo, a curva de mortalidade seria indistinguível do eixo *x*. As curvas mais claras acima e abaixo da mais escura indicam o erro estatístico da medida. A curva real pode estar em qualquer lugar entre as mais claras, mas a linha escura fornece a estimativa mais provável. *Segundo David Raup (1995)*.

Um paradoxo da biodiversidade é que a **fragmentação do *habitat*** de uma espécie aumenta simultaneamente as taxas locais de extinção e de especiação. Os antílopes africanos mostrados na Figura 6.11 ilustram um contraste similar: nos últimos 6 milhões de anos, um grupo (*Alcelaphus*, *Damaliscus*, *Connochaetes*) passou por eventos múltiplos de especiação e extinção com sete espécies remanescentes, enquanto outra linhagem (os impalas) persistiu como uma única espécie (*Aepyceros melampus*) ao longo do mesmo período. Hoje, os impalas igualam-se em número de indivíduos vivos à soma das outras sete espécies. Esse contraste mostra que o aumento na diversidade de espécies evolui sob um risco de extinção maior para cada uma delas.

Os táxons mais elevados como ordens, famílias e gêneros (Capítulo 10) também obtêm alguma proteção contra extinção por possuírem amplitudes geográficas maiores. Raup aponta que táxons superiores com várias espécies coletivamente distribuídas em uma área geográfica maior são menos propensos a serem extintos. Quando tais extinções ocorrem, como para muitos táxons de dinossauros e amonites marinhos do fim do período Cretáceo (Quadro 38.1), condições catastróficas incomuns parecem ser responsáveis. O choque de um asteroide no fim do Cretáceo (Capítulo 6) parece ter causado a disseminação de queimadas, escuridão e frio extremos, seguidos de aquecimento intenso em um período curto. Todas essas condições estariam além da tolerância evolutiva de muitos táxons animais originalmente abundantes. Somente por acaso um táxon poderia conter espécies capazes de superar um desafio sem precedentes na história evolutiva do grupo.

Darwin explicou as extinções de táxons superiores pela competição interespecífica, mas os estudos paleontológicos atuais refutam essa ideia. O paleontólogo Michael Benton estima que menos de 15% das famílias extintas de tetrápodes podem

ter sido eliminadas pela competição com outras famílias. Os estudos ecológicos e de fósseis de ectoproctos demonstram que as espécies de uma ordem (Cheilostomatida) venceram as espécies de outra ordem (Tubuliporata) na competição ecológica ao recobrirem suas colônias por vários milhões de anos, sem que isso levasse à extinção dos Tubuliporata.

Frequentemente, o declínio ou a extinção de um dado táxon libera recursos para os quais outro táxon adapta-se após algum tempo, levando à proliferação evolutiva de espécies neste último grupo. Os recursos disponibilizados com a extinção de táxons de dinossauros ao fim do período Cretáceo são considerados importantes para a proliferação posterior da diversidade adaptativa das espécies de mamíferos na era Cenozoica (Capítulo 6).

Quadro 38.1 **Comparação entre níveis de extinção para os cinco maiores eventos de extinção em massa.***

Eventos de extinção	Tempo (Ma Atrás)	Porcentagem de extinção
Cretáceo	66	76
Triássico	200	76
Permiano	251	96
Devoniano	359	82
Ordoviciano	443	85

*Baseado em David Raup (1995), com as datas revisadas para essas extinções.

Os estudos fossilíferos de extinção ajudam-nos a situar as consequências de mudanças ecológicas para a biodiversidade em um contexto evolutivo. A fragmentação de populações, especialmente como verificada em ilhas (Capítulo 6), produz localmente taxas altas de formação e de endemismo de espécies (Capítulo 10), mas essas novas espécies são predispostas à extinção devido à sua distribuição geográfica restrita. Cerca de 50% de todas as áreas do mundo que contêm ao menos duas espécies endêmicas de aves são insulares, embora as ilhas formem menos de 10% dos *habitats* terrestres do planeta. As espécies insulares são particularmente propensas à destruição pela introdução de espécies exóticas invasoras. Por exemplo, os caramujos terrícolas do gênero *Partula*, da ilha de Moorea, no Taiti, eram um sistema de estudo importante para especiação em ilhas até que a introdução de caramujos exóticos desalojasse essas espécies nativas. Os *habitats* continentais como as florestas são fragmentados em ilhas virtuais quando o desmatamento elimina áreas extensas de *habitat* e quando espécies introduzidas invadem essas áreas. Como as regiões tropicais têm níveis elevados de endemismo, a fragmentação antropogênica desses ambientes predispõe à extinção de espécies.

Um dos principais desafios à conservação dos animais é a obtenção de um inventário da diversidade de espécies da Terra. As estimativas do número total de espécies do globo situam-se tipicamente na faixa de 10 milhões, mas o número real pode ser 10 vezes maior. Os taxonomistas fazem essas estimativas calculando razões entre os números de espécies descritas e não descritas em uma amostra de uma região geográfica, baseando-se na taxa de descrição de espécies ao longo do tempo e julgando a precisão das medidas de diversidade em vários táxons. As estimativas atuais da diversidade de espécies são menos satisfatórias para os microrganismos. A imprecisão dessas estimativas reflete problemas práticos e conceituais. Um levantamento geográfico minucioso da variação genética das populações naturais requer análises genético-moleculares dispendiosas (ver Capítulo 6) e é crítico para aplicação de qualquer conceito de espécie estabelecido (ver Capítulo 10). Essa análise é plausível apenas para táxons com número relativamente pequeno de indivíduos grandes, como aqueles no topo da cadeia alimentar ou da pirâmide ecológica. Os besouros e nematódeos constituem-se em dois táxons com grande número de organismos pequenos, o que dificulta a expectativa por um levantamento taxonômico abrangente. Mesmo com dados

apropriados em mãos, visões discrepantes sobre o que deve constituir uma espécie (discutidas no Capítulo 10) impedem o cômputo preciso do número de espécies. Esses conflitos podem ser particularmente intensos em grupos de animais que não têm um modo de reprodução bissexual simples. Obviamente, os esforços conservacionistas não podem aguardar um inventário minucioso de todas as populações animais. A manutenção de ecossistemas diversos, como identificado no Capítulo 37, é prioritária para prevenirmos uma extinção de espécies disseminada.

Espera-se que o impacto humano sobre os ambientes naturais não seja igualado às cinco grandes extinções em massa do Quadro 38.1. A atividade humana nitidamente resultou em um grande número de espécies extintas, e devemos evitar que os tempos atuais situem-se na parte mais alta da curva de mortalidade de Raup (Figura 38.16B). Entretanto, estudos evolutivos sugerem que os táxons superiores distribuídos amplamente têm probabilidade menor de serem extintos, mesmo durante episódios de extinção maciça. Na ausência de um inventário da diversidade de espécies animais, devemos impedir a criação de condições que possam destruir qualquer táxon superior específico seletivamente.

Resumo

A ecologia é o estudo das relações entre os organismos e seus ambientes que explica a distribuição e a abundância das espécies na Terra. O espaço físico que contém o ambiente de um animal é seu *habitat*. No *habitat*, há condições físicas e biológicas satisfatórias para a sobrevivência e a reprodução, as quais constituem o nicho de um animal, população ou espécie.

As populações animais são compostas por demes, com membros que cruzam entre si e partilham um conjunto genético. As coortes de animais têm padrões característicos de sobrevivência que representam demandas conflitantes entre cuidado parental e número de filhotes. As populações animais que consistem em coortes superpostas têm uma estrutura etária que indica se elas estão crescendo, declinando ou em equilíbrio.

Na natureza, todas as espécies têm uma taxa intrínseca de aumento que, potencialmente, permite o crescimento exponencial. A população humana está crescendo exponencialmente em uma taxa de 1,23% ao ano, e é esperado que atinja 6,4 a 8 bilhões até o ano de 2040. O crescimento populacional pode ser regulado intrinsecamente – pela capacidade de suporte do ambiente – ou extrinsecamente – por predadores, parasitas ou pela competição entre espécies por um recurso limitante. Os fatores abióticos independentes da densidade podem limitar o crescimento populacional, sem efetivamente regulá-lo.

A comunidade consiste no conjunto de populações que interagem por meio de competição, predação, parasitismo, comensalismo e mutualismo. Essas relações resultam na coevolução entre as populações. As guildas de espécies evitam a exclusão competitiva com o deslocamento de caracteres, que consiste na especialização morfológica para a partição de recursos limitados. Os predadores-chave são aqueles que controlam a estrutura da comunidade e reduzem a competição entre as presas, aumentando a diversidade de espécies. Os parasitos e seus hospedeiros desenvolvem evolutivamente uma relação benigna que permite sua coexistência.

Os ecossistemas consistem em comunidades e seus ambientes abióticos. Os animais ocupam os níveis tróficos de consumidores herbívoros e carnívoros no ecossistema. Todos os organismos têm um balanço energético que inclui a produtividade bruta, a produtividade líquida e a respiração. Para os animais, a respiração envolve cerca de 90% desse montante. Portanto, a transferência de energia de um nível trófico para outro não ultrapassa 10%, o que, por sua vez, limita o número de níveis tróficos em um ecossistema. As pirâmides ecológicas indicam como a produtividade decresce nos níveis tróficos sucessivamente mais altos das teias alimentares.

A produtividade do ecossistema é descrita medindo-se os ciclos de matéria e fluxos de energia nos ecossistemas. Toda a energia é dissipada como calor, mas os nutrientes e outros materiais – incluindo os pesticidas – são reciclados. Nenhum ecossistema é fechado, pois todos dependem de trocas de energia e matéria com fontes externas.

A biodiversidade existe porque as taxas de especiação superam ligeiramente as taxas de extinção na história evolutiva da Terra. Aproximadamente 99% de todas as espécies que já viveram estão extintas. As taxas de extinção no passado geológico são altamente episódicas, com a extinção de espécies variando de quase zero a 96%. As espécies com distribuição geográfica ampla têm taxas médias de extinção menores que as espécies com distribuição restrita; tal relação também é válida para os táxons superiores. Os estudos paleontológicos de extinção fornecem perspectivas importantes para a avaliação de consequências evolutivas potenciais da extinção de espécies mediada pelo homem.

Questões de revisão

1. O termo "ecologia" é derivado do grego, significando "casa" ou "lugar para viver". Entretanto, como usado pelos cientistas, o termo "ecologia" não é o mesmo que "ambiente". Como esses termos diferem?
2. Diferencie os conceitos de ecossistema, comunidade e população.
3. Qual é a diferença entre *habitat* e ambiente?
4. Defina o conceito de nicho. Como o "nicho efetivo" de uma população difere de seu "nicho fundamental"? Como o conceito de nicho difere do conceito de guilda?
5. Populações de animais de vida independente (unitários) têm estrutura etária, razão sexual e taxa de crescimento características. Porém, essas propriedades são difíceis de medir em animais modulares. Por quê?
6. Explique qual das três curvas de sobrevivência da Figura 38.2 tem o melhor ajuste para: (a) uma população cuja mortalidade como proporção dos sobreviventes é constante; (b) uma população com mortalidade precoce baixa e a maioria dos indivíduos atingindo idades avançadas; (c) uma população com mortalidade precoce alta, mas com os sobreviventes atingindo idades avançadas. Dê exemplos reais para cada padrão de sobrevivência.
7. Compare os crescimentos exponencial e logístico de uma população. Sob que condições você pode esperar uma população com crescimento exponencial? Por que o crescimento exponencial não pode perpetuar-se?
8. O crescimento de uma população pode ser retardado por mecanismos dependentes da densidade ou independentes da densidade. Defina e compare esses dois mecanismos. Dê exemplos de como o crescimento da população humana pode ser limitado por esses agentes.
9. A herbivoria é benéfica para o animal (+), mas prejudicial para a planta que ele come (–). Quais são algumas das interações + – entre populações animais? Qual é a diferença entre comensalismo e mutualismo?
10. Explique como o deslocamento de caracteres pode reduzir a competição entre espécies coexistentes.
11. Defina predação. Como a relação predador-presa difere da relação parasito-hospedeiro? Por que o predador não pode dar-se ao luxo de vencer a corrida evolutiva entre predador e presa?
12. O mimetismo de vespas-jaqueta-amarela por mariposas-de-asa-transparente é um exemplo de uma espécie inofensiva semelhante a uma nociva. Qual é a vantagem desse tipo de mimetismo para a mariposa? Qual é a vantagem para uma espécie nociva mimetizar outra espécie nociva?
13. Espécie-chave é aquela cuja remoção de uma comunidade causa a extinção de outras espécies. Como ocorre essa extinção?
14. O que é um nível trófico e qual sua relação com uma teia alimentar?
15. Defina produtividade da maneira como o termo é usado em ecologia. O que é um produtor primário? Qual é a diferença entre produtividade bruta, produtividade líquida e respiração? Como a produtividade líquida está relacionada com a biomassa (biomassa "em pé")?
16. O que é uma cadeia alimentar? Como uma cadeia alimentar difere de uma teia alimentar?
17. Que condições produzem uma pirâmide de biomassa invertida na qual os consumidores têm biomassa maior que os produtores? Você pode dar um exemplo de uma pirâmide de *números* invertida na qual haja mais herbívoros do que plantas de que eles se alimentem?
18. A pirâmide de energia é usada como exemplo da segunda lei da termodinâmica (Capítulo 1). Por quê?
19. As comunidades animais ao redor das fontes hidrotermais aparentam ser totalmente independentes da luz solar. Como essa existência é possível?
20. O que os estudos paleontológicos mostram sobre a relação entre a distribuição geográfica de uma espécie e sua probabilidade de especiação ou extinção? Como essa relação representa um paradoxo para a biodiversidade?

    Para aprofundar seu raciocínio. Os processos naturais de formação e extinção de espécies emergem em uma escala temporal de milhões de anos, enquanto as extinções mediadas pelos seres humanos são medidas em uma escala de anos a décadas. Como essa discrepância complica nossos esforços para conservar a biodiversidade?

Referências selecionadas

Benton, M. J. 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. In Jablonski, D., H. Erwin, and J. H. Lipps (eds.), Evolutionary paleobiology, pp. 185-210. Chicago, University of Chicago Press. *Mostra que a*

competição ecológica não explica a extinção das famílias taxonômicas de tetrápodes.

Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago, University of Chicago Press. *Uma abordagem criteriosa dos conceitos de nicho na ecologia da comunidade.*

Krebs, C. J. 2009. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance, ed. 6. San Francisco, Benjamin-Cummings. *Tratamento importante da ecologia populacional.*

Levin, S. A. (ed.). 2009. The Princeton Guide to Ecology. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Uma análise abrangente dos tópicos ecológicos com contribuições de muitas autoridades.*

Molles, M. C., Jr. 2010. Ecology: concepts and applications, ed. 5. New York, McGraw-Hill. *Um levantamento conciso e bem-ilustrado da ecologia.*

Pianka, E. R. 2000. Evolutionary ecology, ed. 6. San Francisco, Benjamin-Cummings. *Uma introdução à ecologia escrita de uma perspectiva evolutiva.*

Raup, D. M. 1995. The role of extinction in evolution. In W. M. Fitch and F. J. Ayala (eds.), Tempo and mode in evolution, pp. 109-124. Washington, D.C., National Academy Press. *Perspectivas de um paleontólogo sobre extinção e biodiversidade.*

Ricklefs, R. E., and G. L. Miller. 2000. Ecology. New York, W. H. Freeman. *Um texto de ecologia geral claramente descrito e bem ilustrado.*

Sax, D. F., J. J. Stachowicz, and S. D. Gaines. 2005. Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *A definição de espécies exóticas em uma área pode revelar as propriedades do ecossistema e a estruturação de comunidades ecológicas.*

Sibly, R. M., J. Hone, and T. H. Clutton-Brock. 2003. Wildlife population growth rates. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Contribuições de muitos ecólogos ilustram métodos diversos para medir os crescimentos das populações naturais.*

Sinclair, A. R. R., J. M. Gosline, G. Holdsworth, C. J. Krebs, S. Boutin, J. N. M. Smith, R. Boonstra, and M. Dale. 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from tree rings and ice cores. American Naturalist **141:**173-198. *Um exemplo de como uma variável climática global pode influenciar a sincronização de um ciclo predador-presa dependente da densidade*.

Smil, V. 1997. Global population and the nitrogen cycle. Sci. Am. **277:**78-81 (July). *O crescimento repentino da população humana mundial no século 20 apresenta paralelismo com o consumo global de fertilizantes ricos em nitrogênio produzidos sinteticamente dos quais os humanos agora dependem fortemente para produção de alimentos, mas há consequências adversas para o ambiente.*

Smith, T. M., and R. L. Smith. 2012. Elements of ecology, ed. 8. San Francisco, Benjamin-Cummings. *Texto ecológico geral bem ilustrado e claramente escrito.*

*N.R.T.: Segundo o escritório de Censo dos EUA, com base em dados internacionais, prevê-se uma população mundial de 9 bilhões para 2040.

[1]Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology **42:**710-723.

[2]Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monograph **37:**317-350.

[3]MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology **39:**599-619.

[4]Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. American Naturalist **103:**91-93.

[5]Após a análise de Raup, a idade estimada do registro fóssil da era Farenozoica (ver contracapa) foi reduzida de 600 milhões de anos para 542 milhões de anos. Essa revisão não deve alterar as principais conclusões da análise de Raup, mas os números não são mais consistentes com a data geológica. Ao descrever os resultados de Raup, continuamos a nos referir ao dado de 600 milhões de anos usado nessas análises, embora empregando as novas estimativas no restante deste livro.

Glossário

Este glossário relaciona as definições e origem dos mais importantes e recorrentes termos técnicos, unidades e nomes (excluindo táxons) usados no texto.

A

abdome. Porção do corpo de um vertebrado entre o tórax (peito) e a pélvis; porção do corpo de um artrópode posterior ao tórax ou cefalotórax.

abertura (do latim *apertura*, de *aperire* = abrir). Orifício; o orifício na primeira espira de uma concha de gastrópode.

abiótico (do grego *a* = sem + *biōtos* = vida). Caracterizado pela ausência de vida.

abomaso (do latim *ab* = de + *omasum* = bolsa). Quarta e última câmara do estômago dos mamíferos ruminantes.

aboral (do latim *ab* = de + *os* = boca). Em um animal, região que se situa em posição oposta à boca.

abscesso (do latim *abscessus* = partindo). Células mortas e tecido fluido, confinados em uma área localizada, que causam inchaço.

absorver. Refere-se à aquisição de nutrientes, a partir do sangue, que passam através de poros para células ou tecidos.

acantódios (do grego *akantha* = espinhoso, cheio de espinhos). Um grupo primitivo de peixes com maxilas, caracterizados por um espinho grande nas nadadeiras, conhecido do Siluriano Inferior ao Permiano Inferior.

acântor (do grego *akantha* = espinho + *or*). Primeira forma larval dos acantocéfalos no hospedeiro intermediário.

acasalamento harmonioso positivo. Tendência de indivíduos de uma população de acasalar-se com outros que se assemelham a eles por uma ou mais características.

acelomado (do grego *a* = não + *koilōma* = cavidade). Desprovido de celoma, como os vermes platelmintos ou nemertinos.

acetilcoenzima A (= acetil-CoA). Uma molécula, formada na mitocôndria durante a respiração celular, por meio da qual os produtos da glicólise entram no ciclo do ácido cítrico para posterior oxidação; também um precursor químico para a síntese do neurotransmissor acetilcolina.

acetilcolina. Um neurotransmissor químico do sistema nervoso animal.

acetilcolinesterase. Enzima que degrada o neurotransmissor acetilcolina e, em consequência, limita a transmissão do sinal através das sinapses neurais e junções neuromusculares.

ácido. Molécula que se dissocia em solução, para produzir um íon hidrogênio (H^+).

ácido desoxirribonucleico (DNA). Material genético de todos os organismos, organizado caracteristicamente em sequências lineares de genes.

ácido graxo. Qualquer um dos vários ácidos orgânicos saturados que apresentam a fórmula geral $C_nH_{2n}O_2$ ou moléculas insaturadas nas quais o número de átomos de hidrogênio é menor do que 2n; ocorre nas gorduras naturais de animais e vegetais.

ácido graxo insaturado. Subunidade das moléculas de gordura que contém um grupo carboxila e uma cadeia de carbono na qual dois ou mais carbonos estão unidos por ligações duplas e são, portanto, capazes de formar ligações adicionais com outros átomos, como o hidrogênio.

ácido graxo saturado. Subunidade de gorduras que contém um grupo carboxila e uma cadeia de carbono, na qual todos os carbonos são unidos por ligações simples e cada carbono da cadeia é ligado a dois átomos de hidrogênio.

ácido nucleico (do latim *nucleus* = núcleo). Uma das classes de moléculas compostas por nucleotídios ligados; tipos principais são: ácidos desoxirribonucleicos (DNA), encontrados no núcleo celular (cromossomos) e mitocôndria, e ácido ribonucleico (RNA), encontrado tanto no núcleo celular (cromossomos e nucléolo) como em ribossomos citoplasmáticos.

ácido ribonucleico (RNA). Polímero linear de nucleotídios que contém um açúcar ribose, muitas vezes dobrado para formar estruturas espaciais complexas, estabilizadas por pontes de hidrogênio entre bases de nucleotídios não adjacentes. O RNA funciona na expressão gênica e síntese proteica em todas as formas vivas, e há a considerar a hipótese de ele ter sido a base da vida pré-celular.

ácino (do latim *acinus* = uva). Pequeno lobo de uma glândula composta, ou uma cavidade em forma de saco na extremidade de um ducto.

aclimatação (do latim *ad* = para + do grego *klima* = clima). Adaptação fisiológica gradual de um organismo em resposta a

mudanças ambientais relativamente extremas.

acôncio (do grego *akontion* = flecha, dardo). Estrutura filiforme que apresenta nematocistos, localizada no mesentério da anêmona-do-mar.

acoplamento. Ligação de um aminoácido à sua molécula de RNAt particular, catalisada pela RNAt-sintetase, durante a síntese de proteínas.

acrocêntrico (do grego *akros* = extremidade + *kentron* = centro). Cromossomo com o centrômero próximo à extremidade.

ácron (do grego *akron* = pico de montanha, do grego *akros* = extremidade). Região pré-oral de um inseto.

acrossomo. Organela contendo enzimas digestivas e situada na cabeça do espermatozoide, o que lhe possibilita penetrar a membrana celular de um óvulo para a fecundação.

actina (do grego *aktis* = raio). Proteína que faz parte do citoesqueleto e é encontrada em todas as células envolvidas nos processos de endocitose e exocitose. Nos tecidos contráteis, forma finos filamentos das células musculares estriadas.

actinotroca (do grego *aktis* = raio, suporte + *trochos* = gira). Forma larval dos Phoronida.

açúcar. Subunidade fundamental dos carboidratos, a qual contém carbono, hidrogênio e oxigênio em uma razão usual de 1:2:1, respectivamente. Dois açúcares (desoxirribose e ribose) formam parte da estrutura de nucleotídios dos ácidos nucleicos.

adaptação (do latim *adaptatus* = adaptado). Estrutura anatômica, processo fisiológico ou comportamento peculiar que evoluíram por seleção natural e aperfeiçoam a habilidade do organismo para sobreviver e deixar descendentes; contrasta-se com **exaptação**.

adenina (do grego *adēn* = glândula + *ine* = sufixo). Uma base purina; componente de nucleotídios e ácidos nucleicos.

adipocina. Uma **citocina**, hormônio peptídico, secretada pelo tecido adiposo branco.

adiposo (do latim *adeps* = gordura). Tecido adiposo; gorduroso.

adsorção (do latim *ad* = para + *sorbeo* = absorver). Adesão de moléculas a corpos sólidos.

adulto. Estágio no ciclo de vida de um animal a partir do início da obtenção da maturidade reprodutiva até a morte.

adutor (do latim *ad* = para + *ducere* = conduzir). Músculo que puxa uma parte em direção ao eixo mediano, ou um músculo que aproxima as duas valvas da concha de um molusco.

aeróbica (do grego *aēr* = ar + *bios* = vida). Forma de respiração dependente de oxigênio.

aeróbio. Um organismo que utiliza oxigênio para a respiração.

aferente (do latim *ad* = para + *ferre* = carregar). Adjetivo que significa aquele que conduz ou carrega em direção a algum órgão; por exemplo, os nervos que conduzem impulsos em direção ao encéfalo, ou vasos sanguíneos que levam sangue aos órgãos; oposto a **eferente**.

aglutinação. Agrupamento de eritrócitos, como ocorre quando sangues incompatíveis se misturam.

agnato (do grego *a* = sem + *gnathos* = maxila). Um peixe sem maxilas, da parafilética superclasse Agnatha do filo Chordata.

agranulócito. Célula sanguínea branca sem a presença de grânulos no seu citoplasma; inclui linfócitos e monócitos.

agressão (do latim *agressus* = ataque). Ação ou comportamento ofensivo.

alado (do latim *alatus* = asa). Com asas.

alantoide (do grego *allas* = tripa + *eidos* = forma). Uma das membranas embrionárias dos amniotas que funciona na respiração e na excreção em aves e demais répteis, além de ter papel importante no desenvolvimento da placenta na maioria dos mamíferos.

albumina (do latim *albumen* = clara do ovo). Algumas proteínas simples, de uma grande classe de proteínas, que são importantes constituintes do plasma sanguíneo dos vertebrados, fluidos do corpo, bem como do leite, da clara dos ovos e de outras substâncias animais.

aldosterona. Hormônio que induz os rins a absorver sódio e água, bem como a liberar potássio, aumentando o volume e a pressão sanguíneos.

alelo (do grego *allēlōn* = de um a outro). Forma alternativa do código genético para a mesma característica e situado no mesmo loco em cromossomos homólogos.

alergia. Desordem adquirida pelo sistema imunológico na qual uma substância do ambiente (alergênio), normalmente

inofensiva, causa uma resposta inflamatória extrema.

alfa-hélice (do grego *alpha* = primeiro + do latim *helix* = espiral). Arranjo espiral da molécula de DNA genético; arranjo regular espiralado da cadeia de polipeptídios nas proteínas; estrutura secundária das proteínas.

algas coralinas. Algas que precipitam carbonato de cálcio nos seus tecidos; contribuintes expressivos da massa dos recifes de coral.

alimentar (do latim *alimentum* = comida, alimento). Relacionado com nutrição ou alimentação.

alometria (do grego *allos* = outro + *metry* = medida). Crescimento relativo de uma parte em relação a todo o organismo.

alopátrico (do grego *allos* = outro + *patra* = pátria). Em regiões geográficas separadas e mutuamente exclusivas.

alta tensão superficial. Significa uma elevada pressão necessária para quebrar a superfície da água líquida, quando comparada a todos os outros líquidos, exceto o mercúrio.

alto calor de vaporização. Significa uma grande quantidade de energia que é necessária para converter água líquida, a 100°C, à fase gasosa (mais de 500 quilocalorias por grama).

altricial (do latim *altrices* = nutridores). Refere-se aos animais jovens (especialmente aves); os ninhegos eclodem em condição imatura e dependente.

altruísmo recíproco. Evolução de um repertório comportamental no qual um organismo realiza comportamentos que beneficiam outros membros da população, possivelmente com seu próprio risco ampliado, uma vez que tais comportamentos são retribuídos pelos indivíduos que receberam seus benefícios.

álula (do latim, diminutivo de *ala* = asa). O primeiro dedo, ou polegar, da asa de uma ave, muito reduzido em tamanho.

alvéolo (do latim, diminutivo de *alveus* = cavidade, buraco). Uma pequena cavidade ou fossa, à semelhança de um microscópico compartimento aéreo dos pulmões, a parte terminal de uma glândula alveolar, ou a cavidade óssea onde se implanta um dente. Sacos membranosos sob a membrana plasmática de certos protozoários.

ambulacros (do latim *ambulare* = caminhar). Sulcos radiais dos equinodermos, nos quais os pés ambulacrais do sistema hidrovascular projetam-se para fora.

amensalismo. Interação competitiva assimétrica entre duas espécies, em uma comunidade ecológica, na qual é afetada apenas uma das espécies.

amíctica (do grego *a* = sem + *miktos* = misto ou misturado). Relativo à fêmea dos rotíferos, a qual produz apenas óvulos diploides que não podem ser fecundados, ou aos ovos produzidos por tais fêmeas. Contrasta com **míctico**.

amilase (do latim *amylum* = amido + *ase* = sufixo que significa enzima). Enzima que quebra o amido em unidades menores.

aminoácido (amina = um composto orgânico). Um ácido orgânico com um grupo amina ($-NH_2$). Uma subunidade fundamental de proteínas e peptídios.

amitose (do grego *a* = não + *mitos* = filamento). Forma de divisão celular na qual o núcleo e o citoplasma se dividem sem formação de fuso nem condensação dos cromossomos.

âmnio (do grego *amnion* = membrana em torno do feto). Membrana embrionária mais interna que forma uma bolsa cheia de fluido em torno do embrião dos amniotas.

amniocentese (do grego *amnion* = membrana em torno do feto + *centes* = puncionar). Procedimento para retirar uma amostra de fluido que circunda o embrião em desenvolvimento para exame dos cromossomos das células embrionárias e outros testes.

amniota. Que apresenta âmnio; como substantivo, um animal que desenvolve o âmnio na vida embrionária (répteis, aves e mamíferos).

amocetes (do grego *ammo* = areia + *coet* = leito). Estágio larval filtrador de alimento das lampreias.

amplexo (do latim *amplexus* = abraço). O abraço de cópula dos sapos e rãs, quando então o macho fertiliza os ovos à medida que eles deixam o corpo da fêmea.

ampola (do latim *ampulla* = frasco). Vesícula membranosa; dilatação em uma das extremidades de cada canal semicircular que contém epitélio sensorial; vesícula muscular situada acima dos pés ambulacrais no sistema hidrovascular dos equinodermos.

anabolismo (do grego *ana* = para cima, ascendente + *bol* = empurrar, atirar, lançar, arremessar + *ism* = sufixo que significa estado da condição). Metabolismo construtivo.

anádromo (do grego *anadromos* = correr para cima). Refere-se aos peixes que migram riacho acima, a partir do oceano, para desovar.

anaeróbico (do grego *an* = não + *aēr* = ar + *bios* = vida). Não dependente de oxigênio para a respiração.

anafilática (do grego *ana* = para cima + *phylax* = defesa). Reação sistêmica (de todo o corpo) imediata à hipersensibilidade.

analogia (do latim *analogus* = relação). Similaridade de função, mas não de origem.

anamniota. Vertebrado que não apresenta a membrana amniótica que envolve o embrião. Inclui peixes e anfíbios.

anápsido (do grego *an* = sem + *apsis* = arco). Amniotas extintos nos quais o crânio não apresenta aberturas temporais.

anastomose (do grego *ana* = outra vez + *stoma* = boca). União de dois ou mais vasos sanguíneos, fibras ou outras estruturas para formar uma rede ramificada.

ancestral. Significa o estado de um caráter, inferido como presente na população ancestral comum mais recente de um grupo de organismos.

ancéstrula (do neolatim *ancestor*). Primeiro indivíduo (zooide) de uma colônia de briozoários que se origina a partir da metamorfose de uma larva livre-natante (nas formas marinhas) ou de um estatoblasto (nas formas de água doce).

androgênio (do grego *anēr*, *andros* = homem + *genēs* = nascer). Qualquer um dos hormônios sexuais masculinos do grupo dos esteroides.

anemia falciforme. Condição de indivíduos homozigotos para a hemoglobina-S (HbS) que provoca o colapso das células sanguíneas vermelhas (tornando-se torcidas em forma de foice), em condições de falta de oxigênio.

aneuploidia (do grego *an* = sem, não + *eu* = bom, verdadeiro + *ploid* = múltiplo de). Perda ou ganho de um cromossomo; as células do organismo têm menor número de cromossomos que o normal, ou um cromossomo extra, como, por exemplo, a trissomia 21 (síndrome de Down).

anfiblástula (do grego *amphi* = dos dois lados + *blastos* = germe + do latim *ula* = pequeno). Estágio larval livre-natante de certas esponjas marinhas; semelhante à blástula, mas com células flageladas apenas no polo animal; aquelas do polo vegetativo não são flageladas.

anfídeo (do grego *amphidea* = algo que salta em torno). Cada unidade do par de órgãos sensoriais anteriores de certos nematódeos.

anfifílico (Do grego *amphi* = dos dois lados + *philia* = afinidade, atração). Sinônimo de **anfipático**.

anfipática (do grego *amphi* = dos dois lados + *pathos* = sofrimento, paixão). Adjetivo para descrever uma molécula com uma parte solúvel em água (polar) e outra insolúvel (não polar). Tais compostos têm a tendência natural de agregar-se em membranas semipermeáveis.

angiotensina (do grego *angeion* = vaso + do latim *tensio* = esticar). Proteína sanguínea formada a partir da interação da renina com uma proteína do fígado, angiotensinogênio, que causa aumento da pressão sanguínea e estimula a liberação de aldosterona e ADH.

Angstrom (de Ångström, físico sueco). Unidade de um décimo milionésimo de milímetro (um décimo centésimo de um micrômetro); ele é representado pelo símbolo Å.

anidrase (do grego *an* = não + *hydōr* = água + *ase* = sufixo de enzima). Enzima envolvida na remoção de água de um composto. A anidrase carbônica promove a conversão do ácido carbônico em água e dióxido de carbono.

anisogametas (do grego *anisos* = desigual + *gametēs* = esposa). Gametas de uma espécie que diferem quanto à forma ou tamanho.

antena (do latim = mastro). Apêndice sensorial situado na cabeça dos artrópodes, ou o segundo dos dois pares de tais estruturas nos crustáceos.

anterior (do latim, comparativo de *ante* = antes). A extremidade da cabeça de um organismo ou (como adjetivo) em direção à extremidade.

anticódon. Uma sequência de três nucleotídios do RNA de transferência que é complementar a um códon do RNA mensageiro.

anticorpos. Proteínas (imunoglobulinas) na superfície das células e dissolvidas no sangue ou fluidos teciduais, capazes de se ligarem aos antígenos que estimularam sua produção. A formação de complexos antígeno-anticorpos imobiliza os organismos invasores (**opsonização**), que assim podem ser reconhecidos e removidos do complexo por fagocitose.

antígeno. Qualquer substância capaz de estimular uma resposta imunológica, mais frequentemente uma proteína.

antiparalela. Os filamentos pareados, na dupla-hélice de DNA, são orientados de tal modo que a terminação 3′ de um filamento é oposta à terminação 5′ do outro.

antracossauro (do grego *anthrax* = carvão, carbono + *sauros* = lagarto). Grupo de tetrápodes labirintodontes da Era Paleozoica.

antropoide (do grego *anthrōpos* = homem + *eidos* = forma). Semelhante aos humanos: especialmente os grandes primatas.

ânulo (do latim = anel). Toda estrutura em forma de anel, tal como os anéis superficiais das sanguessugas.

aparelho justaglomerular (do latim *juxta* = próximo a + *glomus* = esfera, bola). Complexo de três tipos de células sensoriais formadas a partir da especialização da arteríola aferente (células granulares), de glomérulos (células mesangiais) e do túbulo distal (células da mácula densa) e localizado adjacente ao glomérulo, onde tais regiões do néfron estão em íntima aposição. As células granulares desse aparelho produzem a enzima renina.

apendicular (do latim *ad* = para + *pendere* = segurar). Pertencente aos apêndices; pertencente ao apêndice vermiforme.

ápice (do latim = ponta). O ponto mais alto ou mais acima; a extremidade inferior do coração. Adj., **apical**.

apócrina (do grego *apo* = fora + *krinein* = separar). Aplica-se a um tipo de glândula sudorípara de mamíferos que produz uma secreção viscosa pela eliminação de parte do citoplasma das células secretoras.

apódema. Uma protrusão no interior da cutícula de certos artrópodes (insetos e crustáceos) à qual se fixam os músculos.

apópila (do grego *apo* = longe de + *pylē* = porta). Abertura do canal radial na espongiocele das esponjas.

apoptose (do grego *apo-* = prefixo que significa longe de + *ptōsis* = morrendo). Morte celular geneticamente determinada, ou morte celular “programada”.

aposemática. Uma condição conspícua que serve como advertência: por exemplo, as cores brilhantes das asas de uma borboleta-monarca advertem potenciais predadores de que a borboleta tem gosto desagradável.

aptidão darwiniana. Grau de adequação a determinado ambiente. Aptidão genética é a contribuição relativa de um genótipo particular, dada pelos organismos às gerações seguintes; organismos com alta aptidão genética são selecionados naturalmente, e suas características genéticas tornam-se dominantes na população.

aptidão darwiniana relativa. Comparação de dois ou mais genótipos diferentes com os números médios de descendentes produzidos por indivíduo em uma população. A aptidão darwiniana relativa pode ser designada analiticamente para alelos individuais, com base em medidas de genótipos diploides alternativos.

aptidão inclusiva. Modificação do conceito genético de aptidão para incluir não apenas os números médios de descendentes produzidos por organismos de um genótipo particular, mas também o efeito dos atos desses organismos para o rendimento reprodutivo de seus parentes próximos. Desde que parentes próximos tenham genes que sejam idênticos por descendência, um organismo que deixa de se reproduzir para aumentar o sucesso reprodutivo de numerosos parentes próximos contribui, entretanto, com cópias de seus genes para as gerações futuras; desse modo, um organismo pode ter aptidão inclusiva alta apesar de aptidão darwiniana nula.

aquaporinas. Poros ou canais de água compostos de proteínas transmembrana que permitem deslocamento de água através da membrana plasmática. Eles podem permanecer abertos permanentemente ou abrir ou fechar mediante um sinal específico.

arborícola (do latim *arbor* = árvore). Que vive nas árvores.

arcossauro (do grego *archōn* = domínio + *sauros* = lagarto). Clado de vertebrados diápsidos que inclui as aves atuais e os crocodilos, bem como pterossauros e dinossauros extintos.

área de ação. A área pela qual um animal se desloca durante suas atividades. Ao contrário dos territórios, as áreas de ação não são defendidas.

arena. Área comum usada para exibição e corte por alguns animais. Também utilizado o termo *lek* (do sueco *lek* = jogar, jogo) do inglês.

arquêntero (do grego *archē* = início + *enteron* = intestino). A cavidade principal de um embrião no estágio de gástrula; ele é revestido pelo endoderma e representa a futura cavidade digestiva.

arqueócitos (do grego *archaios* = início + *kytos* = compartimento vazio). Células ameboides das esponjas com diversas funções.

arquinefros (do grego *archaios* = antigo + *nephros* = rim). Rim ancestral dos vertebrados e que existe atualmente apenas no embrião dos peixes-bruxa.

artéria (do latim *arteria* = artéria). Vaso sanguíneo que conduz sangue do coração para outras partes do corpo.

arteríola (do latim *arteria* = artéria). Pequeno ramo arterial que conduz sangue para uma rede de capilares.

árvore filogenética. Um diagrama de árvore no qual os ramos representam linhagens evolutivas atuais ou passadas e que demonstra os padrões hipotéticos de descendência comum entre as linhagens.

asconoide (do grego *askos* = saco). Forma mais simples de esponjas com canais que conduzem diretamente do exterior para uma cavidade interior.

assexuada. Sem a distinção de órgãos sexuais; não envolve a formação de gametas.

assimilação (do latim *assimilatio* = tornar semelhante). Absorção e conversão de nutrientes digeridos em materiais orgânicos protoplasmáticos complexos.

atecado (do grego *a-* = sem, ausência de algo + *thēkē* = estojo, caixa). Significa um organismo desprovido de uma teca.

aterosclerose (do grego *athērōma* = tumor com material de aparência espumosa + *sklērōs* = duro). Doença caracterizada pela presença de placas lipídicas formadas na superfície interna das artérias.

atmosfera. Composto gasoso da biosfera que se estende da superfície da Terra até uma altitude de 3.500 km.

átoco (do grego *a* = sem + *tokos* = parto). Porção anterior não reprodutiva de um poliqueta marinho, distinta da posterior porção reprodutiva (epítoco), durante a estação reprodutiva.

atol (do maldívio *atolu* = atol). Recife de coral ou ilha que circunda uma laguna.

átomo. A menor unidade de um elemento, composto por um denso núcleo de prótons e (em geral) nêutrons circundados por um sistema de elétrons.

ATP. Trifosfato de adenosina. Em bioquímica, um éster de adenosina e um ácido trifosfórico.

átrio (do latim *atrium* = vestíbulo). Uma das menos musculares câmaras do coração; ou a cavidade timpânica do ouvido; ou, ainda, a grande câmara que contém a faringe em tunicados e cefalocordados.

aurícula (do latim *auricula*, diminutivo de *auris* = orelha). Uma das menos musculares câmaras do coração; átrio; ouvido externo ou pavilhão auditivo; qualquer lobo ou processo similar à orelha.

auriculária (do latim *auricula* = pequena orelha). Tipo de larva encontrada em Holothuroidea.

autogamia (do grego *autos* = próprio + *gamos* = casamento). Condição na qual os núcleos gaméticos produzidos por meiose (haploides) fundem-se no mesmo organismo que os produziu para restaurar o número diploide.

autossomo (do grego *autos* = próprio + *sōma* = corpo). Qualquer cromossomo que não seja sexual.

autotomia (do grego *autos* = próprio + *tomos* = cortar). Amputação de uma parte do corpo pelo próprio organismo.

autótrofo (do grego *autos* = próprio + *trophos* = nutrição). Organismo que produz seus nutrientes orgânicos a partir de substâncias inorgânicas.

aviculária (do latim *avicula* = pequena ave + *aria* = como, ou conectado a). Zooide modificado e preso à superfície de um zooide de alimentação de Ectoprocta, cuja forma é semelhante ao bico de uma ave.

axial (do latim *axis* = eixo). Relativo ao eixo, ou tronco; sobre ou ao longo do eixo.

axocele (do grego *axon* = eixo + *koilos* = cavidade). Porção mais anterior das três vesículas celomáticas que surgem durante o desenvolvimento larval dos equinodermos.

axolotle (do náuatle *atl* = água + *xolotl* = boneca, servo, fantasma). Salamandras da espécie *Ambystoma mexicanum* que não sofrem metamorfose e que retêm as características do estágio larval aquático na fase adulta.

axonema (do latim *axis* = eixo + do grego *nēma* = fio, filamento). Microtúbulos de um cílio ou flagelo, em geral organizados em forma de círculo com nove pares de microtúbulos que envolvem um par central; também, microtúbulos de

um axópode.

axônio (do grego *axōn* = eixo). Extensão alongada de um neurônio que conduz impulsos a partir do corpo celular para os terminais sinápticos.

axópode (do grego *axōn* = eixo + *podium* = pequeno pé). Pseudópode longo e fino, mais ou menos permanente, encontrado em certas amebas.

axóstilo. Organela em forma de tubo de alguns protozoários flagelados, que se estende da área dos cinetossomos até a extremidade posterior, na qual ela se protrai.

B

baixa viscosidade. Refere-se à habilidade da água no estado líquido em fluir fácil e rapidamente em recipientes de tamanhos variáveis, tais como vasos em sistemas circulatórios de animais.

balanço energético. Uma análise econômica da energia usada por um organismo, repartida entre **produtividade bruta, produtividade líquida** e **respiração**.

banco de fanerógamas marinhas. Comunidade marinha costeira no infralitoral que compreende agregados de fanerógamas marinhas e invertebrados associados, incluindo hidroides, esponjas, entoproctos e larvas de bivalves marinhos.

barreira reprodutiva (do latim *re* + *producere* = levar adiante + do francês medieval *barriere* = barreira). Fatores que impedem a propagação sexuada da população a partir de intercruzamento e trocas de genes com outra população.

base. Molécula que se dissocia em solução para produzir um íon hidroxila.

base nitrogenada. A subunidade molecular de um nucleotídio ligada ao carbono 1′ da desoxirribose ou ribose e que participa da ligação de nitrogênio entre cadeias de nucleotídios. Inclui adenina, citosina, guanina, timina e uracila.

basípode (do grego *basis* = base + *pous*, *podos* = pé). O segundo artículo ou o artículo distal do protopodito de um apêndice de crustáceo.

bastonete. Uma das células da retina do olho dos vertebrados que serve para a visão sob baixa luminosidade.

batipelágico (do grego *bathys* = profundo + *pelagos* = mar aberto). Relativo a ou que habita águas marinhas profundas.

bentos (do grego *benthos* = assoalho marinho). Organismos que habitam o fundo dos oceanos e lagos; adj., **bentônico**. Também, o próprio substrato submerso.

bexiga natatória. Bolsa preenchida por gás presente em diversos peixes ósseos e usada para boiar e, em alguns casos, para troca de gases respiratórios.

biblioteca. Em biologia molecular, diz-se de um grupo de cópias que contém DNA recombinante. Obtido de um organismo e representativo de seu genoma.

bigorna (do latim *bicornis* = de duas pontas). Osso intermediário da cadeia de três ossículos da orelha média dos mamíferos; homólogo ao osso quadrado dos vertebrados basais.

Bilateria (do latim *bi-* = dois + *latus* = lado). Animais bilateralmente simétricos.

bilirrubina (do latim *bilis* = bile + *rubeo* = ruborizar). Produto da quebra do grupo heme da molécula da hemoglobina, excretado na bile.

biogeografia de vicariância. Um método de biogeografia histórica enfatizando a localização de barreiras físicas que fragmentaram simultaneamente espécies antes distribuídas juntamente em áreas locais de endemismo geográfico; explica padrões compartilhados de cladogênese em táxons conjuntamente distribuídos geograficamente.

bioluminescência. Método de produção de luz por organismos vivos no qual certas proteínas (luciferinas), na presença de oxigênio e de uma enzima (luciferase), são convertidas em oxiluciferinas com a liberação de luz.

bioma (do grego *bios* = vida + *ōma* = sufixo abstrato). Complexo de comunidades de plantas e animais que se caracteriza pelas condições climáticas e de solo; a maior unidade ecológica.

biomassa (do grego *bios* = vida + *maza* = massa). Peso total dos organismos vivos ou da população de uma espécie por unidade de área.

bioquímica comparativa. Estudos sobre as variações interespecíficas e intraespecíficas na estrutura das macromoléculas biológicas, especialmente proteínas e ácidos nucleicos, com o objetivo de revelar homologias da estrutura macromolecular.

biosfera (do grego *bios* = vida + *sphaira* = globo). Parte do planeta Terra que contém organismos vivos.

biótico (do grego *biotos* = vida, vital). De ou relacionado com a vida.

bipinária (do latim *bi* = duplo + *pinna* = asa + *aria* = semelhante ou conectado a). Larva livre-natante, ciliada e de simetria bilateral de equinodermos asteroides; desenvolve-se em uma larva braquiolária.

birreme (do latim *bi* = duplo + *ramus* = ramo). Adjetivo que descreve apêndices com dois ramos distintos; contrasta com unirreme, sem ramificação.

bivalente (do latim *bi* = duplo + *valen* = válido). Pares de cromossomos homólogos na sinapse, na primeira divisão meiótica; **tétrade**.

blastocele (do grego *blastos* = gomo + *koilos* = cavidade). Cavidade da blástula.

blastocisto (do grego *blastos* = gomo + *kystis* = cavidade vazia). Embrião de mamíferos no estágio de blástula.

blastômero (do grego *blastos* = gomo + *meros* = parte). Célula do estágio inicial de clivagem.

blastóporo (do grego *blastos* = gomo + *poros* = passagem, poro). Abertura externa do arquênteron na gástrula.

blástula (do grego *blastos* = gomo + do latim *ula* = diminutivo). Estágio embrionário inicial de muitos animais; consiste em uma massa oca de células.

blefaroplasto (do grego *blepharon* = pálpebra + *plastos* = formado). Ver **corpo basal**.

***blending*.** Ver **herança poligênica**.

bombicol. Substância química volátil produzida pela fêmea virgem da mariposa do bicho-da-seda para atrair machos.

boreal (do latim *boreas* = vento do norte). Relativo à área biótica da região ao norte caracterizada pela predominância de florestas de coníferas e de tundra.

bradizoíto. Coccídio (parasito unicelular), como *Toxoplasma gondii*, que é encapsulado em cistos teciduais e divide-se lentamente.

brânquia foliácea. Estrutura respiratória de quelicerados aquáticos (Arthropoda), na qual muitas brânquias delgadas e preenchidas por sangue são arranjadas como as páginas de um livro. A troca gasosa ocorre quando a água do mar passa entre cada par de brânquias.

branquial (do grego *branchia* = brânquia). Referente às brânquias.

braquiação (do latim *brachium* = braço). Locomoção baseada no deslocamento dos braços de um ponto de apoio a outro.

braquial (do latim *brachium* = braço). Referente ao braço.

braquiolária (do latim *brachiola* = pequeno braço + *aria* = pertencente a). Larva de asteroide desenvolvida a partir de uma larva bipinária e que apresenta três processos pré-orais com ventosas.

briófitas (do grego *bryō* = germinar para fora + *phyta* = plantas). Plantas não vasculares que compreendem os musgos, antoceros e hepáticas.

brônquio (do grego *bronchos* = tubo de ar). Cada uma das duas divisões primárias da traqueia que conduz aos pulmões direito e esquerdo.

bronquíolo (do grego *bronchion*, diminutivo de *bronchos* = tubo de ar). Pequeno ramo do brônquio com paredes delgadas.

brotamento. Tipo de reprodução na qual o descendente surge por meio do crescimento a partir de um progenitor, sendo ele inicialmente menor que o progenitor. Uma falha na separação dos descendentes do seu progenitor leva à formação de uma colônia.

bucal (do latim *bucca* = bochecha). Relativo à cavidade da boca.

bursa (do latim medieval *bursa* = saco, bolsa feita de pele). Cavidade sacular. Em equinodermos ofiuroides, bolsa que se abre na base dos braços e que funciona na respiração e na reprodução (bolsas genitorrespiratórias).

C

cadeia alimentar. Transferência de energia de compostos vegetais para organismos que se alimentam de plantas, por sua vez ingeridos por organismos que se alimentam destes que ingeriram plantas e que, através de uma série linear, comem outros organismos e são por estes comidos também. Cadeias alimentares conectam-se e ramificam-se para formar redes alimentares.

cálice (do latim taça de uma flor). Qualquer uma das diversas estruturas zoológicas com forma de taça.

caloria (do latim *calere* = calor). Unidade de calor definida como a quantidade de calor necessária para aquecer 1 g de água de 14,5 para 15,5°C; 1 cal = 4,184 joules no Sistema Internacional de Unidades.

canais. Poros criados pelas proteínas transmembrana que permitem aos íons e água deslocarem-se através da membrana plasmática por difusão. Eles podem ficar sempre abertos ou acionados por sinais específicos para abri-los ou fechá-los (p. ex., canais acionados quimicamente ou por voltagem).

canais com barreira. Poros na membrana plasmática, criados por proteínas transmembrana, que se abrem ou fecham em resposta a um sinal específico, tais como ligação a uma substância química (**barreira química**), uma mudança de potencial na membrana (**barreira de voltagem**) ou distorção da membrana (**barreira mecânica**). Esses canais, quando se abrem, permitem que íons e água desloquem-se através da membrana plasmática por difusão.

canais radiais. Canais ao longo dos ambulacros e que partem do canal circular dos equinodermos; também, os canais revestidos de coanócitos das esponjas siconoides.

canal alimentar. Tubo digestivo.

canal ginecofórico (do grego *gynē* = mulher + *pherein* = portar). Sulco presente nos machos de certos trematódeos, onde são carregadas as fêmeas.

capacidade de calor específico alta. Significa uma grande quantidade de energia necessária para aumentar a temperatura da água líquida (1°C por grama).

capacidade de suporte. Número máximo de indivíduos que podem resistir a condições ambientais específicas.

capilar. Vaso sanguíneo extremamente fino (em média, nos mamíferos, tem cerca de 8 μm de diâmetro) que liga os sistemas arterial e venoso dentro dos tecidos e é composto apenas por uma camada de células endoteliais. Os capilares estabelecem uma interface entre o sistema circulatório e as células, permitindo a filtração de oxigênio, nutrientes e moléculas de sinalização (p. ex., hormônios) para as células e absorvem delas os restos metabólicos.

capítulo (do latim *capitulum* = pequena cabeça). Termo aplicado a estruturas diminutas e com forma de cabeça, presentes em vários organismos, incluindo projeções do corpo portadoras de peças bucais de ácaros e carrapatos.

captáculos (do latim *captare* = prender). Tentáculos que se estendem a partir da cabeça de moluscos escafópodes, utilizados na alimentação.

carapaça (do francês, a partir do espanhol *carapacho* = concha). Placa em forma de escudo que cobre o cefalotórax de certos crustáceos; porção dorsal da cobertura de uma tartaruga.

caráter. Componente do fenótipo (incluindo características morfológicas, moleculares e comportamentais específicas, dentre outras) utilizado por sistematas para diagnosticar espécies ou táxons superiores; para avaliar relacionamento filogenético entre diferentes espécies ou entre táxons superiores; ainda, para averiguar relacionamento entre populações de uma mesma espécie.

carboidrato (do latim *carbo* = carvão + do grego *hydōr* = água). Compostos de carbono, hidrogênio e oxigênio que têm a fórmula generalizada $(CH_2O)_n$; aldeído ou cetona derivados de alcoóis poli-hídricos, com átomos de hidrogênio e oxigênio unidos na razão 2:1.

carboxila (Carbono + oxigênio + il = sufixo de radical químico). Grupo ácido de moléculas orgânicas (–COOH).

cardíaco (do grego *kardia* = coração). Pertencente ou relativo ao coração.

carenada (do latim *carina* = quilha ou carena). Que apresenta uma quilha; em particular, aves voadoras com uma quilha (ou carena) no esterno para origem de músculos de voo; contrasta com ratita.

carnívoro (do latim *carnivorous* = comedor de carne). Mamífero pertencente à ordem Carnivora. Também, qualquer organismo que se alimenta de outros animais.

caroteno (do latim *carota* = cenoura + *ene* = carboidrato insaturado de cadeia reta). Pigmento vermelho, amarelo ou laranja, pertencente ao grupo dos carotenoides; precursor da vitamina A.

cartilagem (do latim *cartilago*, similar ao latim *cratis* = feito de vime). Tecido conjuntivo especializado, translúcido, que compõe a maior parte do esqueleto de embriões e de vertebrados jovens, bem como de peixes cartilaginosos adultos, tais como tubarões e raias; em outros vertebrados adultos, esse tecido é, em grande parte, substituído por osso.

casal. Associação entre um macho adulto e uma fêmea adulta para reprodução. Característico de espécies monogâmicas.

casta (do latim *castus* = puro, separado). Uma das formas polimórficas dentro de uma sociedade de insetos, com cada casta tendo tarefas específicas, tais como rainha, operária e soldado.

casulo (do latim *casula* = vestimenta sacerdotal). Envoltório protetor de estágios de desenvolvimento ou repouso; às vezes referente ao invólucro e seu conteúdo: por exemplo, o casulo de uma mariposa ou a cobertura protetora dos embriões em desenvolvimento de alguns anelídeos.

catabolismo (do grego *kata* = para baixo + *bol* = lançar + *ism* = sufixo que significa estado de uma condição). Metabolismo destrutivo; processo pelo qual moléculas complexas são reduzidas a moléculas mais simples.

catádromo (do grego *kata* = para baixo + *dromos* = corredor). Refere-se aos peixes que migram da água doce para o oceano, para desovar.

catalisador (do grego *kata* = para baixo + *lysis* = quebra, perda). Substância que acelera uma reação química, mas não se torna parte do produto final.

caudal (do latim *cauda* = cauda). Constituir a, pertencer à ou relativo à cauda.

causa final (do latim *ultimatus* = último + *causa* = causa). Os fatores evolutivos responsáveis pela origem, estado presente ou função de um sistema biológico.

causa imediata. Ver **causa proximal**.

causa proximal (do latim *proximus* = mais próximo + *causa*). Explicação do funcionamento de um sistema biológico, em determinado momento e local, de como um animal realiza suas funções metabólicas, fisiológicas e comportamentais (= causa imediata).

cavéolas (do latim *cavea* = caverna + sufixo diminutivo). Vesículas invaginadas e cavidades na pinocitose.

cavidade gastrovascular (do grego *gastēr* = estômago + do latim *vasculum* = pequeno vaso). Cavidade do corpo de alguns invertebrados basais que atua tanto na digestão como na circulação e que apresenta uma abertura única, que funciona como boca e ânus.

cecília. Qualquer anfíbio membro da ordem Gymnophiona (também denominada Apoda).

ceco (do latim *caecus* = ceco). Divertículo em fundo cego que se inicia no intestino grosso; qualquer bolsa ou divertículo similar.

cefalização (do grego *kephale* = cabeça). Processo evolutivo pelo qual órgãos sensoriais e apêndices especializados tornam-se localizados na extremidade da cabeça dos animais.

cefalotórax (do grego *kephale* = cabeça + tórax). Divisão corpórea encontrada em muitos Arachnida e crustáceos superiores, nos quais a cabeça funde-se com alguns segmentos torácicos ou com todos estes.

celênteron (do grego *koilos* = espaço + *enteron* = intestino). Cavidade interna de um cnidário; cavidade gastrovascular; arquênteron.

celoma (do grego *koilōma* = cavidade). Cavidade do corpo dos animais triblásticos e revestida por peritônio mesodérmico.

celomado. Animais que apresentam **celoma**; também chamados eucelomados.

celomócito (do grego *koilo¯ma* = cavidade + *kytos*, compartimento vazio). Outra denominação para amebócito; célula primitiva ou indiferenciada do celoma e do sistema hidrovascular dos equinodermos.

celomoduto (do grego *koilos* = espaço + do latim *ductus* = direção). Ducto condutor de excretas, gametas (ou ambos) do celoma ao exterior.

célula apresentadora de antígeno. Célula do sistema imunológico que realiza a fagocitose (fagócito) do antígeno e ativa as respostas imunológicas adquiridas.

célula B. Tipo de linfócito que é o mais importante na resposta imunológica humoral.

célula ciliada. Importante componente sensorial de vários tipos de receptores mecânicos e auditivos encontrados em órgãos de equilíbrio e de audição, tanto de invertebrados (estatocistos) como de vertebrados (órgão vestibular, órgão de Corti). Os "cílios" são microvilosidades ou terminações sensoriais que se projetam da superfície celular e, quando se curvam, pela ação de estímulos mecânicos, geram impulsos nervosos ou potenciais de ação, comunicando um sinal ao sistema nervoso

central.

célula dendrítica. Célula pertencente ao sistema fagocitário mononuclear que realiza fagocitose, e é uma célula da pele que apresenta antígenos; secreta citocinas. Também chamada célula de Langerhans.

célula-flama. Estrutura oca especializada, de uma ou várias células pequenas, que contém um tufo de flagelos situados na extremidade de um pequeno túbulo (a “flama”) com função excretora ou osmorreguladora; túbulos conectados que se abrem para o exterior. Ver **solenócito, protonefrídio**.

célula germinativa. Célula haploide (óvulo ou espermatozoide) cuja fertilização por uma outra do tipo oposto produz um zigoto diploide; também denominada **gameta**.

célula neurossecretora. Qualquer célula (neurônio) do sistema nervoso que produz um hormônio.

célula plasmática (plasmócito) (do grego *plasma* = forma, molde). Produzida a partir de uma célula B que foi ativada durante uma resposta imunológica humoral; funciona para secretar anticorpos.

célula T. Tipo de linfócito importante na resposta imunológica celular e na regulação da maior parte das respostas imunológicas.

células assassinas por natureza. Células semelhantes aos linfócitos que podem matar células infectadas por vírus e células tumorais na ausência de anticorpo.

células cloragógenas (do grego *chlōros* = verde-claro + *agōgos* = um líder, um guia). Células peritoneais modificadas, esverdeadas ou acastanhadas, agregadas ao redor do tubo digestivo de certos anelídeos; aparentemente auxiliam na eliminação de resíduos nitrogenados e no transporte de alimento.

células de Kupffer. Células fagocitárias e antígenos no fígado; parte do sistema fagocitário mononuclear.

células de memória. População de linfócitos B, de vida longa, que permanecem ativos após a resposta imunológica e que proporcionam uma resposta secundária.

células em colarinho. Células com um único flagelo rodeado por um anel de microvilosidades. Os coanócitos dos espongiários são células em colarinho, como em coanoflagelados, mas também podem ocorrer em outros táxons.

células microgliais. Células fagocitárias do sistema nervoso central, parte do sistema reticuloendotelial.

células nutridoras. Células únicas ou camadas de células que circundam outras células ou estruturas, ou ainda adjacentes a estas, para as quais as células nutridoras proveem nutrientes e moléculas (p. ex., para os oócitos dos insetos ou jovens de *Trichinella* spp.).

células T citotóxicas (do grego *kytos* = compartimento vazio + toxina). Células T especiais, ativadas durante respostas imunológicas por mediação celular, que reconhecem e destroem células infectadas por vírus.

celulase (do latim *cella* = câmara). Enzima que quebra a celulose; sintetizada apenas por bactérias e alguns protozoários.

celulose (do latim *cella* = câmara). Principal polissacarídio presente nas membranas celulares de vegetais e de alguns fungos; carboidrato insolúvel $(C_6\,H_{10}O_5)_n$ que é convertido em glicose por hidrólise.

cenécio (do grego *koinos* = comum + *oikion* = casa). Secreção dos indivíduos de uma colônia de ectoproctos; pode ser quitinosa, gelatinosa ou calcária.

cenênquima (do grego *koinos* = compartilhado + *enchyma* = algo que preenche). Tecido de mesogleia que se estende entre os pólipos de octocorais (filo Cnidaria).

cenossarco (do grego *koinos* = compartilhado + *sarkos* = carne). Parte interna, viva, do hidrocaule dos hidroides.

centríolo (do grego *kentron* = centro de um círculo + do latim *ola* = pequeno). Organela citoplasmática diminuta, em geral encontrada no centrossomo e considerada o centro ativo de divisão da célula animal; organiza as fibras do fuso durante a mitose e a meiose. A mesma estrutura que corpo basal ou cinetossomo.

centro de origem. Área geográfica ocupada por uma espécie, ou táxon de categoria mais elevada, durante sua evolução inicial; contrasta com áreas colonizadas por dispersão depois da origem evolutiva da espécie.

centrolécito (do grego *kentron* = centro de um círculo + *lekithos* = vitelo). Tipo de ovo dos insetos cujo vitelo concentra-se no centro.

centrômero (do grego *kentron* = centro de um círculo + *meros* = parte). Constrição localizada em posição característica de um dado cromossomo; carrega o cinetocoro.

centrossomo (do grego *kentron* = centro de um círculo + *sōma* = corpo). Centro de organização do microtúbulo durante a divisão nuclear da maioria das células eucariotas; também, o centro organizador para a porção do microtúbulo do citoesqueleto; em animais e em muitos organismos unicelulares, o centrossomo circunda os centríolos.

ceratos (do grego *keras* = corno). Processos dorsais para trocas gasosas de alguns nudibrânquios.

cercária (do grego *kerkos* = cauda + do latim *aria* = pertencente a). Larva girinoide de trematódeos.

cerda (do latim *seta* = cerda). Estrutura quitinosa em forma de agulha presente no tegumento de anelídeos e artrópodes, entre outros.

cérvice (do latim *cervix* = pescoço). Abertura ou canal do útero de um mamífero. Adj., cervical, refere-se também às vértebras localizadas no pescoço dos vertebrados.

cianobactérias (do grego *kianos* = substância azul-escura + *bakterion* = diminutivo de *baktron*, um conjunto). Procariotas fotossintéticos, também denominados algas azuis, cianófitas.

ciclina. Proteína importante no controle do ciclo de divisão celular mitótica.

ciclo biogeoquímico. Descrição do fluxo de elementos químicos, tais como carbono ou fósforo, através das partes que compõem o ecossistema e seu ambiente **abiótico**, incluindo a quantidade de um elemento presente nos vários estágios da **rede alimentar**.

ciclo estral. Episódios periódicos de estro ou cio, quando as fêmeas da maioria das espécies tornam-se sexualmente receptivas.

cidipídio (do grego *kydippe* = virgem ateniense mitológica). Larva livre-natante da maioria dos ctenóforos. Superficialmente similar ao adulto.

ciência evolutiva. Investigações empíricas na biologia das causas principais que utilizam o método comparativo.

ciência experimental. Investigações empíricas em biologia de princípios imediatos que utilizam o **método experimental**.

cifístoma (do grego *skyphos* = copo + *stoma* = boca). Forma polipoide de um cifozoário.

cílio (do latim *cilium* = cílio). Estrutura vibrátil, filamentosa, de uma organela encontrada em muitas células animais. Os cílios podem ser usados para mover partículas ao longo da superfície celular ou para locomoção de formas unicelulares ciliadas.

cínclides (do grego *kinklis* = abertura em treliça ou divisão). Pequenos poros na parede externa do corpo das anêmonas-do-mar, para extrusão dos acôncios.

cinético (do grego *kinēsis* = movimento). Movimentos realizados por um organismo em resposta a um estímulo.

cinetocoro (do grego *kinein* = mover + *choris* = separado, à parte). Um disco de proteínas, localizado no centrômero, especializado em interagir com as fibras do fuso durante a mitose.

cinetodesmo (do grego *kinein* = mover + *desma* = ponte). Fibrila proveniente do cinetossomo de um cílio de um protozoário ciliado que se estende ao longo da fileira de cinetossomos.

cinetoplasto (do grego *kinētos* = mover + *plastos* = moldado, formado). Organela celular que funciona em associação com um cinetossomo na base de um flagelo; presumivelmente derivado de uma mitocôndria.

cinetossomo (do grego *kinētos* = mover + *sōma* = corpo). Organela ou corpúsculo autoduplicável associado à base de um flagelo ou cílio; similar ao centríolo, também denominado corpo basal ou blefaroplasto.

cinina (do grego *kinein* = mover + *in* = sufixo de hormônios). Tipo de hormônio liberado próximo de seu local de origem; também denominado **para-hormônio** ou **hormônio tecidual**.

cinodontes (do grego *kynodōn* = dente canino). Grupo de sinápsidos carnívoros mamaliformes do Permiano Superior e do Triássico.

circadiano (do latim *circa* = ao redor + *dies* = dia). Período que se estende por aproximadamente 24 h.

circulação dupla. Sistema para distribuição do sangue em dois circuitos separados nos vertebrados tetrápodes. Um circuito transporta sangue desoxigenado do coração para os pulmões para oxigenação e retorna para o coração como sangue oxigenado; um circuito separado transporta sangue oxigenado para os tecidos onde o oxigênio é liberado e, então, retorna desoxigenado ao coração. A circulação dupla apresenta vários mecanismos para separar os circuitos alternativos.

cirro (do latim *cirrus*). Estrutura similar a um tufo de cabelos em um apêndice de inseto; organela locomotora formada pela fusão de cílios; órgão copulatório masculino de alguns invertebrados. Cirros podem referir-se a tufos de cílios fundidos em membros dos Ciliophora.

cirtócito (do grego *kyrtē* = cesta de peixes, cesta + *kytos* = compartimento vazio). Célula protonefridial com flagelo único envolto em um cilindro de bastões citoplasmáticos.

cistacanto (do grego *kystis* = vesícula, bolsa + *akantha* = espinho). Estágio juvenil de um acantocéfalo capaz de infectar o hospedeiro definitivo.

cisterna (do latim *cista* = caixa). Espaço entre as membranas do retículo endoplasmático.

cisticerco (do grego *kystis* = vesícula, bolsa + *kerkos* = cola). Tênia jovem que consiste em uma vesícula com um escólex retraído e invaginado; contrasta com **cisticercoide**.

cisticercoide (do grego *kystis* = vesícula, bolsa, + *kerkos* = cola + *eidos* = forma). Larva de tênia que consiste em um **cisto** sólido com um escólex invaginado; contrasta com **cisticerco**.

cistídio (do grego *kystis* = bexiga). Nos ectoproctos, o exoesqueleto secretado mais a cobertura de camadas vivas aderentes.

cisto. Estágio quiescente e resistente de um organismo, em geral envolto em uma parede secretada.

cisto hidático (do grego *hydatis* = vesícula aquosa). Tipo de cisto formado pelos jovens de certos cestódeos (*Echinococcus*) em seus hospedeiros vertebrados.

cístron (do latim *cista* = caixa). Série de códons do DNA, codificadora de uma cadeia polipeptídica inteira.

citocina (do grego *kytos* = compartimento vazio + *kinein* = mover). Hormônio polipeptídico envolvido na comunicação entre células participantes de uma resposta imunológica e secretado pelo encéfalo como um neurotransmissor. Muitas citocinas diferentes têm sido isoladas, e elas podem afetar as células que as secretaram, células vizinhas ou células em locais distantes. Incluem as **adipocinas**.

citocinese (do grego *kytos* = compartimento vazio + *kinesis* = movimento). Divisão do citoplasma de uma célula.

citocromos (do grego *kytos* = compartimento vazio + *chrōma* = cor). Vários pigmentos ricos em ferro que atuam como transportadores de elétrons na respiração aeróbica.

citofaringe (do grego *kytos* = compartimento vazio + *pharynx* = garganta). Esôfago pequeno tubular de eucariotas unicelulares flagelados.

citologia comparativa. Estudos sobre a variação intra- e interespecífica na estrutura dos cromossomos, com o objetivo de revelar homologias nessa estrutura.

citopígio (do grego *kytos* = compartimento vazio + *pyge* = ancas ou nádegas). Local especializado na expulsão de resíduos em alguns protozoários.

citoplasma (do grego *kytos* = compartimento vazio + *plasma* = forma). O material vivo da célula, exceto o núcleo.

citoprocto (do grego *kytos* = compartimento vazio + *prōktos* = ânus). Local, em um protozoário, onde o material não digerível é expelido.

citosol (do grego *kytos* = compartimento vazio + do latim, *sol*, de *solutus* = soltar-se). Porção não estruturada do citoplasma em que as organelas estão suspensas.

citossomo (do grego *kytos* = compartimento vazio + *sōma* = corpo). Corpo celular no interior da membrana plasmática.

citóstoma (do grego *kytos* = compartimento vazio + *stoma* = boca). Boca celular de muitos protozoários.

cladística (do grego *klados* = ramo, broto). Sistema de ordenar táxons a partir da análise de caracteres derivados evolutivamente de maneira que o arranjo reflita relações filogenéticas.

clado (do grego *klados* = ramo). Um táxon, ou outro grupo, constituído por uma espécie ancestral e todos os seus descendentes, compondo um ramo distinto em uma árvore filogenética.

cladograma (do grego *klados* = ramo + *gramma* = carta). Diagrama ramificado que exibe o padrão pelo qual espécies, ou táxons superiores, compartilham caracteres derivados evolutivamente.

cladograma geral de área. Cladograma que representa a sequência de fragmentação histórica entre diversas áreas geográficas de endemismo; representa os padrões compartilhados que se ramificam de cladogramas individuais de muitos táxons, que

compartilham áreas de endemismo comuns.

clásper. Projeção digitiforme situada na região medial das nadadeiras pélvicas dos machos de condrictes e alguns placodermos; órgão usado para penetrar no sistema reprodutivo da fêmea e transferir esperma.

clatrina (do latim *chathri* = treliça). Proteína formadora do revestimento reticulado de invaginações da membrana celular nas endocitoses mediadas por receptores.

clímax (do grego *klimax* = escada). Estágio de estabilidade relativa que é atingido por uma comunidade de organismos no ápice do desenvolvimento de uma sucessão ecológica; termo também utilizado para orgasmo.

clitelo (do latim *clitellae* = albarda). Região do corpo com alguns segmentos espessados, em forma de sela, de muitos oligoquetos e sanguessugas. Produz o casulo no qual os ovos são depositados durante a reprodução sexuada.

clivagem (do inglês antigo *cleofan* = cortar). Processo de divisão celular e nuclear do zigoto de animais.

clivagem bilateral. O primeiro plano de divisão celular, no início do desenvolvimento embrionário, divide o zigoto em lados direito e esquerdo, que são mantidos nas clivagens subsequentes.

clivagem determinada. Tipo de clivagem, frequentemente em espiral, na qual o destino dos blastômeros é determinado muito cedo no desenvolvimento; clivagem em mosaico.

clivagem discoidal. Divisão celular no início do embrião que ocorre em um pequeno disco de citoplasma localizado sobre uma grande massa de vitelo.

clivagem espiral. Tipo de clivagem embrionária na qual os planos de clivagem são diagonais ao eixo polar, e células desiguais são produzidas por clivagens alternadas nos sentidos horário e anti-horário em torno do eixo de polaridade; ocorre tipicamente com uma clivagem em mosaico.

clivagem holoblástica (do grego *holo* = completo + *blastos* = germe). A divisão completa e aproximadamente uniforme das células, nos estágios iniciais do embrião. Ocorre em mamíferos, anfioxos e em muitos invertebrados aquáticos cujos ovos contêm uma pequena quantidade de vitelo.

clivagem indeterminada. Tipo de clivagem na qual o destino dos blastômeros não está, no início do desenvolvimento, determinado em tecidos ou órgãos, como ocorre, por exemplo, em equinodermos e vertebrados; clivagem reguladora.

clivagem radial. Tipo de clivagem na qual os primeiros planos de divisão celular são simétricos ao eixo polar, com cada blastômero de uma camada situado diretamente sobre o blastômero da camada seguinte; ocorre, tipicamente, em clivagem reguladora.

clivagem reguladora. Ver **clivagem radial**.

clivagem rotacional. Tipo de clivagem característico da maioria dos mamíferos, no qual, na segunda divisão celular, um blastômero divide-se segundo um plano equatorial, e o outro, segundo um plano meridional.

clivagem superficial. Clivagem na qual a divisão nuclear ocorre sem a divisão do citoplasma durante os primeiros estágios. Posteriormente, a membrana celular invagina-se para envolver os núcleos e formar células.

cloaca (do latim *cloaca* = esgoto). Câmara posterior do sistema digestivo receptora de fezes e produtos urogenitais de muitos vertebrados. Em certos invertebrados, porção terminal do sistema digestivo que também desempenha funções respiratória, excretora e reprodutiva.

clonagem. Produção de organismos geneticamente idênticos através de reprodução assexuada.

clone (do grego *klōn* = rebento). Todos os descendentes derivados por reprodução assexuada de um único indivíduo.

clorocruorina (do grego *chlo¯ros* = verde-claro + do latim *cruor* = sangue). Pigmento respiratório esverdeado contendo ferro e dissolvido no plasma sanguíneo de certos poliquetas marinhos.

clorofila (do grego *chlōros* = verde-claro + *phyllōn* = folha). Pigmento verde fotossintético de cianobactérias, plantas e eucariotas unicelulares.

cloroplasto (do grego *chlōros* = verde-claro + *plastos* = modelado). Organela presente nas células das plantas que contêm clorofila e é o local físico da fotossíntese; ocorre também em eucariotas unicelulares fotossintéticos.

cnida (do grego *knidē* = agulha). Organelas com espinho ou adesivas formadas no interior dos cnidócitos no filo Cnidaria; um tipo comum são os nematocistos.

cnidoblasto (do grego *knidē* = urtiga + *blastos* = germe). Ver **cnidócito**.

cnidocílio (do grego *knidē* = urtiga + do latim, *cilium* = cabelo). Cílio modificado dos cnidócitos que disparam as cnidas em cnidários.

cnidócito (do grego *knidē* = urtiga + *kitos* = compartimento vazio). Célula intersticial modificada que carrega o nematocisto; o cnidócito é denominado cnidoblasto durante o desenvolvimento do nematocisto.

coacervato (do latim *coacervatus* = amontoado). Agregado de gotas coloidais unidas por forças eletrostáticas.

coagulação. Processo através do qual uma série de enzimas é ativada, coagulando o sangue.

coanoblasto (do grego *choanē* = funil + *blastos* = germe). Um dos vários elementos celulares no interior de um tecido sincicial de uma esponja hexactinelídea; os coanoblastos carregam extensões flageladas denominadas corpos com colar.

coanócito (do grego *choanē* = funil + *kytos* = compartimento vazio). Células com uma região em forma de colarinho, flageladas, que revestem as cavidades e canais das esponjas.

coanoflagelado. Qualquer membro do clado de protozoários que apresenta um flagelo simples circundado por uma coluna de microvilosidades; alguns formam colônias e todos estão incluídos em um grande clado de opistocontes.

coccídio (do grego *kokkis* = semente, grão). Protozoário parasito intracelular pertencente a uma classe do filo Apicomplexa; um exemplo é o organismo causador da malária.

cóclea (do inglês *snail* = caramujo, a partir do grego *kochlos* = caramujo). Cavidade tubular da orelha interna que contém os órgãos essenciais da audição; ocorre em crocodilos, aves e mamíferos; é espiralada em mamíferos.

código de barras de DNA. Técnica para identificar organismos até espécie usando a sequência de informação de um gene padrão presente em todos os animais. O gene mitocondrial que codifica a citocromo *c* oxidase I (*COI*) é usado frequentemente.

código genético. A correspondência entre a sequência de bases de uma molécula de DNA ou RNA mensageiro e a sequência de aminoácidos de uma proteína codificada.

codominância. Condição pela qual cada alelo mantém sua expressão homozigota distinguível na condição heterozigota, não combinando fenótipos homozigotos separados (contrasta com herança intermediária). Genes para os grupos sanguíneos A e B apresentam codominância.

códon (do latim *code* = código + on). Sequência de três nucleotídios adjacentes, na molécula do RNA mensageiro, codificadora de um aminoácido.

coenzima (do latim, prefixo, *co* = com + do grego *enzymos* = fermentado, de *en* = em + *zymē* = fermento). Substância necessária à ativação de uma enzima; constituinte prostético, não proteico, de uma enzima.

coespecífico (do latim *com* = junto + *species*). Um membro da mesma espécie.

colágeno (do grego *kolla* = cola + *genos* = descendente). Proteína estrutural, a mais abundante no reino animal, caracterizada por um alto teor dos aminoácidos glicina, alanina, prolina e hidroxiprolina.

colêncito (do grego *kolla* = cola + *en* = em + *kytos* = compartimento vazio). Tipo de célula, em forma de estrela, das esponjas e aparentemente contrátil.

colênquima (do grego *kolla* = cola + *enchyma* = infusão). Mesênquima gelatinoso que contém células indiferenciadas; ocorre em cnidários e ctenóforos.

colinérgica (do grego *chōle* = bile + *ergon* = trabalho). Tipo de fibra nervosa que libera acetilcolina a partir do axônio terminal.

coloblasto (do grego *kolla* = cola + *blastos* = germe). Célula dos tentáculos dos ctenóforos secretora de substância adesiva.

coloide (do grego *kolla* = cola + *eidos* = forma). Sistema bifásico no qual as partículas constituintes de uma fase estão suspensas na outra.

columela (do latim *columella* = coluna pequena). Coluna central da concha dos gastrópodes.

comedor de suspensão (= suspensívoro). Organismo aquático que coleta partículas de alimento em suspensão na água envolvente; tais partículas são filtradas ou tomadas por algum outro método.

comensalismo (do latim *cum* = junto + *mensa* = mesa). Relação na qual um indivíduo vive junto, ou sobre outro, e é beneficiado sem afetar o hospedeiro; frequentemente simbiótica.

comparação por grupo externo. Método para determinar a polaridade de um caráter em uma análise cladística de um grupo taxonômico. Os estados do caráter encontrados em um grupo que está sendo estudado são julgados como ancestrais se eles também ocorrerem em táxons relacionados com o grupo de estudo (= grupos externos); estados de caráter que ocorrem apenas dentro do grupo que está sendo estudado, mas não nos grupos externos, são julgados como tendo derivado evolutivamente dentro do grupo estudado.

competição. Situação na qual, por dependência da mesma fonte de alimento, abrigo ou outros recursos, os nichos de duas espécies de uma mesma comunidade estão sobrepostos em um certo grau, o que afeta negativamente a sobrevivência de ambas.

competição assimétrica. Ver **amensalismo**.

complementar. Descreve uma relação entre duas hélices de DNA ou RNA, cuja sequência de bases permite a formação de uma molécula híbrida com dupla-hélice pela ação de pontes de hidrogênio entre as bases de cada hélice.

complemento. Denominação de uma série de proteínas do sangue. As proteínas do complemento são ativadas por ligações com anticorpos para invadir organismos e ocasionar a ruptura de células estranhas ao organismo. Algumas proteínas do complemento ligam-se também a complexos do tipo antígeno-anticorpo, aumentando a fagocitose pelas células fagocitárias do sistema imunológico.

complexo apical. Certa combinação de organelas encontradas em protozoários do filo Apicomplexa.

complexo de Golgi (de Golgi, histologista italiano). Parte do sistema de membranas citoplasmáticas que atua como um centro coletor e armazenador de proteínas e polipeptídios secretados. Também chamado de **aparelho de Golgi**.

complexo principal de histocompatibilidade (MHC). Complexo de genes que codificam proteínas (antígenos) inseridas na membrana celular; tais proteínas são a base do próprio reconhecimento (*self*) e do alheio (*nonself*) pelo sistema imunológico.

complexo sinaptonêmico (do grego *synapsis* = uma união + *nēma* = cordão). Estrutura que mantém cromossomos homólogos unidos durante a sinapse na prófase I da meiose.

comportamento agonístico (do grego *agōnistēs* = combatente). Ação ofensiva ou ameaça dirigida a outro organismo.

comportamento altruístico. Um termo usado inicialmente por Darwin para designar um comportamento desempenhado por um indivíduo para auxiliar outros, embora aparentemente aumente seu próprio risco. Salvo se tais comportamentos tiverem ao menos benefícios indiretos para favorecer o indivíduo que o realiza, a evolução desses comportamentos não pode ser explicada por seleção natural. Explicações neodarwinistas desses comportamentos incluem seleção de parentesco e altruísmo recíproco.

comportamento cooperativo. Participação de um organismo em uma atividade grupal que favorece a contribuição genética de cada participante às gerações futuras. Inclui forrageamento coletivo e padrões de comportamento reprodutivo.

comportamento coordenado socialmente. Atividade na qual um organismo ajusta suas ações de acordo com a presença de outros indivíduos de forma a aumentar seu próprio sucesso reprodutivo. Inclui tanto comportamentos cooperativos como agonísticos.

comportamento especial de densidade. Refere-se à maior densidade da água na fase líquida do que na sólida.

comportamento estereotipado. Padrão de comportamento repetido com pouca variação na sua execução.

composto. Substância cujas moléculas são compostas de átomos de dois ou mais elementos.

comunidade (do latim *communitas* = comunidade, irmandade). Ver **comunidade ecológica** e **comunidade reprodutiva**.

comunidade clímax (do grego *klimax* = escada, clímax). Comunidade final de uma sucessão ecológica, mais ou menos estável, autoperpetuante, cuja continuidade depende da persistência das condições ambientais associadas ao seu desenvolvimento.

comunidade de manguezal. Comunidade submarina rica em organismos que se alimentam de material depositado (caranguejos, ostras e camarões) e associada a raízes submersas de árvores do manguezal em algumas costas tropicais.

comunidade ecológica. Grupo de espécies associado a uma área comum e interagindo em relações autossustentáveis e autorreguladoras.

comunidade reprodutiva. Um dos critérios gerais utilizados para a categoria de espécie e compartilhados, até certo grau, por

todos os conceitos formais de espécie é o de que uma espécie constitui uma população ou linhagem de populações reprodutivamente conectada, a qual não se mistura livremente com outras na natureza.

conceito biológico de espécie. Define espécie como uma comunidade reprodutiva de populações reprodutivas (isoladas reprodutivamente de outras) que ocupam um nicho específico na natureza.

conceito de coesão de espécie. Define espécie como a população mais inclusiva de indivíduos com potencial para coesão fenotípica através de mecanismos de coesão intrínseca; um refinamento do **conceito evolutivo de espécie** enfatizando processos genéticos populacionais.

conceito de linhagem geral de espécies. Reinvidicação de Kevin de Queiroz que todos os conceitos contemporâneos de espécies compartilham a definição primária de que espécies é um segmento de uma linhagem de nível populacional. Os conceitos alternativos (**conceito biológico de espécie**, **conceito de coesão de espécie**, **conceito evolutivo de espécie**, **conceito filogenético de espécie** e outros não abordados neste texto) diferem em propriedades secundárias usadas para guiar o reconhecimento taxomômico de espécies (comunidade reprodutiva, permutabilidade demográfica e genética, tendências e função evolutiva única, linhagem diagnosticável sem ramificação).

conceito evolutivo de espécie. Define espécie como uma linhagem única de populações ancestral-descendentes, que mantém uma identidade própria, quando comparada a outras linhagens semelhantes, e que apresenta suas próprias tendências evolutivas e destino histórico; difere do conceito biológico de espécie por incluir, explicitamente, uma dimensão temporal e linhagens assexuadas.

conceito filogenético de espécie. Define espécie como um agrupamento de organismos não reduzível (basal), diagnosticamente distinto de outros agrupamentos, e dentro do qual há um padrão parental de ancestralidade e descendência.

conceito morfológico de espécie. Ver **conceito tipológico de espécie**.

conceito tipológico de espécie. A noção pré-darwiniana, já desacreditada, de que as espécies eram classes definidas pela presença de características fixas e imutáveis ("essenciais") compartilhadas por todos os membros.

côndilo (do grego *kondylos* = inchaço). Eminência articular de um osso.

cone. Um dos tipos de células presentes na retina do olho de vertebrados usado para perceber cor e formar imagens em ambientes bem iluminados.

cone arterial. Extensão do ventrículo por onde o sangue deixa o coração em anfíbios e em alguns peixes; em mamíferos, constitui uma extensão do ventrículo direito que alimenta o circuito pulmonar.

conjugação (do latim *conjugare* = enlaçar-se). União temporária entre dois protozoários ciliados, enquanto ocorrem troca de material cromático e outros fenômenos nucleares, anterior a uma divisão celular por fissão binária. Também a formação de pontes citoplasmáticas, entre bactérias, para transferência de plasmídios.

conjunto de cromossomos (= número haploide). Todo o material cromossômico presente em um óvulo haploide ou espermatozoide; a composição exata de um conjunto de cromossomos varia entre as espécies.

conodontes (do grego *con* = cone + *odont* = dente). Fósseis microscópicos similares a dentes pertencentes a um grupo extinto, aparentemente de vertebrados primitivos, conhecidos do período Cambriano ao Triássico.

consumidor. Organismo cuja energia e materiais são adquiridos pela ingestão de outros organismos, que podem ser **consumidores primários, herbívoros** ou **carnívoros**.

controle. Parcela de um experimento científico à qual a variável em estudo não é aplicada, mas é similar ao grupo experimental em todos os outros aspectos.

convexidade. A propriedade de um grupo taxonômico pela qual um traçado pode ser desenhado sobre dois grupos, em um cladograma ou árvore filogenética, sem que nenhum deles fique fora do grupo delimitado. Grupos **monofiléticos** e **parafiléticos** são convexos, enquanto grupos **polifiléticos** não o são.

coorte. Todos os organismos de uma população nascidos dentro de um intervalo de tempo específico.

coprofagia (do grego *kopros* = excremento + *phagein* = comer). Ingestão de excrementos como comportamento normal entre os animais; reingestão de fezes.

cópula (do francês, a partir do latim *copulare* = parear). União sexual que facilita a recepção do esperma pela fêmea.

coração acessório (branquial). Um músculo arterial dos moluscos cefalópodes que aumenta a pressão sanguínea nos capilares de uma brânquia.

cordas vocais. Músculos pareados cuja vibração na laringe (caixa vocal) de diversos vertebrados terrestres produz som.

córion (do grego *chorion* = pele). A mais externa das duas membranas que envolvem o embrião de aves, demais répteis e mamíferos; nos mamíferos contribui para a formação da placenta. Também, a camada mais profunda da pele; derme (do latim *corium* = couro).

córnea (do latim *corneus* = córneo). A cobertura mais externa e transparente do olho.

córneo (do latim *corneus* = córneo). Camada do epitélio formada por células mortas queratinizadas. Estrato córneo.

cornificada (do latim *corneus* = córneo). Qualidade das células epiteliais convertidas em células mortas queratinizadas.

coroa (do latim *corona* = coroa). Cabeça ou porção superior de uma estrutura; disco ciliado na extremidade anterior dos rotíferos.

coroide (do grego *chorion* = pele + *eidos* = forma). Membrana delicada e fartamente vascularizada do olho dos vertebrados; camada entre a retina e a esclerótica.

corpo basal. Denominado também cinetossomo e blefaroplasto; um cilindro que contém nove microtúbulos triplos situados na porção basal de um flagelo ou cílio; a mesma estrutura de um centríolo.

***corpora allata* (do latim *corpus* = corpo + *allatum* = junto).** Glândulas endócrinas secretoras do hormônio juvenil dos insetos.

***corpora cardiaca* (do latim *corpus* = corpo + do grego *kardiakos* = pertencente ao coração).** Órgãos pares, localizados posteriormente ao cérebro dos insetos, que atuam na armazenagem e liberação do hormônio protoracicotrópico (HTTP).

corpos brunos. Vestígios do lofóforo e do trato digestivo em degeneração de um ectoprocto adulto, descartados quando são formados novos lofóforos e trato digestivo.

corpos em colarinho. Extensões dos coanoblastos de esponjas hexactinélidas que apresentam colarinhos flagelados.

corpos parabasais. Organelas celulares semelhantes ao complexo de Golgi; presumivelmente funcionam como parte do sistema secretor do retículo endoplasmático.

corpos pedunculares. Região do protocérebro de um inseto associada ao aprendizado.

corpúsculos de Tiedemann. (Em referência a F. Tiedemann, um anatomista alemão.) Quatro ou cinco pares de corpos saculiformes ligados ao canal radial de estrelas-do-mar, cuja função aparente é a produção de celomócitos.

córtex (do latim *cortex* = casca). Camada mais externa de uma estrutura.

cosmopolita. Termo usado para descrever uma espécie ou um táxon mais elevado que apresente uma distribuição geográfica extremamente ampla, como a distribuição mundial dos humanos.

coxa, coxópode (do latim *coxa* = quadril + do grego *pous, podos* = pés). O artículo proximal do apêndice de um inseto ou de um aracnídeo; o artículo proximal do protopodito dos crustáceos.

crescimento exponencial. Refere-se ao aumento do número de indivíduos em uma população pelo menos por um fator de 2 em cada geração.

crescimento neoplásico. Proliferação de células até uma taxa alta anormal, dentro do corpo de um organismo multicelular, que leva a tumores e metástases cancerosas.

cretino (do francês *crétin* [dialeto] = cretino, do francês, a partir do latim *christianus* = cristão, para indicar que os idiotas mais aflitos também são humanos). Ser humano com retardo mental, somático e sexual grave, causado por hipotireoidismo nos primeiros estágios do desenvolvimento.

crisálida (do latim, originado do grego, *chrysos* = ouro). A pupa de uma borboleta.

crista (do latim *crista* = crista). Crista ou nervura em um órgão do corpo ou organela; projeção em forma de placa formada pelas membranas internas da mitocôndria.

crista neural. Populações de células embrionárias derivadas do ectoderma que se diferenciam em muitas estruturas esqueléticas, neurais e sensoriais únicas dos vertebrados.

cromátide (do grego *chromato*, de *chrōma* = cor + do latim *id* = ramo feminino para partícula de um tipo específico). Cromossomo replicado unido à sua cromátide-irmã pelo centrômero; separa-se na anáfase da mitose ou anáfase da

segunda divisão meiótica e torna-se um cromossomo-filho.

cromatina (do grego *chrōma* = cor). A nucleoproteína do cromossomo; o material hereditário que contém DNA.

cromatóforo (do grego *chrōma* = cor + *pherein*, apresentar). Célula pigmentar, geralmente localizada na derme, na qual o pigmento pode estar disperso ou concentrado.

cromossomo (do grego *chrōma* = cor + *sōma* = corpo). Corpo complexo, esférico ou em forma de bastão, que emerge do retículo nuclear durante a mitose, divide-se longitudinalmente e carrega a porção dos organismos com informação genética, os genes, compostos de DNA.

cromossomos politênicos (do grego *polys* = muitos + *tainia* = banda). Cromossomos das células somáticas de alguns insetos, nos quais a cromatina sofre várias replicações sem que ocorra mitose.

cromossomos sexuais. Cromossomos que determinam o sexo de um animal. Podem apresentar poucos ou muitos genes.

***crossing over*.** Troca de partes entre cromátides não irmãs na sinapse, durante a primeira divisão meiótica.

cruzamento-teste. Cruzamento genético utilizado para determinar o genótipo (homozigoto *versus* heterozigoto) de um indivíduo que apresenta um fenótipo geneticamente dominante. O indivíduo testado é cruzado com um indivíduo recessivo homozigoto. Indivíduos homozigotos testados produzem apenas descendentes com o fenótipo dominante, enquanto indivíduos heterozigotos produzem descendentes em números aproximadamente iguais de fenótipos dominantes e recessivos.

ctenídios (do grego *kteis* = pente). Estruturas em forma de pente, particularmente as brânquias de moluscos; termo também aplicado às placas ciliadas dos Ctenophora.

cúpula (do latim *cupula* = pequena cuba). Estrutura pequena, em forma de cone invertido, que recobre outra; matriz gelatinosa que cobre os filamentos das células na linha lateral e nos órgãos de equilíbrio.

cutícula (do latim *cutis* = pele). Camada orgânica protetora, acelular, secretada pelo epitélio externo (hipoderme) de muitos invertebrados. Em vertebrados, o termo refere-se à epiderme ou revestimento externo.

D

dactilozooide (do grego *dakos* = mordida + *tylos* = saliência + *zōon* = animal). Pólipo de um hidroide colonial especializado em autodefesa ou em matar presas.

dados (do grego *dateomai* = dividir, cortar em pedaços). Os resultados ou observações descritivas de um experimento científico sobre os quais uma conclusão é baseada.

dança circular. Comportamento realizado por um enxame de abelhas para indicar aos outros membros da população do enxame que a fonte de alimento está próxima.

dança do requebrado. Comportamento complexo efetuado por uma abelha operária para indicar a direção para uma fonte alimentar distante aos demais membros da população da colônia.

darwinismo. Teoria sobre evolução que enfatiza a descendência dos organismos vivos a partir de um ancestral comum, mudança gradual, multiplicação de espécies e seleção natural.

decíduo (do latim *decidere* = cair). Estrutura que sofre deposição ou queda ao final de um período de crescimento.

decompositor. Um **consumidor** que quebra a matéria orgânica em componentes solúveis disponíveis às plantas na base da cadeia alimentar; bactérias e fungos constituem a maioria desses organismos.

dedução (do latim *deductus* = manter apartado, rachar, separado). Arrazoado construído do geral ao particular, das premissas dadas, até a obtenção de uma necessária conclusão.

defensinas. Peptídios antimicrobianos produzidos, abundantemente, pelas células das camadas internas e externas do intestino, sistema urogenital e pelos neutrófilos dos mamíferos.

deleção. Quebra e perda de material cromossômico de um cromossomo.

deme (do grego *populace*). População local de animais estreitamente relacionados.

demografia (do grego *demos* = povo + *graphy*). Estudo das propriedades da taxa de crescimento e da **estrutura etária** das populações.

dendrito (do grego *dendron* = árvore). Qualquer processo da célula nervosa condutor de impulsos para o corpo celular.

dependente de densidade. Referente a fatores bióticos ambientais, tais como predadores e parasitos, cujos efeitos sobre uma

população variam de acordo com o número de organismos da população.

deriva genética. Mudança aleatória, que ocorre ao acaso, na frequência dos alelos de uma população. Em populações pequenas, a variação genética em um loco pode ser perdida pela fixação ao acaso de uma única variável de um alelo.

derme. Camada mesodérmica, sensorial, interna da pele; córion.

dérmico (do grego *derma* = pele). Pertencente à derme; cutâneo.

descendência comum. Teoria de Darwin de que todas as formas de vida são derivadas de uma população ancestral comum através de uma ramificação de linhagens evolutivas.

desenvolvimento direto. Sequência do ciclo vital do zigoto ao adulto sem ocorrência de estágios larvais.

desenvolvimento em mosaico. Desenvolvimento embrionário caracterizado pela diferenciação independente de cada parte do embrião; clivagem determinada.

desenvolvimento indireto. Sequência do ciclo de vida desde o zigoto até o adulto com estágios larvais intermediários.

desenvolvimento regulador. Desenvolvimento embrionário determinado por interações de células vizinhas; o destino das células não é determinado pelo conteúdo citoplasmático; o mesmo que clivagem indeterminada.

deslocamento de caracteres. Diferenças morfológicas ou comportamentais dentro de uma espécie originadas por competição com outra espécie; características típicas de uma espécie diferem conforme a outra espécie esteja presente ou ausente na comunidade local.

desmossomo (do grego *desmos* = ligação + *sōma* = corpo). Placa em forma de botão que atua como conexão intercelular.

desnutrição úmida. Malnutrição causada por dieta rica em carboidratos e pobre em proteínas.

desoxirribose (do latim *deoxy* = perda de oxigênio + *ribose* = açúcar do tipo pentose). Açúcar com cinco carbonos na cadeia e um átomo de oxigênio a menos do que a ribose no carbono 2′; forma parte fundamental da estrutura dos nucleotídios do DNA.

despolarização. Mudança de voltagem em direção positiva em um gradiente através de uma membrana plasmática (ver **potencial de membrana**). Isto propicia a transmissão de um sinal em células excitáveis, tais como as células nervosas, musculares e sensoriais.

determinação sincicial. Durante o desenvolvimento embrionário, a difusão de moléculas dentro do citoplasma sincicial fornece informação que especifica o destino celular após a citocinese.

determinante antigênico. Ver **epítopo**.

determinante morfogenético. Certas proteínas ou RNA mensageiros no citoplasma do ovo distribuídos dentre as células descendentes durante a clivagem para direcionar a expressão gênica posterior e para especificar o destino celular; a base do desenvolvimento em mosaico.

detritívoros. Organismos aquáticos que consomem detritos, pequenos organismos do solo e outros sedimentos.

detrito (do latim *detritus* = aquilo que está pulverizado, esgotado). Qualquer resíduo finamente particulado de origem orgânica ou inorgânica.

Deuterostomia (do grego *deuterus* = segundo, secundário + *stoma* = boca). Grupo de filos nos quais a clivagem é indeterminada (reguladora) e primitivamente radial. O mesoderma é enterocélico e o orifício anal deriva do blastóporo. Inclui os Echinodermata, Chordata e Hemichordata; contrasta com **Protostomia**.

dextrógiro (do latim *dexter* = destro). Pertencente à direita; a concha dos gastrópodes é denominada dextrógira se, em posição frontal ao observador e com a espira para cima, sua abertura ficar à direita da columela.

díade (do grego *dyas* = dois). Um dos dois grupos de cromossomos formados pela divisão de uma tétrade durante a primeira divisão meiótica.

diafragma (do grego *dia* = separar + *phragm* = repartição). Músculo laminar que separa as cavidades torácica e abdominal dos mamíferos. A contração do músculo propicia a entrada de ar nos pulmões.

diapausa (do grego *diapausis* = pausa). Período de interrupção do desenvolvimento, no ciclo vital de insetos e outros animais, no qual a atividade fisiológica é muito baixa e o animal está altamente resistente a condições externas desfavoráveis.

diápsido (do grego *di* = dois + *apsis* = arco). Amniotas cujo crânio apresenta dois pares de aberturas temporais; inclui os

répteis atuais (tartarugas possivelmente excluídas) e as aves como representantes vivos.

diástole (do grego *diastolē* = dilatação). Relaxamento e expansão passiva do coração quando as câmaras são preenchidas por sangue.

diblástico (do grego *diploos* = duplo + *blastos* = botão). Organismo com dois folhetos germinativos: endoderma e ectoderma.

dictiossomo (do grego *diction* = lançar + *sōma* = corpo). Parte do sistema secretor do retículo endoplasmático de protozoários, também chamada unidade do complexo de Golgi.

dificerca (do grego *diphyēs* = duplicado + *kerkos* = cauda). Cauda afilada como em peixes pulmonados; coluna vertebral reta ao longo de toda a sua extensão.

difiodonte (do grego *diphyēs* = duplicado + *odous* = dente). Animal com duas dentições sucessivas, a primeira decídua e a segunda permanente.

difusão (do latim *diffusus* = dispersão). Movimento de partículas ou moléculas de uma área, onde estão em concentração alta, para outra, com baixa concentração.

difusão facilitada. Transporte mediado no qual uma proteína transmembrana torna possível a difusão de uma molécula através da membrana celular na direção de um gradiente de concentração; contrasta com **transporte ativo**.

digestão. Redução do alimento por meios mecânicos e químicos a moléculas simples e solúveis passíveis de absorção e transporte para o interior das células.

digitígrado (do latim *digitus* = dedo, dedo do pé + *gradus* = degrau). O que caminha sobre os dedos com a parte posterior do pé elevada; contrasta com **plantígrado** na descrição da locomoção dos mamíferos.

di-híbrido (do grego *dis* = duplo + do latim *hybrida* = prole mista). Híbrido cujos pais diferem em dois caracteres distintos; prole com dois alelos diferentes em dois locos diferentes, por exemplo *A*/*a* *B*/*b*.

1,25-di-hidroxivitamina D_3. Forma hormonalmente ativa da vitamina D que aumenta a absorção de cálcio do sistema digestivo e dos ossos pela corrente sanguínea e diminui a perda de cálcio do sangue para a urina.

dimorfismo (do grego *di* = dois + *morphē* = forma). Existência de duas formas distintas em uma espécie com respeito a cor, sexo, estrutura orgânica etc. Ocorrência de dois tipos de zooides em um organismo colonial.

dinâmica de metapopulações. Estrutura de uma grande população que compreende numerosas subpopulações semiautônomas, denominadas demes, com alguma limitação de deslocamento de indivíduos entre tais demes. Demes de uma metapopulação são, com frequência, geograficamente distintos.

dioico (do grego *di* = dois + *oikos* = casa). Apresenta gônadas masculinas e femininas em indivíduos separados.

diploide (do grego *diploos* = duplo + *eidos* = forma). O que apresenta o número somático de cromossomos (2n, ou duplo) ou 2 vezes o número característico dos gametas de uma dada espécie.

disco basal. Local de fixação aboral dos pólipos de cnidários.

disco oral. A extremidade de um pólipo de cnidário que contém a boca.

dispersão. Movimento de organismos do seu local de nascimento para uma área geográfica nova, eleita como residência permanente. Eventos fundadores são casos especiais, raros, nos quais os indivíduos em dispersão cruzam uma barreira geográfica desfavorável à sobrevivência e iniciam uma população nova além da barreira.

dissacarídios (do grego *dis* = 2 vezes + do latim *saccharum* = açúcar). Classe de açúcares (como lactose, maltose e sacarose) que liberam dois monossacarídios por hidrólise.

distal. Mais afastado do centro do corpo do que um ponto de referência.

distribuição disjunta. Referente a uma distribuição geográfica em que uma espécie ou grupo de espécies estreitamente relacionadas estão separados em duas ou mais áreas geograficamente isoladas.

diversidade de espécies. O número de **espécies** distintas que coexistem em determinado tempo e espaço de maneira a formar uma **comunidade** ecológica.

DNA. Ver **ácido desoxirribonucleico**.

DNA complementar (DNAc). DNA sintetizado pela transcrição da sequência de bases de um mRNA em DNA, em presença de uma transcriptase reversa; também chamado **DNA cópia**.

DNA cópia. Ver **DNA complementar**.

DNA ligase. Enzima que une as extremidades de duas peças separadas de DNA.

DNA recombinante. DNA de duas espécies diferentes, como, por exemplo, um vírus e um mamífero combinados em uma única molécula.

DNAc. Ver **DNA complementar**.

dominância incompleta. Ver **herança intermediária**.

dominante. Alelo que se expressa independentemente da natureza do alelo correspondente no cromossomo homólogo.

domínio. Instância taxonômica informal acima do reino lineano; Archaea, Bacteria e Eucarya são domínios.

dorsal (do latim *dorsum* = costas). Em direção às costas ou superfície superior de um animal.

duodeno (do latim *duodeni* = cada doze; do francês, seu comprimento ao redor de 12 dedos da largura). A primeira e menor porção do intestino delgado, entre a extremidade pilórica do estômago e o jejuno.

dupla-hélice. Estrutura fundamental de uma molécula de DNA que consiste em duas cadeias pareadas, mantidas unidas pelo pareamento de bases complementares, e que formam a estrutura tridimensional de uma alfa-hélice. As cadeias pareadas são antiparalelas porque a terminação 3′ de uma cadeia opõe-se à terminação 5′ da outra.

duplicação. Inserção em um cromossomo de uma cópia extra de material cromossômico.

E

ecdise (do grego *ekdysis* = desvestir-se, escapar). Deposição da camada externa cuticular; a muda dos insetos e crustáceos.

ecdisona (do grego *ekdysis* = desvestir-se). Hormônio da muda dos artrópodes, produzido pelas glândulas protorácicas dos insetos e pelo órgão Y dos crustáceos. Estimula o crescimento e a ecdise.

ecdisotropina (do grego *ekdysis* = desvestir-se, escapar + *tropos* = uma volta, mudança). Hormônio secretado por células cerebrais de insetos que estimula a glândula protorácica a liberar o hormônio da muda. Hormônio protoracicotrópico. Hormônio cerebral.

ecoclina (do grego *oikos* = casa + *klino* = inclinar, reclinar). Gradiente entre dois biomas adjacentes; um gradiente de condições ambientais.

ecologia (do grego *oikos* = casa + *logos* = discurso). Parte da biologia que trata das relações entre os organismos e seu ambiente.

ecologia comportamental. Estudo dos comportamentos animais, como aqueles usados para favorecer a sobrevivência e a reprodução, no *habitat* natural de uma população.

ecossistema (eco[logia] do grego *oikos* = casa + sistema). Unidade ecológica composta por uma comunidade biótica e o ambiente não vivo (abiótico), cujas interações produzem um sistema estável.

ecótono (eco[logia] do grego *oikos* = casa + *tonos* = estresse). Zona de transição entre duas comunidades adjacentes.

écrina (do grego *ek* = fora + *krinein* = separar). Aplica-se a um tipo de glândula sudorípara de mamíferos produtora de uma secreção aquosa.

ectoderma (do grego *ektos* = fora + *derma* = pele). Camada externa de células de um embrião em estágio inicial (gástrula); um dos folhetos germinativos; às vezes usado para incluir tecidos derivados do ectoderma.

ectognato (do grego *ektos* = fora + *gnathos* = maxilar). Caráter derivado da maioria dos insetos; mandíbulas e maxilas fora da cápsula cefálica.

ectolécito (do grego *ektos* = fora + *lekithos* = vitelo). Vitelo para a nutrição do embrião fornecido por células separadas da célula-ovo, mas envolvidas, conjuntamente com o zigoto, pela casca do ovo.

ectoneural (do grego *ektos* = fora + *neuron* = nervo). Sistema nervoso oral (principal) dos equinodermos.

ectoparasita. **Parasito** residente na superfície externa do organismo hospedeiro; contrasta com **endoparasita**.

ectoplasma (do grego *ektos* = fora + *plasma* = forma). O córtex de uma célula ou a parte do citoplasma imediatamente sob a superfície da célula; contrasta com **endoplasma**.

ectotérmico (do grego *ektos* = fora + *thermē* = calor). Apresenta temperatura corporal variável, derivada do calor adquirido do ambiente; contrasta com **endotérmico**.

edema (do grego *oidēma* = inchaço). Inchaço causado pelo vazamento de fluido sanguíneo no espaço intersticial.

efeito Bohr. Característica da hemoglobina que causa um maior grau de sua dissociação do oxigênio na presença de altas

concentrações de dióxido de carbono.

efeito médio. Um parâmetro genético quantitativo que estima o incremento da contribuição de cada cópia de determinado alelo ao valor médio de determinado fenótipo (como peso ou altura) em uma população estudada. O efeito médio é calculado a partir do valor médio do fenótipo em toda a população, com os dados da medida das frequências populacionais de todos os genótipos que contêm o alelo e do desvio médio de cada classe de genótipo.

eferente (do latim *ex* = fora + *ferre* = apresentar). Estrutura responsável pela comunicação ou transporte de um órgão para o exterior, como, por exemplo, condução de impulsos nervosos para fora do cérebro ou de sangue para fora de um órgão; contrasta com **aferente**.

efetor (do latim *efficere* = fazer passar). Órgão, tecido ou célula, ativado em resposta a determinado estímulo.

éfira (do grego *Ephyra* = uma cidade grega). Referente à aparência encastelada. Broto de medusa originado do pólipo de um cifozoário.

egestão (evacuação) (do latim *egestus* = descarregar). Ato de rejeitar material indigerível, ou resíduos do corpo, por qualquer rota normal.

elefantíase. Desfiguração causada por infecção crônica pelas filárias dos vermes *Wuchereria bancrofti* e *Brugia malayi*.

elétron. Partícula subatômica com carga negativa e massa de $9{,}1066 \times 10^{-28}$ g.

elevação continental. Sedimentos grosseiros acumulados na base do talude continental submarino.

embriogênese (do grego *embryon* = embrião + *genesis* = origem). A origem e o desenvolvimento do embrião; embriogenia.

emergência (do latim *e* = fora + *mergere* = saltar). Aparecimento de propriedades, em um sistema biológico (nos níveis molecular, celular, organísmico ou específico), que não podem ser deduzidas do conhecimento das partes componentes tomadas separadamente ou em combinações parciais; tais propriedades são chamadas **propriedades emergentes**.

emulsão (do latim *emulsus* = tornar leitoso). Um sistema coloidal no qual as duas fases são líquidas.

encefalina (do grego *endon* = dentro + *kephale* = cabeça). Grupo de pequenos peptídios cerebrais com qualidades semelhantes às dos opiatos.

encistamento. Processo de formação do cisto.

endêmico (do grego *en* = em + *demos* = população). Peculiar a certa região ou país; nativo de uma área restrita; não introduzido.

endergônico (do grego *endon* = interno + *ergon* = trabalho). Usado em referência a uma reação química que requer energia; absorve energia.

endito (do grego *endon* = interno). Lobo medial do protopodito da pata de crustáceos.

endocitose (do grego *endon* = interno + *kytos* = compartimento vazio). Englobamento de material por fagocitose, pinocitose, endocitose mediada por receptores e endocitose não específica.

endocitose mediada por receptor. Endocitose de moléculas grandes que são ligadas a receptores de superfície, formando vesículas revestidas por clatrina.

endocondral (do grego *endon* = interno + *chondros* = cartilagem). Tipo de ossificação em que o tecido cartilaginoso embrionário é substituído por tecido ósseo.

endócrina (do grego *endon* = interno + *krinein* = separar). Glândula sem ducto que libera sua secreção diretamente no sangue ou linfa.

endoderma (do grego *endon* = interno + *derma* = pele). Folheto germinativo mais interno de um embrião que participa da formação do intestino embrionário; também referente a tecidos derivados do endoderma.

endoesqueleto (do grego *endon* = dentro + *skeletos* = rígido). Esqueleto ou estrutura de sustentação localizada no interior dos tecidos vivos de um organismo; contrasta com **exoesqueleto**.

endogamia. A tendência de indivíduos de uma população acasalar-se, preferencialmente, com parentes próximos. Também utilizado o termo *inbreeding*, do inglês.

endognato (do grego *endon* = interno + *gnathous* = maxila). Caráter ancestral em insetos, observado nas ordens Diplura, Collembola e Protura: mandíbulas e maxilas parcialmente encerradas na cápsula cefálica.

endolécito (do grego *endon* = interno + *lekithos* = vitelo). Vitelo para nutrição do embrião incorporado ao citoplasma do zigoto.

endolinfa (do grego *endon* = interno + *lympha* = água). Fluido que preenche a maior parte do labirinto membranoso da orelha interna dos vertebrados.

endométrio (do grego *endon* = interno + *mētra* = útero). Membrana mucosa que reveste o útero.

endonuclease de restrição. Enzima que corta uma molécula de DNA em determinada sequência de bases.

endoparasita. Parasito residente no interior do corpo do seu organismo hospedeiro; contrasta com **ectoparasita**.

endoplasma (do grego *endon* = interno + *plasma* = molde ou forma). Camada de citoplasma localizada imediatamente ao redor do núcleo; contrasta com **ectoplasma**.

endópode (do grego *endon* = interno + *pous*, *podos* = pé). Ramo medial do apêndice birreme de um crustáceo.

endopterigoto (do grego *endon* = dentro + *pteron* = pena, asa). Inseto no qual os primórdios das asas desenvolvem-se internamente com metamorfose holometábola.

endorfina (contração das palavras endógeno e morfina). Grupo de neuropeptídios cerebrais, semelhantes aos opiatos, moduladores da percepção da dor e envolvidos em diversas outras funções.

endossimbiose (do grego *endon* = dentro + *syn* = com + *bios* = vida). Associação entre organismos de diferentes espécies na qual um vive no interior do outro.

endóstilo (do grego *endon* = dentro + *stylos* = coluna). Sulco ciliado do assoalho da faringe dos tunicados, cefalocordados e estágios larvais de peixes agnatos, que produz muco utilizado para aglutinar partículas de alimento que são encaminhadas, por batimento ciliar, à parte posterior do tubo digestivo.

endotélio (do grego *endon* = dentro + *thēlē* = mamilo). Epitélio pavimentoso simples que reveste as cavidades internas do sistema circulatório, como o coração e os vasos sanguíneos e linfáticos. Adj., **endotelial**.

endotérmico (do grego *endon* = dentro + *thermē* = calor). Ter a temperatura do corpo determinada pelo calor derivado do metabolismo oxidativo do próprio animal; contrasta com **ectotérmico**.

energia de ativação. Mínima energia necessária para iniciar uma reação química.

energia livre. Energia disponível para a realização de trabalho em um sistema químico.

enterocele (do grego *enteron* = intestino + *koilos* = oco). Tipo de celoma originado pela evaginação de sacos mesodérmicos a partir do endoderma do intestino primitivo.

ênteron (do grego *enteron* = intestino). A cavidade digestiva.

entocódio (do latim *entos* = dentro + *codex* = registro). Uma das três camadas, com o endoderma e o ectoderma, de um botão de medusa em desenvolvimento em uma colônia de hidrozoários; o entocódio deriva do ectoderma e produz músculos lisos e estriados na medusa.

entognatia. Condição pela qual as bases das peças bucais encontram-se encerradas na cápsula cefálica em insetos das ordens Collembola, Diplura e Protura.

entomologia (do grego *entoma* = um inseto + *logos* = discurso). Estudo dos insetos.

entozoico (do grego *entos* = dentro + *zōon* = animal). Que vive no interior de outro animal; parasito interno (principalmente vermes parasitos).

entropia (do grego *en* = em, sobre + *tropos* = volta, mudança de disposição). A proporção de energia de um sistema não disponível para realizar trabalho.

enzima (do grego *enzymos* = levedado + *en* = em + *zyme* = levedo). Substância produzida por células vivas capaz de acelerar transformações químicas específicas, como hidrólise, oxidação ou redução, permanecendo inalterada no processo; um catalisador biológico.

epiderme (do grego *epi* = em, sobre + *derma* = pele). Camada externa da pele, não vascularizada e de origem ectodérmica; nos invertebrados, uma camada única de epitélio ectodérmico.

epidídimo (do grego *epi* = em, sobre + *didymos* = testículo). Porção enovelada do ducto espermático junto ao testículo.

epigênese (do grego *epi* = em, sobre + *genesis* = nascimento). Visão embriológica (e geralmente aceita) segundo a qual um

embrião é um novo ser, que se desenvolve e se diferencia passo a passo a partir de um zigoto indiferenciado sofrendo divisão celular; a produção progressiva de partes novas que não existiam no zigoto original.

epigenética (do grego *epi* = em, sobre + *genesis* = nascimento). Estudo das relações entre genótipo e fenótipo mediadas por processos de desenvolvimento.

epinefrina (do latim *ad* = para + *renalis* = pertencente aos rins). Hormônio produzido pela glândula suprarrenal.

epipelágico. Referente ao nível superior do pelagial marinho, que recebe mais iluminação do que zonas mais profundas.

epipodito (do grego *epi* = em, sobre + *pous*, *podos* = pé). Processo lateral articulado ao protopodito do apêndice de um crustáceo, frequentemente modificado como guelra.

epistasia (do grego *epi* = em, sobre + *stasis* = conservação). Supressão da expressão de um alelo de determinado loco pela ação de um alelo localizado em outro loco.

epístoma (do grego *epi* = em, sobre + *stoma* = boca). Placa que recobre a boca em alguns lofoforados e que contém a protocele.

epitélio (do grego *epi* = em, sobre + *thēlē* = mamilo). Tecido que recobre uma superfície livre ou reveste um tubo ou cavidade.

epitélio escamoso (do latim *squama* = escama + *osus* = cheio de). Epitélio simples composto de células nucleadas achatadas.

epitélio olfatório. Tecido da superfície quimiossensorial especializada dentro das cavidades nasais de vertebrados aquáticos e terrestres.

epíteto específico. A segunda palavra (grafada em letras minúsculas) na nomenclatura binomial lineana de espécie, usada para separar determinada espécie dos demais membros do mesmo gênero.

epítoco (do grego *epitokos* = frutífero). Parte posterior de um poliqueta marinho dilatada pela presença de gônadas em desenvolvimento durante o período de reprodução; contrasta com **átoco**.

epítopo. A parte de um antígeno à qual se liga um anticorpo ou um receptor de uma célula T. Também chamado **determinante antigênico**.

equação logística. Fórmula matemática que descreve uma curva sigmoide ideal do crescimento de uma população.

equilíbrio de Hardy-Weinberg. Demonstração matemática de que o processo hereditário mendeliano não altera as frequências populacionais de alelos nem de genótipos ao longo das gerações, e que uma mudança nas frequências dos alelos ou genótipos requer fatores tais como seleção natural, deriva genética em populações finitas, mutação recorrente, migração de indivíduos entre populações e acasalamento não randômico.

equilíbrio pontuado. Modelo de evolução no qual a mudança morfológica evolutiva é descontínua, estando associada primariamente com eventos geológicos discretos e instantâneos de especiação que levam à ramificação filogenética; a estase morfológica evolutiva caracteriza as espécies entre esses episódios de especiação; contrasta com **gradualismo filético**.

eritroblastose fetal (do grego *erythros* = vermelho + *blastos* = germe, + *osis* = uma doença; do latim *fetalis* = relativo ao feto). Doença própria de crianças, desenvolvida quando a mãe Rh-negativa produz anticorpos contra o sangue Rh-positivo do feto. Ver **tipo sanguíneo**.

eritrócito (do grego *erythros* = vermelho + *kytos* = cavidade vazia). Célula vermelha do sangue; contém hemoglobina para transportar oxigênio dos pulmões ou brânquias até os tecidos; nos mamíferos, essas células perdem o núcleo quando se formam, enquanto as de outros vertebrados o retêm.

escálides (do grego *skalis* = enxada, enxadão). Espinhos curvos na introverte dos quinorrincos.

escama placoide (do grego *plax*, *plakos* = tablete, placa). Tipo de escama encontrada em peixes cartilaginosos, com uma placa basal de dentina incluída na epiderme e um espinho voltado para trás, revestida por esmalte.

escamas cicloides (do grego *kiklos* = círculo). Escamas dérmicas dos peixes, com as margens posteriores lisas, finas e sobrepostas umas às outras.

escamas ctenoides (do grego *kteis*, *ktenos* = pente). Escamas dos peixes mais avançados: finas, dérmicas, arranjadas umas sobre as outras; as margens posteriores expostas apresentam espinhos finos, similares a dentes.

escamas ganoides (do grego *ganos* = brilho). Escamas robustas, ósseas, romboidais, que não se sobrepõem, típicas de alguns peixes ósseos.

esclerito (do grego *sklērus* = duro). Uma placa ou espícula, calcária ou quitinosa, dura; uma das placas que formam o exoesqueleto de artrópodes, principalmente de insetos.

escleroblasto (do grego *sklēros* = duro + *blastos* = germe). Amebócito especializado para secretar espículas; ocorre em esponjas.

esclerócito (do grego *sklēros* = duro + *kytos* = compartimento vazio). Amebócito de esponjas que secreta espículas.

esclerótica (do grego *sklēros* = duro). Relativo à camada externa e mais resistente do globo ocular.

esclerotina (do grego *scklērotēs* = dureza). Proteína escura, insolúvel, que permeia a cutícula dos artrópodes.

esclerotização. Processo de endurecimento da cutícula dos artrópodes por meio da formação de ligações cruzadas estabilizadoras entre cadeias de peptídios de moléculas de proteína adjacentes.

escoadouro. Subpopulação ("deme") cujos membros são desproporcionalmente retirados de outras subpopulações da mesma espécie (ver **dinâmica de metapopulações**); por exemplo, uma subpopulação que ocupa uma área ambientalmente instável e cujos membros são periodicamente destruídos por mudanças climáticas e, então, repovoada por colonizadores vindos de outros "demes", quando forem restabelecidas as condições favoráveis.

escólex (do grego *skōlēx* = verme). Órgão de fixação de um platelminto; apresenta ventosas e, em alguns, ganchos; na parte posterior do escólex, diferenciam-se novas proglótides.

escroto (do latim *scrotum* = saco). A bolsa que contém os testículos na maioria dos mamíferos.

esfíncter (do grego *sphinkter* = faixa, esfíncter, derivado de *sphingein* = prender com força). Músculo em forma de anel, capaz de fechar uma abertura tubular por constrição.

especiação (do latim *species* = tipo). Processo ou evento evolutivo pelo qual surgem novas espécies.

especiação alopátrica. Hipótese de que novas espécies são formadas compartilhando uma espécie ancestral em subpopulações geograficamente isoladas, o que envolve **barreiras reprodutivas** entre elas por meio de divergência evolutiva independente de seu ancestral comum.

especiação parapátrica. Ramificação de linhagem populacional para formar espécies separadas nas quais as distribuições geográficas das linhagens divergentes majoritariamente não se sobrepõem, mas fazem contato ao longo de uma fronteira estreita. Esse controvertido modo de especiação contrasta com a especiação alopátrica e a especiação simpátrica.

especiação simpátrica. Ramificações de linhagens de uma população que resultam em diferentes espécies enquanto essas linhagens divergentes coabitam uma área geográfica. Um modelo controvertido de especiação que contrasta com a especiação alopátrica e a especiação parapátrica.

especiação vicariante. Formação de espécies por alopatria iniciando-se pela intrusão de uma barreira física que fragmenta uma espécie em populações isoladas geograficamente. Opõe-se à especiação por um efeito de fundador, a qual exige que o estabelecimento de uma nova população tenha ocorrido por um raro deslocamento de indivíduos através de uma forte barreira geográfica para dentro de um território não ocupado pela população ancestral.

espécie (do latim *species* = tipo particular). Grupo de indivíduos que se reproduzem entre si e têm ancestrais comuns, e que se encontram reprodutivamente isolados de todos os outros grupos; unidade taxonômica situada abaixo de gênero, e designada por meio de um binômio que consiste no nome do gênero seguido do nome da espécie.

espécie-chave. Espécie (tipicamente um predador) cuja remoção conduz a uma redução na diversidade das demais espécies de uma comunidade.

espécies crípticas (gêmeas). Espécies isoladas reprodutivamente e tão semelhantes morfologicamente que são difíceis ou impossíveis de serem distinguidas, usando-se caracteres morfológicos.

especificação citoplasmática. Processo pelo qual moléculas no citoplasma de cada célula determinam o destino dessa célula durante a clivagem. O mesmo que especificação autônoma.

especificação condicional. Difusão molecular de células vizinhas, durante a clivagem embrionária, que fornece informação posicional para especificar o destino da célula.

espécime-tipo. Indivíduo depositado em um museu que define formalmente o nome de uma espécie por ele representada.

espermateca (do grego *sperma* = semente + *thēkē* = estojo). Compartimento no órgão reprodutivo feminino para receber e armazenar os espermatozoides.

espermátide (do grego *sperma* = semente + *eidos* = forma). Estágio de desenvolvimento da célula reprodutiva masculina formado pela divisão do espermatócito secundário; dá origem ao espermatozoide.

espermatócito (do grego *sperma* = semente + *kytos* = compartimento oco). Estágio de desenvolvimento da célula reprodutiva masculina; origina uma espermátide.

espermatóforo (do grego *sperma*, *spermatos* = semente + *pherein* = conter). Cápsula que envolve os espermatozoides; produzido por machos de diversos grupos de invertebrados e de alguns vertebrados.

espermatogênese (do grego *sperma* = semente + *genesis* = origem). Formação e maturação dos espermatozoides.

espermatogônia (do grego *sperma* = semente + *gonē* = descendentes). Precursor da célula reprodutiva masculina madura; origina diretamente o espermatócito.

espícula (do latim, dimimutivo *spica* = ponta). Uma das diminutas estruturas esqueléticas calcárias ou silicosas encontradas nas esponjas, radiolários, alguns corais e pepinos-do-mar.

espinho neural. Uma projeção dorsal da vértebra que funciona como local de ancoragem do músculo.

espiráculo (do latim *spiraculum*, de *spirare* = respirar). Abertura externa da traqueia, em artrópodes. Uma das duas aberturas na cabeça dos elasmobrânquios para a passagem de água. Abertura exalante da câmara branquial dos girinos.

espongina (do latim *spongia* = esponja). Material fibroso e colagenoso que constitui a rede esquelética das esponjas (Demospongiae).

espongioblasto (do grego *spongos* = esponja + *blastos* = broto). Célula das esponjas que secreta a proteína espongina.

espongiocele (do grego *spongos* = esponja + *koilos* = oco). Cavidade central das esponjas.

espongiócito (do grego *spongos* = esponja + *kytos* = compartimento oco). Célula das esponjas responsável pela secreção de espongina.

esporocisto (do grego *sporos* = semente + *kystis* = bolsa). Estágio larval no ciclo de vida dos trematódeos; origina-se de um miracídio.

esporogonia (do grego *sporos* = semente + *gonos* = nascimento). Fissão múltipla que produz esporozoítos após a formação do zigoto.

esporozoíto (do grego *sporos* = semente + *zōon* = animal + *ite* = sufixo que indica uma parte do corpo). Estágio no ciclo de vida de muitos protozoários esporozoários; liberado dos oocistos.

esqualeno (do latim *squalus* = um tipo de peixe). Um hidrocarboneto triterpeno acíclico líquido encontrado especialmente no fígado de tubarões.

esqueleto hidrostático. Massa de fluido ou de parênquima maleável envolvida por uma parede muscular para promover o suporte necessário a uma ação muscular antagônica; por exemplo, o parênquima em animais acelomados e fluidos periviscerais em pseudocelomados servem como esqueletos hidrostáticos.

esquistossomose (do grego *shitos* = dividido + *soma* = corpo + *lasis* = doença). Infecção por trematódeos do gênero *Schistosoma*.

esquizocele (do grego *schizo*, de *schizein* = dividir-se + *koilōma* = cavidade). Celoma originado por divisão do mesoderma embrionário. Subst. **esquizocelomado**, animal com uma esquizocele, tal como um artrópode ou um molusco. Adj., **esquizocélico**, o processo de formação do celoma por divisão do mesoderma.

esquizogonia (do grego *schizein* = dividir-se + *gonos* = semente). Múltiplas divisões assexuadas.

estado de caráter derivado. É a condição de um caráter taxonômico, inferida após uma análise cladística, que aparece dentro do táxon para o qual se está realizando a análise cladística. Difere da condição do caráter que foi a herdada do ancestral comum.

estampagem. Padrão de aprendizado normalmente rápido e estável que surge nos primeiros estágios de vida de indivíduos de uma espécie social e envolve o reconhecimento de sua própria espécie; pode envolver uma atração relativa ao primeiro objeto visto em movimento. Também utilizado o termo *imprinting* (do latim *imprimere* = imprimir, impressão), do inglês.

estatoblasto (do grego *statos* = fixo, parado + *blastos* = germe). Estágio resistente ao inverno produzido assexuadamente por diversos ectoproctos de água doce.

estatocisto (do grego *statos* = parado + *kystis* = bexiga). Órgão sensorial de equilíbrio; um cisto celular preenchido por fluido e que contém um ou mais grânulos (estatólitos) usados para a orientação sensorial com relação à força da gravidade.

estatólito (do grego *statos* = parado + *lithos* = pedra). Pequeno corpo calcário que repousa sobre tufos de cílios do estatocisto.

estenoalino (do grego *stenos* = estreito + *hals* = sal). Relativo a organismos aquáticos que apresentam uma tolerância restrita a variações na concentração de sal na água do ambiente.

estenofágico (do grego *stenos* = estreito + *phagein* = alimentar-se). Que se alimenta de poucos tipos de alimento.

estenotópico (do grego *stenos* = estreito + *topos* = local). Refere-se a um organismo com uma estreita faixa de adaptabilidade a mudanças ambientais; que apresenta uma estreita distribuição ambiental.

estereogástrula (do grego *stereos* = sólido + *gastēr* = estômago + do latim *ula*, diminutivo). Um tipo sólido de gástrula, como a plânula dos cnidários.

estereoma (do grego *stereos* = sólido, duro, firme). Estrutura em rede dos ossículos do endoesqueleto dos equinodermos.

esternito esterno (do latim *sternum* = osso do peito). Placa ventral dos segmentos corporais de um artrópode; o osso do peito dos vertebrados.

esteroide, esterol (do grego *stereos* = sólido + do latim *ol*, de *oleum* = óleo). Pertencente a uma classe de compostos orgânicos que contém um esqueleto molecular de quatro anéis de carbono fundidos entre si; inclui colesterol, hormônios sexuais, hormônios adrenocorticais e a vitamina D.

esteto (do grego *esthēs* = artigo de vestuário). Receptores fotossensoriais da concha dos quítons (filo Mollusca).

estigma (do grego *stigma* = marca, tatuagem). Estrutura sensível à luz de certos eucariotas unicelulares. Espiráculo de certos artrópodes terrestres.

estímulo de sinalização. Termo etológico que denota uma entidade (tal como um som, formato ou cor particular) cuja percepção por um animal provoca a exibição de um padrão comportamental estereotipado.

estivação (do latim *aestivates* = para passar o verão). Estado de dormência durante o verão quando as temperaturas estão altas, o alimento é escasso e/ou a desidratação produz prejuízos. O metabolismo e a taxa de respiração declinam.

estolão (do latim *stolō*, *stolonis* = um broto, ou ventosa, de uma planta). Extensão em forma de raiz que sai da parede do corpo e dá origem a brotos que podem desenvolver-se em novos zooides, formando assim um animal composto no qual os zooides mantêm-se unidos por meio do estolão. Encontrado em alguns animais coloniais dentre antozoários, hidrozoários, ectoproctos e ascídias.

estoma (do grego *stoma* = boca). Abertura em forma de boca.

estomocorda (do grego *stoma* = boca + *chordē* = cordão). Evaginação anterior da parede dorsal da cavidade bucal para o interior da probóscide de hemicordados; divertículo bucal.

estramenópila (do latim *stramen* = canudo + *pilus* = pelo). Um dos membros de um clado de eucariotas unicelulares com crista mitocondrial tubular e que apresenta, tipicamente, pelos tubulares tripartidos em um longo flagelo anterior.

estratégia evolutivamente estável (EEE). Aplicação da teoria matemática dos jogos para avaliar se um sistema de comportamentos sociais é resistente à evolução de comportamentos “trapaceiros” que ameaçariam sua estabilidade; significa um sistema social que persistiria por longos períodos de tempo evolutivo, já que ele prevalece na competição com outros que podem surgir.

estribo (do latim *estrepum* = estribo). Ossículo mais interno da orelha média, em forma de estribo.

estro (do latim *oestrus* = frenesi). O período de cio de uma fêmea de mamífero associado à ovulação. Período de receptividade sexual máxima. Adjetivo: **estral**.

estrobilação (do grego *strobilos* = uma pinha). Brotamento linear repetitivo de indivíduos, como em cifozoários (filo Cnidaria), ou de conjuntos de órgãos reprodutivos, como em cestódeos (filo Platyhelminthes).

estróbilo (do grego *strobilē* = um plugue fibroso como uma pinha [*strobilos*]). Um dos estágios de desenvolvimento das medusas Scyphozoa. Também, a cadeia de proglótides de um cestódeo.

estroma (do grego *strōma* = forro). Rede de tecido conjuntivo que sustenta um órgão de um animal; malha delgada formada pelos corpúsculos vermelhos do sangue e certas células.

estrutura etária. Cálculo da idade dos indivíduos de uma população em um dado tempo e local.

estrutura primária. A sequência linear de aminoácidos de uma cadeia polipeptídica de uma proteína. A sequência linear de bases na molécula de um ácido nucleico.

estrutura quaternária. Configurações tridimensionais formadas pelas ligações entre os grupos de aminoácidos, localizados em posição oposta, em diferentes cadeias de polipeptídios, em uma proteína que contém mais de uma cadeia de polipeptídios.

estrutura secundária. Configuração tridimensional de uma proteína formada pelos ângulos de ligação entre aminoácidos adjacentes em uma cadeia polipeptídica linear. Uma estrutura secundária comum é a alfa-hélice, que faz a hélice girar na direção horária como um parafuso.

estrutura terciária. No caso de proteínas, a configuração tridimensional formada pela união de grupos laterais de aminoácidos localizados em regiões diferentes da cadeia de polipeptídios. A ligação de dissulfeto entre dois aminoácidos cisteína é um exemplo comum.

estuário (do latim *aestuarium* = estuário). Braço de mar onde a maré encontra uma corrente de drenagem de água doce.

etologia (do grego *ethos* = caráter + *logos* = conhecimento). O estudo do comportamento animal em ambientes naturais.

eucariota (do grego *eu* = bom, verdadeiro + *karyon* = noz, caroço). Organismos cujas células contêm um ou mais núcleos delimitados por uma membrana; contrasta com **procariota**.

eucromatina (do grego *eu* = bom, bem + *chrōma* = cor). Parte da cromatina cuja intensidade de coloração é inferior à da heterocromatina e que contém genes ativos.

eumetazoário (do grego *eu* = bom + *meta* = depois + *zōon* = animal). Qualquer animal multicelular com distintas camadas germinativas que formam tecidos verdadeiros; animais ou organização de natureza animal acima do nível celular.

euploidia (do grego *eu* = bom, bem + *ploid* = múltiplo de). Presença de um ou mais conjuntos completos de cromossomos e ausência de conjuntos parciais no núcleo celular; inclui **haploidia**, **diploidia** e **poliploidia**.

eurialino (do grego *eurys* = amplo + *hals* = sal). Capaz de tolerar grandes variações na concentração de sais na água.

eurifágico (do grego *eurys* = amplo + *phagein* = comer). Capaz de comer uma grande variedade de alimentos.

euritópico (do grego *eurys* = amplo + *topos* = local). Refere-se ao organismo que apresenta uma ampla distribuição ambiental.

eussocialidade. Divisão reprodutiva de trabalho entre os membros de uma população ou espécie. Há sobreposição de gerações, e os indivíduos não reprodutivos auxiliam a criar os mais jovens que não são seus descendentes diretos. Formigas, muitas abelhas e algumas vespas são eussociais.

eutelia (do grego *euteia* = parcimônia). Condição de um organismo constituído por um número constante de células ou núcleos, em todos os indivíduos adultos da espécie, como ocorre em rotíferos, acantocéfalos e nematódeos.

evaginação (do latim *e* = fora + *vagina* = bainha). A saliência de uma estrutura oca.

evento fundador. Estabelecimento de uma nova população por um pequeno número de indivíduos (às vezes, uma única fêmea que carrega ovos fertilizados), que se dispersam da população parental para um novo local geograficamente isolado da população de origem.

evolução (do latim *evolvere* = desdobramento). Evolução orgânica que abrange todas as alterações nas características e diversidade da vida na Terra ao longo da história.

exaptação. Cooptação evolutiva de um caráter molecular ou do organismo para um papel biológico não relacionado com a origem evolutiva do caráter. As penas das aves são consideradas como uma exaptação para o voo, uma vez que elas se originaram previamente ao voo das aves, mas foram úteis para ele depois de sua origem; contrasta com **adaptação**; as penas das aves são consideradas como uma adaptação para o papel biológico da termorregulação.

exclusão competitiva. Um princípio ecológico que estabelece que duas espécies com nichos muito similares não podem

coexistir indefinidamente na mesma comunidade; uma das espécies é levada à extinção pela competição entre elas.

exergônica (do grego *exō* = externo a + *ergon* = trabalho). Uma reação que libera energia.

exito (do grego *exō* = externo). Processo da face lateral da pata de um artrópode.

exocitose (do grego *exō* = fora + *kytos* = cavidade vazia). Transporte de uma substância do interior para o exterior de uma célula.

exócrina (do grego *exō* = externo + *krinein* = separar). Tipo de glândula que libera sua secreção através de um ducto; contrasta com **endócrina**.

exoesqueleto (do grego *exō* = fora + *skeletos* = rígido). Estrutura externa de sustentação, não envolta por tecido vivo, secretada pelo ectoderma ou pela epiderme; contrasta com **endoesqueleto**.

éxon (do grego *exō* = fora). Parte do mRNA, conforme transcrição do DNA, que contém o trecho da informação necessária para o produto final do gene.

exópodo (do grego *exō* = fora + *pous*, *podos* = pé). Ramo lateral do apêndice birreme de um crustáceo.

exopterigoto (do grego *exō* = sem + *pteron* = pena, asa). Inseto no qual os primórdios das asas formam-se externamente durante o estágio de ninfa; apresenta metamorfose hemimetábola.

experimento (do latim *experiri* = tentar). Um teste realizado para comprovar ou negar uma hipótese.

extensão geográfica. A área geográfica específica ocupada pelos membros de uma população, espécie ou táxon de categoria superior.

exteroceptor (do latim *exter* = externo + *capere* = pegar). Órgão sensorial excitado por estímulos provenientes do meio externo.

extinção do Cretáceo. Uma **extinção em massa**, que ocorreu há 65 milhões de anos, durante a qual 76% das espécies existentes, incluindo todos os dinossauros, extinguiram-se, marcando o fim da era Mesozoica,

extinção do Permiano. Uma **extinção em massa** que ocorreu há 245 milhões de anos e na qual 96% das espécies existentes tornaram-se extintas, marcando o fim da Era Paleozoica.

extinção em massa. Intervalo de tempo geológico relativamente curto no qual uma grande parte (75 a 95%) das espécies ou de táxons superiores são eliminados quase que ao mesmo tempo.

extrussomo (do latim *extrusus* = dirigir para + *soma* = corpo). Qualquer organela que se destaca da membrana, usada para eliminar alguma coisa da célula.

F

FAD. Abreviação do dinucleotídio adenina-flavina, um receptor de elétron da cadeia respiratória.

fagócito (do grego *phagein* = ingerir + *kytos* = compartimento vazio). Qualquer célula que engolfe e devore microrganismos ou outras partículas.

fagocitose (do grego *phagein* = ingerir + *kytos* = compartimento vazio). O engolfamento de uma partícula por um fagócito ou um eucariota unicelular.

fagossomo (do grego *phagein* = ingerir + *sōma* = corpo). Vesícula membranosa no citoplasma que contém o material engolfado pela fagocitose.

fagótrofo (do grego *phagein* = alimentar-se + *trophē* = comida). Um organismo heterótrofo que ingere partículas sólidas como alimento.

faringe (do grego *pharynx* = garganta). Parte do tubo digestivo entre a cavidade bucal e o esôfago que, nos vertebrados, é comum aos sistemas respiratório e digestivo. Nos cefalocordados, as fendas faríngeas abrem-se na cavidade atrial.

fascículo (do latim *fasciculus* = pequeno pacote). Um pequeno conjunto, geralmente utilizado para se referir a um pequeno conjunto de fibras musculares ou nervosas.

fasmídeo (do grego *phasma* = fantasma + *id*). Cada um dos membros do par de glândulas ou estruturas sensoriais encontradas na extremidade posterior de certos nematódeos.

fator de necrose tumoral. Uma citocina, cuja fonte mais importante são os macrófagos e os linfócitos T, e que é um importante mediador da inflamação.

fator de transcrição. Esteroide ou molécula proteica que se une a um cromossomo no loco de um gene, ou para ativar ou para reprimir a síntese de RNA complementar à cadeia “com significado” do gene.

fator extrínseco. Variável ambiental que influencia as propriedades biológicas de uma população, tais como número de indivíduos ou taxa de crescimento.

fenótipo (do grego *phainein* = mostrar). As características visíveis ou expressas de um organismo, influenciadas pelo genótipo, embora nem todos os genes do genótipo sejam expressos.

fermentação (do latim *fermentum* = fermento). Catálise enzimática, que ocorre na ausência de oxigênio, de substâncias orgânicas, especialmente carboidratos, que libera alcoóis, ácidos e dióxido de carbono e converte ATP em ADP.

fermentação alcoólica. Respiração sem oxigênio na qual os açúcares são degradados em dióxido de carbono e etanol; ocorre em leveduras.

feromônio (do grego *pherein* = transportar + *hormōn* = excitante). Substância química liberada por um organismo que influencia o comportamento ou os processos fisiológicos de outro organismo.

fibra (do latim *fibra* = fibra). Célula com a forma alongada ou um cordão de material protoplasmático produzido ou secretado por uma célula e depositado fora dela.

fibrila (do latim *fibra* = pequena fibra). Um cordão de protoplasma produzido por uma célula e depositado no seu interior.

fibrilar (do latim *fibrilla* = fibra). Composto por ou pertencente às fibrilas ou fibras.

fibrina. Proteína que forma uma rede para capturar eritrócitos, que se convertem em um coágulo. Seu precursor é o fibrinogênio.

fibrose. Deposição de tecido conjuntivo fibroso em um local determinado durante o processo de reparo tecidual, ou para barrar a fonte de um antígeno.

filamento septal. A borda não ligada de uma partição interna (septo) da cavidade gastrovascular de uma anêmona-do-mar e que se estende para dentro da cavidade e apresenta nematocistos e células glandulares.

filamentos intermediários. Componentes do citoesqueleto de todas as células, nas quais são importantes na resistência ao estiramento. Tais filamentos auxiliam também na manutenção de células adjacentes em associação com **desmossomos**.

filípode (do latim *filum* = cordão + do grego *pous*, *podos* = pé). Um tipo de pseudópode muito delgado e que pode ramificar-se, mas as ramificações não se unem para formar uma rede.

filo (do neolatim, a partir do grego *phylon* = raça, tribo). Uma das categorias principais de classificação taxonômica, situada entre reino e classe, nas quais são agrupados os organismos de descendência comum que compartilham um padrão fundamental de organização.

filogenia (do grego *phylon* = tribo, raça + *geneia* = origem). A origem e diversificação de um táxon, ou a história evolutiva de sua origem e diversificação, em geral apresentada sob a forma de um dendrograma.

filopódio (do grego *phyllon* = folha + *pous, podos* = pé). Apêndice natatório em forma de folha, presente em crustáceos branquiópodes.

filtração. Qualquer processo alimentar no qual as partículas de alimento são filtradas da água na qual estão suspensas.

fisiologia (do latim *physiologia* = ciência natural). Parte da biologia que lida com os processos e fenômenos orgânicos de um organismo ou qualquer uma de suas partes, ou ainda de um processo orgânico em particular.

fissão (do latim *fissio* = separação). Reprodução assexuada pela divisão do corpo em duas ou mais partes.

fissão binária. Tipo de reprodução assexuada na qual um animal divide-se em dois, resultando dois descendentes aproximadamente iguais.

fissão múltipla. Um dos modos de reprodução assexuada de alguns eucariotas unicelulares, na qual o núcleo divide-se mais de 1 vez antes que ocorra a citocinese.

fitófagos (do grego *phyton* = planta + *phagein* = alimentar-se). Organismos que se alimentam de plantas.

fitoflagelados. Membros da antiga classe Phytomastigophorea, flagelados semelhantes a plantas.

fixação de nitrogênio (do grego *nitron* = bolha + *gene* = produtor de). Redução do nitrogênio molecular em amônia, realizada por algumas bactérias e cianobactérias, frequentemente seguidas pela **nitrificação**, a oxidação da amônia em nitritos e nitratos por outras bactérias.

flagelo (do latim *flagellum* = açoite). Organela locomotora semelhante a um chicote.

floresta de algas marinhas. Ecossistema marinho caracterizado pela alta densidade de algas da ordem Laminariales da classe Phaeophyceae (algas pardas).

floresta temperada mista. Florestas da América do Norte e América Central que contêm árvores perenemente verdes, tais como o pinho-branco, pinho-vermelho e tsugas, misturadas com outras árvores decíduas, dentre as quais os plátanos, carvalhos e nogueiras.

florestas perenifólias do sul. Florestas dominadas por pinheiros na região Sudoeste dos EUA.

folheto germinativo. Cada um dos três folhetos básicos do embrião animal (ectoderma, endoderma, mesoderma), a partir dos quais os diversos órgãos e tecidos desenvolvem-se para formar o animal pluricelular.

fonte. Subpopulação (*deme*) estável que serve diferencialmente como origem de colonizadores para estabelecer, unir ou substituir outras subpopulações da mesma espécie (ver **dinâmica de metapopulações**); por exemplo, uma subpopulação que habita uma área ambientalmente estável e cujos membros rotineiramente estabelecem populações transitórias em áreas próximas e ambientalmente instáveis.

fonte hidrotermal. Fonte ou nascente submarina de águas quentes; escoamento de águas marinhas profundas aquecidas pelo magma e expelidas para o mar por meio de chaminés hidrotermais.

foraminífero (do latim *foramin* = orifício, perfuração + *fero* = portar). Amebas com pseudópodes formando redes e que têm uma testa com diversas aberturas.

formação esquizocélica do mesoderma. Formação embrionária do mesoderma por meio de cordões de células entre o ectoderma e o endoderma; a ruptura desses cordões resulta na formação do espaço celomático.

fosfágeno (fosfato + geno). Um termo usado para fosfato de creatina e fosfato de arginina, que armazenam fosfato de alta energia e podem ser fontes de ligações destes.

fosfato de adenosina (di-, tri-) (ADP e ATP). Nucleotídio composto de adenina, ribose e duas (ADP) ou três (ATP) unidades fosfato; ATP é um composto rico em energia que, com ADP, serve como um sistema que transfere energia da ligação fosfato nas células.

fosfato de arginina. Composto de fosfato armazenado (fosfágeno), encontrado em muitos invertebrados e utilizado para restaurar os estoques de ATP.

fosfocreatina. Composto fosfatado e rico em energia, encontrado nos músculos de vertebrados e de alguns invertebrados, usado na regeneração de estoques de ATP.

fosforilação oxidativa. Conversão de fosfato inorgânico em fosfato rico em energia de ATP, envolvendo transporte de elétron através da cadeia respiratória para o oxigênio molecular.

fosforilação. A adição de um grupamento fosfato, isto é $-PO_3$, a um composto.

fóssil. Qualquer vestígio ou impressão deixados por um organismo de uma idade geológica passada e que tenha sido preservado por processos naturais, geralmente por mineralização na crosta terrestre.

fossório (do latim *fossor* = cavador). Caracterizado pelo ato de cavar ou enterrar-se.

fótico. Porções em águas oceânicas com luz habitadas por organismos fotossintéticos.

fotoautótrofo (do grego *photōs* = luz + *autos* = de si mesmo + *trophos* = que alimenta). Um organismo que requer luz como fonte de energia para criar nutrientes orgânicos a partir de matéria-prima inorgânica.

fotossíntese (do grego *phōs* = luz + *synthesis* = ação de ou para colocar juntos). Síntese de carboidratos a partir de dióxido de carbono e água em células contendo clorofila expostas à luz.

fototaxia (do grego *phōs* = luz + *taxis* = ordem, arranjo). Taxia na qual a luz é o estímulo orientador. Tendência involuntária de um organismo a voltar-se na direção (fototaxia positiva) ou no sentido oposto (fototaxia negativa) da luz.

fotótrofo (do grego *phōs*, *phōtos* = luz + *trophē* = nutrição). Organismos capazes de usar CO_2, na presença de luz, como fonte de energia metabólica.

fóvea (do latim *fovea* = pequeno poço). Pequena cavidade ou depressão; especialmente a fóvea central, uma pequena cavidade na retina de alguns vertebrados que contém apenas cones, onde a visão é acurada.

fragmentação de *habitat*. Aparecimento de barreiras geográficas que separam populações de uma espécie com distribuição

geográfica formalmente contínua. Devido a essa ocorrência, aumentam as taxas evolutivas na formação e na extinção de espécies.

frequência alélica. Estimativa da proporção de gametas produzidos em uma população (conjunto de genes) que contém uma forma alélica particular de um dado gene.

funil. Tubo a partir do qual sai um jato de água da cavidade do manto de um molusco cefalópode.

fúrcula (do latim *furc* = forquilha). As clavículas fusionadas de aves e dinossauros.

fusiforme (do latim *fusus* = fuso + *forma* = forma). Em forma de fuso; afilado em direção a cada extremidade.

G

gameta (do grego *gamos* = casamento). Uma célula sexual haploide madura; em geral, os gametas masculinos e femininos podem ser diferenciados. Um óvulo ou um espermatozoide.

gametócito (do grego *gametēs* = cônjuge + *kytos* = cavidade vazia). A célula-mãe de um gameta, isto é, o gameta imaturo.

gânglio (do grego *ganglion* = pequeno tumor). Agregado de corpos celulares de neurônios localizado fora do sistema nervoso central.

gastrocele (do grego *gastēr* = estômago + *koilos* = cavidade). Cavidade embrionária que se forma na gastrulação e torna-se o tubo digestivo do adulto; também denominada **arquênteron**.

gastroderma (do grego *gastēr* = estômago + *derma* = pele). Revestimento da cavidade digestiva dos cnidários.

gastrólito (do grego *gastēr* = estômago + *lithos* = pedra). Corpo calcário contido na parede do estômago cardíaco dos camarões de água doce e demais Malacostraca antes da muda.

gastrozooide (do grego *gastēr* = estômago + *zōon* = animal). Pólipo alimentar de um hidroide; hidrante.

gástrula (do grego *gastēr* = estômago + do latim *ula* = diminutivo). Estágio embrionário, em geral na forma de campânula ou saco, com paredes formadas por duas camadas de células que revestem uma cavidade (arquênteron), com uma única abertura (blastóporo).

gastrulação (do grego *gastēr* = estômago). Processo pelo qual a fase inicial do embrião de um metazoário converte-se em gástrula, adquirindo dois e, depois, três folhetos germinativos.

gel (de gelatina, do latim *gelare* = congelar). Estado de um sistema coloidal no qual as partículas sólidas formam a fase contínua, e o meio fluido, a fase descontínua.

gêmula (do latim *gemma* = broto + *ula* = diminutivo). Unidade reprodutiva assexuada em forma de cisto das esponjas de água doce, formadas no verão ou outono, e capazes de hibernar.

gene (do grego *genos* = descendência). Uma sequência de ácido nucleico (geralmente DNA), que codifica um polipeptídio funcional ou uma sequência de RNA.

gene estrutural. Gene que contém a informação para construir uma proteína.

gene regulador. Um gene que influencia a taxa de transcrição de outro gene. Um gene regulador de ação cis liga-se aos fatores de transcrição necessários para expressão de outro gene adjacente a este na mesma molécula de DNA. Um gene regulador de ação trans codifica um fator de transcrição que inflencia a expressão dos genes localizados em qualquer lugar do genoma.

gene supressor de tumor. Gene cujos produtos inibem a progressão da divisão celular por dispararem a apoptose, controlando a transcrição de outros genes, restringindo a progressão em fases do ciclo celular, ou por outros fatores.

gênero (do latim *genus* = raça). Grupo de espécies relacionadas com hierarquia taxonômica entre família e espécie.

genes de polaridade segmentar. Genes ativos durante o desenvolvimento para determinar estruturas anteroposteriores no interior de um segmento.

genes *gap*. Genes expressos em ampla região ao longo do eixo anteroposterior de um embrião em desenvolvimento (p. ex., produzem a cabeça, o tórax e o abdome em *Drosophila*); as mutações produzem lacunas na formação dos segmentos.

genes homeóticos (do grego *homoios* = semelhante, parecido). Genes identificados por meio de mutações que conferem identidade ao desenvolvimento de determinadas partes do corpo. Esses genes codificam fatores de transcrição necessários para ativar a expressão gênica em momento crítico durante o desenvolvimento.

genoma (do grego *genos* = descendência + *ōma* = grupo abstrato). Todo o DNA de um conjunto haploide de cromossomos (genoma nuclear), uma organela (genoma mitocondrial, genoma de cloroplasto), ou vírus (genoma viral, que, em alguns vírus, é constituído por RNA em vez de DNA).

genômica. Mapeamento e sequenciamento de genomas (= genômica estrutural). A genômica funcional é o desenvolvimento e a aplicação de abordagens experimentais para acessar a função do gene. A genômica funcional utiliza informação da genômica estrutural.

genótipo (do grego *genos* = descendência + *typos* = forma). A constituição genética expressa e latente de um organismo; o conjunto total de genes presentes nas células de um organismo; contrasta com **fenótipo**.

germoplasma. Linhagens celulares que dão origem às células germinativas de um organismo pluricelular; distinto do somatoplasma.

germovitelário (do latim *germen* = broto, + *vitellus* = vitelo). Estrutura intimamente associada ao ovário (germário) e produtora de vitelo (vitelário) dos rotíferos.

gestação (do latim *gestare* = carregar). Período durante o qual a prole é carregada no útero.

ginandromorfo (do grego *gyn* = feminino + *andr* = masculino + *morphē* = forma). Indivíduo anormal que apresenta características de ambos os sexos em diferentes partes do corpo; por exemplo, o lado esquerdo mostra as características da fêmea, e o lado direito, as características do macho.

glândula androgênica (do grego *anēr* = macho + *gennaein* = produzir). Glândula de Crustacea que induz o desenvolvimento de características masculinas.

glândula antenal. Glândula excretora de Crustacea, localizada no metâmero antenal.

glândula de Mehlis. Células glandulares de função desconhecida que circundam os zigotos de trematódeos e cestódeos.

glândula verde. Glândula excretora de alguns Crustacea; glândula antenal.

glândula vitelina. Ver **vitelário**.

glândulas calcíferas. Glândulas encontradas em minhocas e que secretam íons de cálcio no intestino.

glândulas granulares. Estruturas tegumentares dos anfíbios atuais e associadas à secreção de compostos defensivos.

glândulas lacrimais (do latim *lacrimia* = lágrima). Estruturas em vertebrados terrestres que secretam lágrimas para lubrificação dos olhos.

glândulas protorácicas. Glândulas do protórax de insetos que secretam ecdisona ou hormônio da muda.

glândulas repugnatórias (do latim *repugnare* = resistir). Glândulas que secretam substâncias de odor penetrante e ruim, para defesa ou ataque, como, por exemplo, as encontradas nos miriápodes.

glicogênio (do grego *glykys* = doce + *gene¯s* = produzido). Polissacarídio que constitui a principal forma na qual os animais estocam carboidratos; energia animal.

glicólise (do grego *glykys* = doce + *lysis* = quebra). Quebra enzimática da glicose (especialmente), ou glicogênio, em derivados fosfóricos, com liberação de energia.

gliconeogênese (do grego *glykys* = doce + *neos* = novo + *genesis* = origem). Síntese de glicose a partir de proteínas ou de precursores lipídicos.

glicose. Açúcar com 6 carbonos, particularmente importante para o metabolismo celular dos organismos vivos (= dextrose).

globulinas (do latim *globus* = globo, bola + *ulus* = sufixo que designa tendência). Grande grupo de proteínas compactas com alto peso molecular; inclui as imunoglobulinas (anticorpos).

glomérulo (do latim *glomus* = bola). Tufo de capilares que se projeta para dentro de um corpúsculo renal. Também uma pequena massa de tecido esponjoso na probóscide de hemicordados com presumida função excretora. Ou, ainda, a concentração de fibras nervosas situadas no bulbo olfatório.

gloquídio (do grego *glochis* = ponta + *idion* = sufixo diminutivo). Estágio larval, com duas valvas, de bivalves de água doce.

gnatobase (do grego *gnathos* = maxila + base). Processo mediano basal de certos apêndices de alguns artrópodes, utilizado, geralmente, para morder ou esmagar o alimento.

gnatostomos (do grego *gnathos* = maxila + *stoma* = boca). Vertebrados com maxilas.

gônada (do neolatim *gonas* = órgão sexual primário). Órgão que produz gametas (ovário na fêmea e testículo no macho).

gonângio (do neolatim *gonas* = órgão sexual primário + *angeion* = diminutivo de vaso). Zooide reprodutivo de uma colônia de hidrozoário (Cnidaria).

gonoduto (do grego *gonos* = semente, progênie + ducto). Ducto que conecta a gônada ao meio externo.

gonóforo (do grego *gonos* = semente, progênie + *phoros* = transportador). Estrutura reprodutiva sexual de alguns hidrozoários e que se desenvolve a partir de medusas reduzidas; pode ser mantido na colônia ou liberado.

gonóporo (do grego *gonos* = semente, progênie + *poros* = abertura). Poro genital encontrado em muitos invertebrados.

gordura marrom. Tecido adiposo multilocular, rico em mitocôndrias e gerador de calor em vertebrados endotérmicos.

grado (do latim *gradus* = degrau). Nível de complexidade dos organismos, ou zona adaptativa característica de um grupo de organismos evolutivamente relacionados.

gradualismo. Componente da teoria evolutiva de Darwin que afirma que a evolução ocorre por meio do acúmulo temporal de pequenas mudanças incrementadoras, em geral durante períodos muito longos de tempo geológico; opõe-se às afirmações de que a evolução pode ocorrer por meio de grandes alterações descontínuas e macromutacionais.

gradualismo fenotípico. A hipótese de que novos caracteres, mesmo aqueles notavelmente diferentes dos caracteres dos ancestrais, evoluem por uma longa série de pequenos passos adicionais.

gradualismo filético. Modelo de evolução no qual a mudança evolutiva morfológica é contínua e cumulativa, ocorrendo principalmente em espécies ou em linhagens que não se ramificam durante longos períodos de tempo geológico; contrasta com **equilíbrio pontuado**.

gradualismo populacional. A observação de que novas variantes genéticas estabelecem-se em uma população pelo aumento de suas frequências por meio de novas gerações, inicialmente com um ou poucos indivíduos e, eventualmente, caracterizam a maioria da população.

granulócitos (do latim *granulus* = pequeno grão + do grego *kytos* = cavidade vazia). Células sanguíneas brancas (neutrófilos, eosinófilos e basófilos) que contêm "grânulos" no citoplasma (vesículas), que se coram histoquimicamente.

grânulos de paramilo (do grego *para* = ao lado de + *mylos* = moinho, moenda). Organelas que contêm uma substância semelhante ao amido chamada paramilo; ocorrem em algumas algas e flagelados.

gregarina (do latim *gregarious* = pertencente a um rebanho ou bando). Parasito eucariota unicelular que pertence à classe Glegarinea, do filo Apicomplexa; esses organismos infectam o tubo digestivo ou cavidades corpóreas de invertebrados.

gregário (do latim *grex* = rebanho). Que vive em grupos ou bandos.

grupo externo. Em estudos de sistemática filogenética, é uma espécie ou grupo de espécies proximamente relacionados com o táxon para o qual a filogenia está sendo estudada, mas que não estão incluídos nele; é usado para polarizar a variação dos caracteres e enraizar uma árvore filogenética.

grupo fosfato. OH | HO—P—O— || O Composto químico presente em até três cópias em séries de carbono 5′ do açúcar do grupo funcional de um nucleotídio; em um ácido nucleico, uma cópia única conecta o carbono 5′ de um nucleotídio ao carbono 3′ do nucleotídio adjacente.

grupo-irmão. Relação entre um par de espécies ou táxons superiores que são os parentes filogenéticos mais próximos uns dos outros.

guanina (do quechua *huanu* = guano). Base púrica, cristalina e branca, $C_5H_5N_2O$, que ocorre em diversos tecidos animais, no guano e outros excrementos de origem animal.

guilda (do inglês medieval *gilde* = pagamento, tributo). Espécies de uma comunidade que partilham recursos por meio do deslocamento de caracteres para evitar sobreposição e competição, tais como as comunidades de tentilhões-de-galápagos, cujas espécies que as compõem diferem quanto ao tamanho do bico para se especializarem em sementes de diferentes tamanhos.

H

***habitat* (do latim *habitare* = residir).** Lugar onde um organismo normalmente vive, ou onde os organismos de uma população

vivem.

habituação. Tipo de aprendizado no qual a contínua exposição ao mesmo estímulo produz respostas decrescentes; contrasta com **sensibilização**.

haltere (do grego *haltere* = salto). Pequena estrutura em forma de clava localizada a cada lado do metatórax dos Diptera, que representa as asas posteriores; com provável função sensorial de equilíbrio; também chamada de balancim.

haplodiploidia (do grego *haploos* = único + *diploos* = duplo + *eidos* = forma). Reprodução na qual machos haploides são produzidos partenogeneticamente e fêmeas diploides originam-se de ovos fertilizados.

haploide (do grego *haploos* = único). O número reduzido de cromossomos, ou n, típico dos gametas, em contraste com o diploide, ou $2n$, o número encontrado nas células somáticas. Em certos grupos, os organismos maduros podem apresentar um número haploide de cromossomos.

hectocótilo (do grego *hekaton* = centena + *kotylē* = taça). Braço especializado, por vezes autônomo, que serve como órgão copulador do macho de cefalópodes.

heliozoário (do grego *hēlios* = sol + *zōon* = animal). Termo descritivo para uma ameba de água doce, nua ou com testa.

hemidesmossomo (do grego *hēmi* = metade + *desmos* = vínculo + *sōma* = corpo). Placa semelhante a um botão composta por proteínas transmembrana que ancora uma célula a camadas de tecido conjuntivo subjacente.

hemimetábolo (do grego *hēmi* = metade + *metabolē* = mudança). Refere-se à metamorfose gradual durante o desenvolvimento dos insetos, sem estágio de pupa.

hemizigoto (do grego *hēmi* = metade + *zigōtos* = unido). Para animais que têm determinação sexual cromossômica, nos quais um dos sexos (denominado o sexo heterogamético) tem apenas uma cópia de um cromossomo sexual particular; os genótipos de indivíduos heterogaméticos consistem em uma só cópia de todos os genes localizados nesse cromossomo sexual.

hemocele (do grego *haima* = sangue + *koiloma* = cavidade). Espaço principal do corpo dos artrópodes formado pela fusão do celoma embrionário com a blastocele; contém o sangue (hemolinfa).

hemoeritrina (do grego *haima* = sangue + *erythros* = vermelho). Pigmento respiratório vermelho, que contém ferro, encontrado no sangue de alguns poliquetas, sipúnculos, priápulos e braquiópodes.

hemoglobina (do grego *haima* = sangue + do latim *globulus* = glóbulo). Pigmento respiratório que contém ferro, presente nas células vermelhas do sangue dos vertebrados e no plasma sanguíneo de muitos invertebrados; composto por uma hemeporfirina férrica e proteínas globinas.

hemolinfa (do grego *haima* = sangue + do latim *lympha* = água). Fluido do celoma ou hemocele de alguns invertebrados, que funciona como o sangue e a linfa dos vertebrados.

hemozoína (do grego *haima* = sangue + *zōon* = animal). Produto insolúvel da digestão de parasitos da malária, produzido a partir da hemoglobina.

hepático (do grego *hēpatikos* = do fígado). Relativo ao fígado.

herança de caracteres adquiridos. Noção lamarckista desacreditada de que os organismos que se esforçam para satisfazer as exigências ambientais obtêm novas adaptações e as transferem para seus descendentes por hereditariedade.

herança intermediária. Herança na qual não existe um par de alelos nem um gene completamente dominante, com o heterozigoto evidenciando uma condição intermediária distinta dos homozigotos para cada alelo.

herança particulada. Teorias de hereditariedade nas quais os fatores hereditários são entidades discretas que não se misturam quando transmitidas por meio do mesmo organismo, tais como os fatores pareados identificados nos experimentos de Mendel.

herança poligênica. Herança de caracteres influenciada por alelos múltiplos; os caracteres exibem variação contínua entre extremos; os descendentes são, em geral, intermediários entre o pai e a mãe; também conhecida como **miscigenação** ou **herança quantitativa**.

herança quantitativa. Ver **herança poligênica**.

herbivoria. Significa a condição de animais que se alimentam de plantas ou a destruição da biomassa vegetal por tais animais herbívoros.

herbívoro (do latim *herba* = erva + *vorare* = devorar). Todo organismo que subsiste a partir de vegetais.

hereditariedade (do latim *heres* = herdeiro). A fiel transmissão de traços biológicos dos pais à sua prole.

hermafrodita (do grego *hermaphroditos* = que contém ambos os sexos; da mitologia grega, Hermafroditos = filho de Hermes e Afrodite). Organismo que apresenta os órgãos reprodutores masculino e feminino funcionais. **Hermafroditismo**, em geral, refere-se a um indivíduo aberrante em uma espécie dioica; **monoico** implica que esta é a condição normal para a espécie.

hermafrodita sequencial. Espécie na qual os indivíduos amadurecem inicialmente como um sexo, mas podem, posteriormente, transformar-se no sexo oposto.

hermafrodita sincrônico. Espécie cujos indivíduos apresentam ovários e testículos funcionais ao mesmo tempo. Também denominado hermafrodita simultâneo.

hermatípico (do grego *herma* = recife + *typos* = padrão). Relativo aos corais que formam recifes.

heterocerca (do grego *heteros* = diferente + *kerkos* = cauda). Nadadeira caudal de alguns peixes cujo lobo superior é maior do que o inferior, com a extremidade posterior da coluna vertebral curvando-se um pouco para dentro do lobo superior, como nos tubarões.

heteroconte (do grego *heteros* = outro, diferente + *kont* = polo). Refere-se a células flageladas com dois flagelos anteriores diferentes: um longo, ornamentado e direcionado anteriormente; outro curto, liso e arrastado posteriormente.

heterocromatina (do grego *heteros* = diferente + *chrōma* = cor). Cromatina que se cora intensamente e parece representar áreas geneticamente inativas.

heterocronicidade (do grego *heteros* = diferente + *chronos* = tempo). Alteração evolutiva no tempo relativo para o aparecimento, ou taxa de desenvolvimento, de características do ancestral para o descendente.

heterodonte (do grego *heteros* = diferente + *odous* = dente). Que apresenta dentes diferenciados em incisivos, caninos e molares, para finalidades diferentes.

heterolobosos (do grego *heteros* = outro, diferente + *lobos* = lobo). Clado eucariota unicelular no qual a maioria dos membros pode assumir tanto a forma ameboide como a flagelada.

heterostracos (do grego *heteros* = diferente + *ostrakon* = concha). Grupo extinto de peixes com armadura dérmica e desprovidos de maxilas e nadadeiras pares; conhecido dos períodos Ordoviciano ao Devoniano.

heterotopia. Mudança evolutiva quanto à localização física de uma estrutura ou processo de desenvolvimento no plano corporal do organismo.

heterotransplante (do grego *allos* = outro + transplante). Uma peça de tecido ou órgão transferida de um indivíduo a outro da mesma espécie, gêmeo não idêntico; também chamada de **homotransplante**.

heterótrofo (do grego *heteros* = diferente + *trophos* = alimento). Organismo que obtém tanto matéria orgânica quanto inorgânica brutas do ambiente para se manter vivo; inclui a maioria dos animais, fungos e aquelas plantas e microrganismos que não realizam fotossíntese.

heterótrofo primário. Designa a hipótese de que os primeiros microrganismos, para se desenvolverem, obtinham nutrientes de um ambiente que não tinha organismos autótrofos.

heterozigoto (do grego *heteros* = diferente + *zygōtos* = unido). Organismo no qual os cromossomos homólogos contêm diferentes formas de alelos de um loco (frequentemente dominante e recessivo); derivado de um zigoto formado pela união de gametas com constituição de alelos diferentes.

hexâmero (do grego *hex* = seis + *meros* = parte). Simetria baseada, especificamente, em seis partes ou seus múltiplos.

hialino (do grego *hyalos* = vidro). Adj. vítreo, translúcido. Subst. material transparente, vítreo, sem estrutura definida, que ocorre, por exemplo, na cartilagem, corpo vítreo, mucina e glicogênio.

hibernação (do latim *hibernus* = invernal). Condição, especialmente de certos mamíferos, de passar o inverno em estado de torpor, no qual a temperatura do corpo desce quase ao ponto de congelamento e o metabolismo cai quase a zero.

hibridação. Cruzamento genético natural ou artificial entre populações geneticamente distintas, como algumas consideradas variedades ou espécies diferentes.

híbrido. Refere-se a descendente do cruzamento entre populações geneticamente distintas, tais como aquelas reconhecidas como variedades ou espécies diferentes.

hibridoma. (Contração de híbrido + mieloma). Produto da fusão de uma célula normal com uma célula de mieloma (câncer) e que apresenta algumas das características da célula normal.

hidrante (do grego *hydōr* = água + *anthos* = flor). Zooide de uma colônia de hidrozoário com função de nutrição.

hidrocaule (do grego *hydōr* = água + *kaulos* = haste da planta). Haste ou “caule” de uma colônia de hidrozoários; as partes localizadas entre a hidrorriza e os hidrantes.

hidrocele (do grego *hydōr* = água + *koilos* = cavidade). Segundo ou intermediário compartimento celomático dos equinodermos; a hidrocele esquerda origina o sistema hidrovascular nesses organismos.

hidrocorais. Membros do filo Cnidaria, classe Hydrozoa, que têm esqueletos calcários maciços.

hidrogenossomo (do grego *hydōr* = água + *genos* = tipo + *soma* = corpo). Organela celular anaeróbica que se presume ser derivada de uma mitocôndria.

hidroide. Forma polipoide de um cnidário, distinta de sua forma medusoide. Qualquer cnidário pertencente à classe Hydrozoa, ordem Hydroidea.

hidrólise (do grego *hydōr* = água + *lysis* = quebra). Decomposição de um composto químico pela adição de água; separação da molécula em suas partes, de tal modo que os produtos isolados adquirem hidrogênio e grupos hidroxilas.

hidrorriza (do grego *hydōr* = água + *rhiza* = raiz). Estolão radicular que ancora um hidroide ao seu substrato.

hidrosfera (do grego *hydōr* = água + *sphaira* = esfera, bola). Refere-se às águas continentais e oceânicas da superfície da Terra.

hidrostato muscular. Ver **esqueleto hidrostático**.

hidroxila. (Hidrogênio + oxigênio + il). Contém um grupo OH^-, íon carregado negativamente formado por sais alcalinos na água.

hierarquia de dominância. Escala social estabelecida por comportamento agonístico, que resulta em associações nas quais alguns indivíduos têm mais acesso aos recursos do que os outros.

hierarquia inclusiva (aninhada). Padrão no qual espécies estão ordenadas dentro de uma série crescente de clados mais inclusivos, de acordo com a distribuição taxonômica das sinapomorfias.

hiomandibular (do grego *hyoeides* [similar à letra grega Y + *eidos* = forma] + do latim *mandere* = mastigar, mascar). Osso derivado do arco visceral hioide que forma parte da articulação da mandíbula de peixes e também o martelo, ossículo da orelha média dos vertebrados amniotas.

hiperosmótico (do grego *hyper* = sobre + *ōsmos* = impulso). Refere-se à solução cuja pressão osmótica é maior quando comparada a uma outra; contém uma maior concentração de partículas dissolvidas e ganha água de uma solução que contém menor concentração de partículas, através de uma membrana permeável. Contrasta com **hiposmótico**.

hiperparasitismo (do grego *hyper* = sobre + *para* = ao lado de + *sitos* = alimento). Parasitismo de um parasito por outro parasito.

hiperpolarização. Mudança de voltagem em direção negativa registrada através de uma membrana plasmática (ver **potencial de membrana**). Isso permite a transmissão de sinal em células excitáveis, tais como células nervosa, muscular e sensorial.

hipersensibilidade imediata. Reação inflamatória muito suscetível, em seres humanos sensibilizados, baseada, primariamente, na imunidade humoral.

hipersensibilidade retardada. Reação inflamatória baseada primariamente em resposta imunológica ativada por mediação celular.

hipertônica. Refere-se a uma solução que contém uma maior concentração de partículas dissolvidas do que outra solução com a qual ela é comparada; contrasta com **hipotônica**.

hipertrofia (do grego *hyper* = sobre + *trophē* = alimento). Crescimento anormal de parte de um organismo ou de um órgão.

hipoderme (do grego *hypo* = sob + do latim *dermis* = pele). Camada celular localizada sob a derme e que secreta a cutícula de anelídeos, artrópodes e outros invertebrados.

hipófise (do grego *hypo* = sob + *physis* = crescimento). Glândula pituitária.

hiposmótica (do grego *hypo* = sob + *ōsmos* = impulso). Refere-se à solução cuja pressão osmótica é menor quando comparada a uma outra, ou tomada como padrão; contém uma menor concentração de partículas dissolvidas e perde água durante a osmose; contrasta com **hiperosmótica**.

hipóstoma, hipostômio (do grego *hypo* = sob + *stoma* = boca). Nome aplicado a uma estrutura localizada na região posterior ou ventral da boca de vários invertebrados (como ácaros e carrapatos). Em cnidários, usa-se o termo **hipostômio**.

hipotálamo (do grego *hypo* = sob + *thalamos* = câmara interna). Parte ventral do diencéfalo localizada no assoalho do tálamo; um dos centros do sistema nervoso autônomo e da regulação neuroendócrina.

hipótese (do grego *hypothesis* = fundamento, suposição). Afirmação ou proposição que pode ser testada por meio de observação ou experimento.

hipotônica. Refere-se a uma solução que contém uma menor concentração de partículas dissolvidas do que uma outra com a qual é comparada; contrasta com **hipertônica**.

histogênese (do grego *histos* = tecido + *genesis* = descendência). Formação e desenvolvimento dos tecidos.

histologia (do grego *histos* = rede, tecido + *logos* = tratado). Estudo da anatomia microscópica dos tecidos.

histona (do grego *histos* = tecido). Qualquer uma das várias proteínas simples encontradas nos núcleos das células e que formam complexos com DNA. As histonas estão envolvidas na regulação da expressão gênica e na condensação do DNA. Elas produzem uma grande quantidade de aminoácidos básicos na hidrólise; são características dos eucariotas.

holometábolo (do grego *holo* = completo + *metabole*⁻ = mudança). Metamorfose completa durante o desenvolvimento.

***homeobox* (do grego *homoios* = semelhante, parecido + do latim *buxus* = espécie de arbusto utilizado em cercas vivas, empregado aqui no sentido de contido, cercado).** Uma sequência de 180 pares de bases, altamente conservadas, encontrada em genes homeóticos que codificam polipeptídios e que funcionam como fatores de transcrição para ativar a expressão de outros genes em um momento crítico do desenvolvimento. O *homeobox* codifica o domínio de ligação ao DNA de um fator de transcrição.

homeostase (do grego *homeo* = semelhante + *stasis* = estado ou conservação). Manutenção de um estado interno estável por meio da autorregulação.

homeotérmico (do grego *homeo* = semelhante + *thermē* = calor). Que apresenta uma temperatura corpórea praticamente uniforme, regulada independentemente da temperatura do ambiente.

hominídeo (do latim *homo*, *hominis* = homem). Membro da família Hominidae, que inclui chimpanzés, gorilas, humanos, orangotangos e formas extintas descendentes de seu ancestral comum mais recente.

homocerca (do grego *homos* = igual + *kerkos* = cauda). Cauda com os lobos superior e inferior simétricos, e cuja coluna vertebral termina próximo à base da cauda, como na maioria dos peixes teleósteos.

homodonte (do grego *homos* = igual + *odous* = dente). Que tem todos os dentes semelhantes quanto à forma.

homologia (do grego *homologos* = concordar). Semelhança de partes de órgãos de organismos diferentes, causada pela deriva evolutiva a partir de uma parte ou órgão correspondente em um ancestral remoto, geralmente apresentando uma origem embrionária semelhante. Pode se referir, também, a sequências moleculares (DNA, RNA, proteína) ou cromossomos cuja equivalência representa, respectivamente, descendência de uma molécula ou cromossomo ancestral comum. Homologia seriada é a correspondência, no mesmo indivíduo, de estruturas repetidas que têm a mesma origem e desenvolvimento, tais como os apêndices dos artrópodes. Adj., **homólogo**.

homologia seriada. Ver **homologia**.

homólogo. Um membro de um conjunto de estruturas homólogas ou um par de cromossomos homólogos.

homoplasia. Similaridade fenotípica entre características de espécies ou populações distintas (incluindo, entre outros, aspectos moleculares, morfológicos e comportamentais), que não representam padrões exatos de uma descendência evolutiva comum (= similaridade não homóloga); é decorrente do paralelismo evolutivo, convergência e/ou reversão, e é evidenciada pela incongruência entre os diferentes caracteres em um cladograma ou árvore filogenética.

homotransplante. Ver **heterotransplante**.

homozigoto (do grego *homos* = igual + *zygotos* = unidos). Um organismo que apresenta alelos idênticos em um ou mais locos gênicos.

hormônio juvenil. Hormônio produzido pelos *corpora allata* de insetos; dentre os efeitos produzidos está a manutenção das características larvais ou de ninfa durante o desenvolvimento.

hormônio protoracicotrófico (PTTH). Hormônio secretado pelo cérebro de insetos que estimula a glândula protorácica a produzir ecdisoma, ou hormônio da muda.

hospedeiro definitivo. Hospedeiro no interior do qual ocorre a reprodução sexuada de um simbionte, ou em que um simbionte amadurece e se reproduz assexuadamente. Contrasta com **hospedeiro intermediário**.

hospedeiro intermediário. Hospedeiro em que pode existir alguma interação simbionte com o parasito, mas no qual não ocorrem maturação e reprodução sexuada.

humanoide. Relativo aos Hominoidea, uma superfamília de primatas na qual se incluem os grandes primatas e os seres humanos.

humoral (do latim *humor* = fluido). Relativo a uma secreção endócrina.

I

ictiossauro (do grego *ichthyo* = peixe + *saur* = lagarto). Répteis mesozoicos, aquáticos, caracterizados pelo corpo semelhante ao de uma toninha, mas com uma cauda vertical e olhos grandes.

imago. Inseto adulto e sexualmente maduro.

***imprinting*.** Ver **estampagem**.

imunidade. Habilidade dos tecidos em reconhecer e defender um organismo contra invasores externos. **Imunidade inata** é um mecanismo de defesa que não depende da prévia exposição a invasores; **imunidade adquirida** é específica a algo externo ao organismo, requer tempo para o desenvolvimento e ocorre mais rápida e intensamente como resposta secundária.

imunização. Resistência de um animal (hospedeiro) à infecção, quando alguns organismos infectantes permanecem no organismo.

imunoglobulina (do latim *immunis* = livre + *globus* = esfera, globo). Qualquer grupo de proteínas plasmáticas, produzidas por células B e do plasma, que participam na resposta imunológica pela combinação com o antígeno que estimula a sua produção. Anticorpo.

inata (do latim *innatus* = inato). Característica baseada, parcial ou totalmente, na constituição epigenética ou genética de um indivíduo.

***inbreeding*.** Ver **endogamia**.

incrustação. Contaminação de superfícies alimentares ou respiratórias de um organismo por excremento, sedimento ou outro material. Refere-se também ao acúmulo de organismos marinhos sésseis no casco de barcos ou navios de modo a prejudicar seu movimento através da água.

independente de densidade. Referente a fatores ambientais abióticos, como fogo, inundações e mudanças de temperatura, cujos efeitos sobre uma população não são afetados pelo número de organismos da população.

indução (do latim *inducere*, *inductum* = conduzir em). Raciocínio derivado de fatos particulares que levam a uma proposição geral, isto é, uma afirmação generalizada (hipótese) baseada em observações individuais. Em embriologia, uma resposta que resulta da interação com as células vizinhas.

indução secundária. Especificação dos destinos celulares devido à interação com células não pertencentes à região organizadora primária do embrião.

indutor (do latim *inducere* = introduzir, conduzir em). Em embriologia, um tecido ou órgão que induz a diferenciação de outro tecido ou órgão.

inflamação (do latim *inflammare*, de *flamma* = chama). Parte da resposta imunológica inata no local de invasão por antígenos ou lesão. Uma cascata de eventos provoca a ativação celular imunológica fagocitária e repara os danos na região afetada. A área torna-se inchada e vermelha, e o processo pode ser doloroso.

infraciliatura (do latim *infra* = abaixo + *cilia* = cílios). Organelas localizadas ventralmente aos cílios em eucariotas ciliados unicelulares.

infundíbulo (do latim *infundibulum* = funil). Prolongamento da neuro-hipófise que une a hipófise ao diencéfalo.

ingresso (do latim *ingressus* = entrar, ir para dentro). Migração individual de células da superfície do embrião para o seu

interior durante o desenvolvimento.

instar (do latim *instar* = *forma*). Estágio entre as mudas na vida de um inseto ou de outros artrópodes.

instinto (do latim *instinctus* = impelido). Comportamento estereotipado e previsível, geneticamente programado. O aprendizado pode ou não estar envolvido.

intercelular (do latim *inter* = entre + *cellula* = câmara, célula). Que ocorre entre as células.

interferonas. Várias citocinas codificadas por diferentes genes, que são importantes na mediação da imunidade inata e da inflamação.

interleucina. Uma das várias citocinas produzidas, primariamente, pelas células do sistema imunológico, tais como macrófagos, mastócitos, linfócitos T e B, bem como células endoteliais e fibroblastos. As células-alvo são vários leucócitos e outras células, primariamente, envolvidas em acentuar uma resposta imunológica. O nome "interleucina" deriva de uma noção inicial enganosa de que elas eram produzidas apenas por leucócitos e que suas células-alvo eram limitadas a estes.

interleucina-1. Citocina produzida por macrófagos que estimula os linfócitos T e B, além de macrófagos.

interleucina-2. Citocina produzida por linfócitos T auxiliares que levam à proliferação de células B e T e acentuam a atividade de células destruidoras naturais.

intersticial (do latim *inter* = entre + *sistere* = suportar). Situado nos interstícios ou espaços entre estruturas, tais como células, órgãos ou grãos de areia.

intracelular (do latim *intra* = dentro + *cellula* = câmara, célula). Condição que ocorre dentro de uma célula ou dentro dos corpos celulares.

íntron (do latim *intra* = dentro). Porção do mRNA transcrita a partir do DNA que não fará parte do mRNA final e, assim, não irá codificar uma sequência de aminoácidos em uma proteína.

introverte (do latim *intro* = para dentro + *vertere* = virar). Estrutura anterior estreita do tronco de um sipúnculo que pode ser retraída (introvertida).

invaginação (do latim *in* = dentro + *vagina* = bainha). Retração de uma camada de tecido para formar uma estrutura sacular.

inversão (do latim *invertere* = inverter). Inversão para o interior ou para o exterior, como ocorre na embriogênese de esponjas; também a reversão na ordem dos genes ou reversão de um segmento cromossômico.

íon. Átomo ou grupo de átomos com cargas elétricas positivas ou negativas devido à perda ou à aquisição de elétrons.

iridóforo (do grego *iris* = arco-íris ou íris do olho). Cromatóforos prateados ou iridescentes que contêm corpúsculos (cristais ou placas) de guanina ou de outra purina.

irradiação adaptativa. Diversificação evolutiva que produz numerosas linhagens ecologicamente diferentes a partir de um ancestral, em especial quando essa diversificação ocorre dentro de um curto intervalo de tempo geológico.

irritabilidade (do latim *irritare* = provocar). Propriedade geral de todos os organismos em reagir aos estímulos ou às mudanças externas.

isogametas (do grego *isos* = igual + *gametēs* = esposa). Gametas de uma espécie que são semelhantes quanto à forma e à aparência em ambos os sexos.

isolécito (do grego *isos* = igual + *lekitos* = gema de ovo + *al*). Vitelo homogeneamente distribuído no zigoto (ou óvulo). Homolécito.

isosmótico. Solução líquida que apresenta a mesma pressão osmótica de outra solução líquida.

isotônico (do grego *isos* = igual + *tonikus* = tensão). Pertencentes a soluções de mesma pressão osmótica; isosmótica.

isótopo (do grego *isos* = igual + *topos* = lugar). Uma das várias formas distintas de um elemento químico e que difere quanto à massa atômica, mas não quanto ao número atômico.

iteroparidade. História de vida na qual os indivíduos de uma população normalmente se reproduzem mais de 1 vez antes de morrerem; contrasta com **semelparidade**.

J

junção aderente. Proteínas transmembrana que servem como conexão de fixação intercelular.

junção comunicante. Poros formados por um anel de proteínas transmembrana que comunicam o citoplasma entre duas

células.

junção oclusiva ou zônula de oclusão. Região onde ocorre uma aposição extremamente íntima das membranas celulares de duas células adjacentes. A junção é formada pela ligação entre colunas de proteínas transmembrana em cada uma das membranas intimamente conectadas.

L

lábio (do latim *labium* = lábio). Lábio inferior de um inseto formado pela fusão do segundo par de maxilas. Também, parte da genitália externa da fêmea humana.

labirinto (do latim *labyrinthos* = labirinto). Orelha interna de vertebrados; é composto por uma série de sáculos e tubos cheios de líquidos (labirinto membranoso) suspensos dentro de cavidades ósseas (labirinto ósseo).

labirintodonte (do grego *labyrinthos* = labirinto + *odous*, *odontos* = dente). Grupo de tetrápodes da Era Paleozoica que engloba os temnospôndilos e os antracossauros.

labro (do latim *labium* = lábio). Lábio superior de insetos e crustáceos, situado dorsal ou rostralmente às mandíbulas; refere-se também ao lábio externo de uma concha de gastrópode.

laceração pedal. Reprodução assexuada encontrada em anêmonas-do-mar; uma forma de fissão.

lácteo (do latim *lacteus* = de leite). Denominação de um dos vasos linfáticos presentes nas vilosidades do intestino. Adj., relacionado com o leite.

lacuna (do latim *lacuna* = pequena cavidade). Seio; espaço entre células; uma cavidade em cartilagem ou osso.

lagena (do latim *lagena* = botija grande). Porção do ouvido primitivo na qual o som é traduzido em impulsos nervosos; origem evolutiva da cóclea.

lamarckismo. Hipótese evolutiva, proposta por Jean Baptiste de Lamarck, que afirma que as características adquiridas durante a vida de um organismo são transmitidas aos descendentes.

lamela (do latim, dim. de *lamina* = lâmina). Uma das duas lâminas que formam uma brânquia de um molusco bivalve. Uma das camadas ósseas finas que circundam concentricamente um ósteo (canal de Harvers). Qualquer estrutura fina, laminar.

lanterna de Aristóteles. Estrutura mastigadora de alguns ouriços-do-mar.

laringe (do grego *larynx* = laringe, garganta). Porção superior modificada do tubo respiratório de vertebrados que respiram oxigênio aéreo, limitada dorsalmente pela glote e ventralmente pela traqueia; local de origem do som. Adj., **laríngeo**, relacionado com a laringe.

larva (do latim *larva* = fantasma). Estágio imaturo diferenciado de um adulto.

larva de Müller. Larva ciliada livre-natante que lembra um ctenóforo modificado, característica de determinados turbelários policladidos marinhos.

larva quentrogon (do grego *kentron* = ponta, espinho + *gonos* = progênese, geração). A larva de um cirripédio da ordem Rhizocephala (subfilo Crustacea) que perfura o hospedeiro para injetar células parasitas na sua hemocele.

lateral (do latim *latus* = lado, flanco). Do lado ou pertencente ao lado do eixo principal de um animal; um animal com simetria *bilateral* apresenta dois lados.

laterita (do latim *later* = tijolo). Grupo de solos vermelhos e duros pertencentes a áreas tropicais que mostram intenso desgaste e lixiviação de bases e de sílica, liberando hidróxidos de alumínio e óxidos de ferro. Adj., **laterítico**.

lecitotrofia (do grego *lekithos* = vitelo + *trophos* = aquele que se alimenta). Nutrição de um embrião diretamente do vitelo de um ovo.

lei biogenética. Ver **recapitulação**.

lei da segregação. Primeira lei de Mendel da herança, na qual pares de fatores unitários que influenciam a variação de um caráter segregam-se mutuamente na formação dos gametas, de tal modo que cada gameta carrega somente um dos fatores.

lei da segregação independente. Também denominada **segunda lei de Mendel**. A segregação de alelos de um gene em gametas ocorre por acaso em relação à segregação de alelos de um segundo gene localizado em um par diferente de cromossomos homólogos. Genes localizados distantes em um único cromossomo algumas vezes também mostram distribuição independente pelo fato de a recombinação ocorrer em altas proporções.

leishmaniose (Sir W. B. Leishman, 1926, oficial médico britânico). Doença causada por infecção por protozoários do gênero

Leishmania.

lek. Ver **arena**.

lemnisco (do latim *lemniscus* = fita). Cada um dos membros do par de projeções internas da epiderme na região do tronco de Acanthocephala, o qual controla um sistema hidráulico na protração ou invaginação da probóscide.

lêntico (do latim *lentus* = lento). De ou relativo à água parada, como pântanos, charcos ou lagos.

lepidossauro (do latim *lepidos* = escama + *sauros* = lagarto). Linhagem de répteis diápsidos que surgiram no Permiano; incluem as serpentes, lagartos, anfisbenídeos e tuataras atuais, além dos extintos ictiossauros.

lepospôndilos (do grego *lepos* = escama + *spondylos* = vértebra). Grupo de tetrápodes da Era Paleozoica distintos pela posse de um centro vertebral em forma de carretel.

leptocéfala (do grego *leptos* = fino + *kephalē* = cabeça). Larva migratória da enguia europeia e de teleósteos relacionados que tem a forma de uma fita transparente.

leucismo (do grego *leukos* = branco + *ismos* = condição de). Pelagem ou plumagem brancas em animais com pele e olhos normalmente pigmentados.

leucócito (do grego *leukos* = branco + *kytos* = compartimento vazio). Qualquer um dos vários tipos de células sanguíneas brancas (p. ex., granulócitos, linfócitos, monócitos) assim denominadas pela ausência de hemoglobina, presente nas hemácias.

leuconoide (do grego *leukon* = branco + *eidos* = semelhante). Um tipo de sistema de canais de esponjas em que os coanócitos estão alojados em câmaras.

liberador (do latim *liberatio* = livramento, salvação). Um estímulo simples que gera um padrão de comportamento inato.

ligação (do latim *ligo* = unir). União de dois pedaços de DNA do começo ao fim.

ligação covalente. Ligação química na qual os átomos compartilham elétrons.

ligação dissulfeto. Ligação covalente entre átomos de enxofre de duas moléculas do aminoácido cisteína. A formação de tais ligações entre cisteínas não adjacentes em um polipeptídio estabiliza a estrutura terciária de uma proteína; ligações dissulfeto entre cisteínas de diferentes polipeptídios contribuem para a estrutura quaternária de uma proteína.

ligação genética. Genes situados no mesmo cromossomo, cujos alelos tendem a permanecer juntos na formação dos gametas (viola a segunda lei de Mendel, lei da segregação independente).

ligação peptídica. Uma ligação de aminoácidos que permite formar uma cadeia polipeptídica, constituída pela remoção de um OH do grupo carboxila de um aminoácido e um H do grupo amino de outro, para formar o grupo amida –CO–NH–.

ligamento (do latim *ligamentum* = ligamento). Cordão ou faixa de tecido conjuntivo rígido que une dois ou mais ossos.

ligante (do latim *ligo* = unir). Uma molécula que se liga a um receptor específico; por exemplo, um hormônio (ligante) liga-se ao seu receptor específico na superfície da célula.

linfa (do latim *lympha* = água). Líquido no sistema linfático formado pelo excesso de fluido que se acumula no interstício das células durante a troca capilar.

linfócito (do latim *lympha* = água + do grego, *kytos* = compartimento vazio). Célula sanguínea e linfática que desempenha um papel fundamental nas respostas imunológicas. Ver **célula T** e **célula B**.

linguado (do latim *lingua* = língua). Peixe achatado da ordem Pleuronectiformes.

linhagem. Uma sequência de populações ancestral-descendentes que evoluem através do tempo. Linhagens relacionadas com outras por meio de ramificações de linhagens ancestrais formam uma árvore filogenética. Em genética molecular evolutiva, uma sequência de moléculas de DNA ancestral-descendentes investigadas por meio da genealogia de um organismo ou pela filogenia.

lipase (do grego *lipos* = gordura + *ase* = sufixo de enzimas). Enzima que acelera a hidrólise ou a síntese de gorduras.

lipídio, lipoide (do grego *lipos* = gordura). Nome genérico de um grupo de compostos orgânicos graxos como triglicerídios, composto por ácido graxo e glicerol; muitas vezes contêm outros grupos como ácido fosfórico; lipídios combinam-se com proteínas e carboidratos para formar os principais componentes estruturais das células, tais como a membrana plasmática.

lisossomo (do grego *lysis* = quebra + *sōma* = corpo). Organela celular com membrana que contém várias enzimas digestivas

em seu interior, as quais são liberadas quando o lisossomo se funde com as vesículas ou endossomos produzidos por endocitose.

Lissamphibia. Clado de tetrápodes que compreende os anfíbios modernos (cecílias, sapos e salamandras) e todos os descendentes de seu mais recente ancestral comum.

litoral (do latim *litoralis* = litoral). Adj., pertencente à praia. Subst., porção do assoalho oceânico entre a extensão das marés altas e baixas, entremarés; nos lagos, refere-se à parte mais rasa compreendida entre a praia e o limite do lago que contém plantas aquáticas.

litosfera (do grego *lithos* = rocha + *sphaira* = esfera, bola). Camada de rocha da superfície da Terra.

lobo oral. Uma extensão na forma de *flap* na boca de uma cifomedusa que auxilia na alimentação.

lobópode (do grego *lobos* = lobo ou lóbulo + *pous*, *podos* = pé). Pseudópode com extremidade arredondada e obtusa.

Lobosea (do grego *lobos* = lobo). Clado composto por amebas com lobópodes e filópodes.

lóbulos (abas). Projeções ao longo da margem do sino de cifomedusas (filo Cnidaria).

loco (do latim *locus* = lugar). Local ocupado por um gene no cromossomo.

lofócito (do grego *lophos* = crista + *kytos* = compartimento vazio). Tipo celular ameboide encontrado em esponjas, que secreta feixes de fibras colágenas.

lofóforo (do grego *lophos* = crista + *phoros* = portador). Dobra da parede do corpo que forma tentáculos ou braços que são extensões da cavidade celomática em animais lofoforados (briozoários, **braquiópodes** e foronídeos).

lombar (do latim *lumbus* = lombo). Relativo ou próximo ao baixo dorso ou lombo.

lorica (do latim *lorica* = armadura). Carapaça protetora externa encontrada em alguns protozoários, rotíferos e outros animais.

lótico (do latim *lotus* = ato de banhar-se, lavar-se). De ou relativo à água corrente, como rios e córregos.

lúmen (do latim *lumen* = luz). Cavidade de um tubo ou órgão.

M

macroevolução (do grego *makros* = grande + do latim, *evolvere* = desdobrar). Mudança evolutiva em grande escala, que envolve a origem de novas formas, de tendências evolutivas, de irradiação adaptativa e de extinção em massa.

macroevolução afetiva. Taxas diferenciais de especiação e/ou extinção apresentadas por linhagens em evolução e atribuídas à diversidade de interações entre os fenótipos de cada uma delas e os ambientes físicos e bióticos compartilhados por tais linhagens; os fenótipos mencionados são propriedades emergentes do nível organísmico; contrasta com **seleção de espécies**.

macrófago (do grego *makros* = grande + *phagō* = comer). Tipo de célula fagocitária de vertebrados que desempenha um papel fundamental na resposta imunológica e na inflamação, tal como apresentar antígenos para as células T e na produção de muitos tipos de citocinas.

macrogameta (do grego *makros* = grande + *gamos* = casamento). O maior dentre os dois tipos de gametas em um organismo heterogamético; considerado o gameta feminino.

macrômero (do grego *makros* = grande + *meros* = parte). Classe de blastômeros de maior tamanho que se formam durante a clivagem de um embrião, quando os blastômeros iniciam a diferenciação em tamanho.

macronúcleo (do grego *makros* = grande + *nucleus* = semente). O maior dentre os dois tipos de núcleo em protozoários ciliados; nesse grupo, o macronúcleo controla todas as funções celulares, exceto a reprodução.

madreporito (do francês *madrépore* = recife de coral + *ite* = sufixo usado para algumas partes do corpo). Estrutura em forma de peneira que permite a entrada de água no sistema hidrovascular dos equinodermos.

malária (do italiano, *malaria* = ar ruim). Doença caracterizada por febre, tremedeira e anemia periódicas, bem como outros sintomas causados por *Plasmodium* spp.

mandíbula (do latim *mandibula* = mandíbula). Maxila inferior de vertebrados; um dos apêndices cefálicos de artrópodes.

manto. Extensão mole da parede do corpo de certos animais invertebrados, tais como braquiópodes e moluscos, a qual, frequentemente, secreta uma concha; parede delgada do corpo de tunicados.

manúbrio (do latim *manubrium* = cabo). Extensão tubular que se projeta a partir da face oral de uma medusa onde se abre a boca; cone oral; pré-esterno ou porção anterior do osso esterno; estrutura em forma de cabo do ossículo martelo da orelha média dos mamíferos.

marasmo ou desnutrição seca (do grego *marasmos* = definhamento). Desnutrição, especialmente em crianças, causada por uma dieta deficiente tanto em calorias como em proteínas.

margem continental. Porção do fundo oceânico adjacente à praia; compreende a plataforma continental, o talude continental e a elevação continental.

marisma. Comunidade marinha localizada na areia plana da região entremarés que contém gramíneas, bivalves, crustáceos escavadores e poliquetas comedores de depósito tipicamente de pântano; fornece áreas de berçários para muitos peixes marinhos.

marsupial (do grego *marsypion* = pequena bolsa, marsúpio). Mamífero marsupial da subclasse Metatheria.

martelo (do latim medieval *martellus* = martelo). Ossículo da orelha média de mamíferos e ligado à membrana timpânica.

mástax (do grego *mastax* = maxilas). Faringe trituradora de rotíferos.

mastócitos. Células de função imunológica localizadas primariamente em tecidos conjuntivos. Após a ativação por um antígeno, essas células liberam substâncias químicas importantes na resposta inflamatória da imunidade inata. Elas ativam também células da resposta imunológica adquirida.

matriz (do latim *mater* = mãe). Substância intercelular de um tecido ou a porção de um tecido no qual um órgão ou um processo é determinado.

maxilar (do latim *maxilla*, dim. de *mala* = maxila). Um dos ossos da maxila superior dos vertebrados; um dos apêndices cefálicos em artrópodes.

maxilípede (do latim *maxilla* = maxila + *pes* = pés). Um dos pares de apêndices cefalotorácicos localizados imediatamente posterior às maxilas de crustáceos; trata-se de um apêndice torácico incorporado ao aparelho bucal.

medial. Voltado para a região mediana.

medula (do latim *medulla* = medula). Porção interna de um órgão em oposição ao córtex ou porção externa. Também medula espinal.

medusa (da mitologia grega = monstro mitológico fêmea com os cabelos entrelaçados por serpentes). Água-viva ou estágio livre-natante do ciclo de vida dos cnidários.

meiose (do grego *mieoun* = tornar pequeno). Mudanças nucleares por meio das quais os cromossomos são reduzidos em número a partir de uma condição diploide para uma haploide; nos animais, a meiose normalmente ocorre nas últimas duas divisões, na formação do óvulo ou dos espermatozoides.

meiose gamética. Meiose que ocorre durante a formação dos gametas, como em seres humanos e demais metazoários.

meiose intermediária. Meiose que não ocorre durante a formação do gameta nem imediatamente após a formação do zigoto, resultando tanto em gerações haploides como diploides, assim como observado em foraminíferos.

meiose zigótica. Meiose que ocorre durante as primeiras poucas divisões depois da formação do zigoto; assim, todos os estágios do ciclo de vida, com exceção do zigoto, são haploides.

melanina (do grego *melas* = preto). Pigmento preto ou marrom-escuro encontrado em estruturas de plantas ou de animais.

melanóforo (do grego *melania* = escuridão + *pherein* = portador). Cromatóforo preto ou marrom que contém melanina.

membrana corioalantoica (do grego *chorion* = pele + *allas* = tripa + *eidos* = forma). Envelope vascular que envolve alguns embriões de amniotas, formado pela fusão do mesoderma do córion e do alantoide.

membrana nictitante (do latim *nicto* = piscar). Terceira pálpebra; membrana transparente das aves e de muitos outros répteis e mamíferos, que pode deslizar sobre o olho.

membrana ondulante. Estrutura membranosa associada a um flagelo de um eucariota unicelular; pode ser formada por cílios fundidos.

membrana plasmática (do grego *plasma* = forma, molde). Estrutura protoplasmática externa limitante que tem como função a regulação da troca de nutrientes através da superfície celular.

membrana tectória. Estrutura da orelha interna que detecta sons de baixa frequência.

membrana timpânica (do grego *tympanon* = tambor). A membrana que separa o ouvido externo do médio.

membrana vitelina (do latim *vitellus* = gema do ovo). Membrana acelular que envolve a célula-ovo.

membranela. Membrana delgada que pode ser formada pela fusão de cílios.

meninges (do grego *mēninx* = membrana). Uma das três membranas (aracnoide, dura-máter e pia-máter) que envolvem o encéfalo e a medula de vertebrados; bainha de tecido conjuntivo denso que envolve o sistema nervoso central de alguns vertebrados.

menopausa (do grego *men* = mês + *pauein* = cessar). Período de vida da fêmea da espécie humana em que cessa a ovulação; interrupção do ciclo menstrual.

menor agrupamento distinto. Um critério generalizado para a categoria de espécie, compartilhado até certo ponto por todos os conceitos formais de espécie, é o de que uma espécie seja a menor população ou linhagem inclusiva das populações que compartilham uma história única de descendência comum. A violação desse critério obscureceria a distinção entre espécies e táxons superiores.

menstruação (do latim *menstrua* = fluxo menstrual + de *mensis* = mês). Perda fisiológica de sangue e de tecido uterino pela vagina no final do ciclo menstrual. Ocorre nos primeiros dias do ciclo ovariano.

meroblástica (do grego *meros* = parte + *blastos* = embrião). Clivagem parcial que ocorre em zigotos que apresentam uma grande quantidade de vitelo no polo vegetativo; clivagem restrita a uma pequena região na superfície do zigoto.

merozoíto (do grego *meros* = parte + *zōon* = animal). Pequeno trofozoíto formado no estágio logo após a citocinese de um protozoário que sofreu fissão múltipla.

mesênquima (do grego *mesos* = meio + *enchyma* = infusão). Tecido conjuntivo embrionário; células de formas ameboides ou irregulares, muitas vezes embebidas em matriz gelatinosa.

mesentério (do grego *mesenterium* = mesentério). Dobra do peritônio que sustenta as vísceras.

mesocele (do grego *mesos* = meio + *koilos* = cavidade). Diz-se do compartimento celomático intermediário de alguns animais deuterostômios e do anterior nos lofoforados; corresponde à hidrocele dos equinodermos.

mesoderma (do grego *mesos* = meio + *derm* = pele). Terceiro folheto germinativo, formado durante a gastrulação e localizado entre o ectoderma e o endoderma; origina tecidos conjuntivos, músculos, sistemas vascular e urogenital, bem como o peritônio.

mesogleia (do grego *mesos* = meio + *glia* = cola). Camada gelatinosa ou material adesivo entre a epiderme e a gastroderme de cnidários e ctenóforos.

meso-hilo (do grego *mesos* = meio + *hylē* = barril). Matriz gelatinosa que envolve as células das esponjas; mesogleia, mesênquima.

mesolécito (do grego *mesos* = meio + *lekitos* = vitelo). Zigoto (ou óvulo) com quantidade média de vitelo concentrada no polo vegetativo.

mesonefro (do grego *mesos* = meio + *nephros* = rim). O par mediano dentre os três pares de órgãos renais embrionários nos vertebrados. Rim funcional de peixes e anfíbios; o ducto coletor desse tipo de rim é o ducto de Wolff. Adj., **mesonéfrico**.

mesopelágico. Refere-se à “zona crepuscular” em águas oceânicas longe da costa que marca a transição entre a zona epipelágica que recebe luz e a zona de total escuridão abaixo dela.

mesossomo (do grego *mesos* = meio + *sōma* = corpo). A subdivisão do corpo de lofoforados e alguns deuterostômios que contém a mesocele.

metabolismo (do grego *metabolē* = mudança). Conjunto de processos que incluem a digestão, a produção de energia (respiração celular) e sínteses de moléculas e demais estruturas nos organismos; somatório de processos construtivos (anabólicos) e destrutivos (catabólicos).

metabolismo oxidativo (aeróbico). Respiração celular que utiliza oxigênio molecular como o receptor final de elétrons.

metacele (do grego *meta* = entre, além de + *koilos* = cavidade). Compartimento celomático posterior de alguns lofoforados e deuterostômios; corresponde à somatocele dos equinodermos.

metacêntrico (do grego *meta* = entre, além de + *kentron* = centro). Cromossomo cujo centrômero encontra-se em seu

centro ou próximo a ele.

metacercária (do grego *meta* = entre, além de + *kerkos* = cauda + *aria* = ligada a). Larva jovem (cercária) que perdeu a cauda e tornou-se encistada.

metamerismo (do grego *meta* = entre, além de + *meros* = parte). Condição da construção de partes repetidas e seriadas (metâmeros); segmentação em série.

metâmero (do grego *meta* = além de + *meros* = parte). Repetição de uma unidade corpórea ao longo do eixo longitudinal de um animal; somito ou segmento.

metamorfose (do grego *meta* = entre, além de + *morphē* = forma + *osis* = estado de). Mudança acentuada na forma durante o desenvolvimento embrionário, como, por exemplo, de um girino para uma rã ou de uma larva de inseto para um inseto adulto.

metanefrídio (do grego *meta* = entre, além de + *nephros* = rim). Um tipo de nefrídio tubular com uma abertura interna que drena o celoma e uma abertura externa (nefridióporo) que lança o seu conteúdo para o exterior.

metanefro (do grego *meta* = entre, além de + *nephros* = rim). Órgão renal embrionário dos vertebrados que se origina caudalmente ao mesonefro; rim funcional dos répteis, aves e mamíferos. Tipo de rim drenado pelo ureter. Adj., **metanéfrico**.

metassomo (do grego *meta* = além de + *sōma* = corpo). Subdivisão do corpo de lofoforados e de alguns deuterostômios que contém a metacele.

metazoários (do grego *meta* = além de + *zōon* = animal). Animais pluricelulares.

método comparativo. Uso de padrões de similaridade ou dissimilaridade entre espécies ou populações para testar hipóteses sobre a **homologia** de um caráter e inferir relações filogenéticas entre elas; uso da filogenia para examinar processos evolutivos e história.

método experimental. Procedimento geral para testar hipóteses que predizem como um sistema biológico responderá a um tratamento, provocando-o sob condições controladas, e comparando os resultados observados com aqueles preditos.

método hipotético-dedutivo (do grego *hypotithenai* = supor + do latim *deducere* = conduzir). Processo científico que permite fazer suposições e procurar testes empíricos que, potencialmente, conduzem à sua rejeição.

MHC. Ver **complexo principal de histocompatibilidade**.

micetozoário (do grego *mikētos* = um fungo + *zōon* = animal). Um clado de eucariotas que contém organismos fungiformes celulares, acelulares e protostelídios.

microevolução (do grego *mikros* = pequeno + do latim, *evolvere* = desdobrar). Mudança do conteúdo gênico de uma população através das gerações.

microfilamento (do grego *mikros* = pequeno + do latim *filum* = filamento). Estrutura proteica linear e delgada que forma parte do citoesqueleto das células; estrutura da proteína contrátil nas células musculares.

microfilária (do grego *mikros* = pequeno + do latim, *filum* = filamento). Larvas parcialmente desenvolvidas, originadas de vermes filarióideos (filo Nematoda).

microgameta (do grego *mikros* = pequeno + *gamos* = casamento). O menor dentre os dois tipos de gametas em um organismo heterogamético; considerado o gameta masculino.

micrômero (do grego *mikros* = pequeno + *meros* = parte). Classe de blastômeros de menor tamanho de um embrião em clivagem, quando esses blastômeros diferem quanto ao tamanho.

mícron (μ) (do grego, neutro de *mikros* = pequeno). Um milionésimo de um milímetro; cerca de 1/25.000 de uma polegada. Utilizado atualmente como micrômetro (μm).

micronema (do grego *mikros* = pequeno + *nēma* = filamento). Um dos tipos de estruturas que compõem o complexo apical no filo Apicomplexa, afinado e alongado, que leva à região anterior, e é postulado como funcionando na penetração da célula hospedeira.

micronúcleo. Núcleo pequeno encontrado nos protozoários ciliados; controla as funções reprodutivas desses organismos.

micrópila (do grego *mikros* = pequeno + *pileos* = capuz). Pequena abertura através da qual as células emergem em uma

gêmula (filo Porifera).

microsporídeo (do grego *mikros* = pequeno + *spora* = semente + *idion* = sufixo diminutivo). Qualquer membro do clado protozoários que contém parasitos intracelulares com uma morfologia distinta.

microtrico. Ver **microvilo**.

microtúbulo (do grego *mikros* = pequeno + do latim *tubule* = tubo). Elemento citoesquelético longo e tubular, com diâmetro externo de 20 a 27 nm. Os microtúbulos têm influência sobre a forma da célula e desempenham um papel importante durante a divisão celular.

microvilo (do grego *mikros* = pequeno + do latim *villus* = felpudo). Projeção citoplasmática cilíndrica e estreita a partir das células epiteliais; os microvilos formam a borda em escova de vários tipos de células epiteliais. Ademais, microvilos com estrutura pouco comum cobrem a superfície do tegumento dos cestódeos (também conhecido como **microtrico**).

míctico (do grego *miktos* = misto ou misturado). Relacionado com os óvulos haploides dos rotíferos ou das fêmeas que depositam esses ovos.

mielina (do grego *myelos* = tutano). Material lipídico que forma a bainha medular das células nervosas.

mimetismo. Evolução por seleção natural de formas similares em diferentes espécies, tais como aquelas que compartilham sinais de aviso que desencorajam predadores comuns a ambas. No mimetismo batesiano, uma espécie palatável ao predador desenvolve sinais de aviso que simulam uma espécie não palatável para o predador. No mimetismo mülleriano, duas ou mais espécies não palatáveis desenvolvem sinais de alerta comuns com o intuito de evitar um predador comum a ambas.

mimetismo batesiano. Condição na qual uma espécie de presa desenvolve perfeita semelhança ao fenótipo aposemático de uma espécie não comestível, para desencorajar um potencial predador, assim escapando dele.

mimetismo mülleriano. Condição na qual duas espécies não comestíveis evoluem fenótipos aposemáticos semelhantes (tais como colorações de aviso) para desencorajar os predadores potenciais de tentar predar uma das duas.

mímico (do grego *mimicus* = imitador). Espécie cujas características morfológicas e comportamentais imitam aquelas de outras espécies, pois tais características intimidam predadores comuns a ambas.

mineralocorticoides (do inglês medieval *minerale* = mineral + do latim *cortex* = cortiça + *oid* = sufixo que denota proximidade de forma). Hormônios do córtex adrenal, especialmente aldosterona, que regulam o balanço de sais.

miócito (do grego *mys* = músculo + *kytos* = compartimento vazio). Célula contrátil (pinacócito) em esponjas.

miofibrila (do grego *mys* = músculo + do latim, diminutivo de *fibra* = fibra). Filamento contrátil dentro da célula muscular ou fibra muscular.

miogênico (do grego *mys* = músculo + do neolatim *genic* = dar origem a). Originário do músculo, tal como o batimento do coração que se origina no músculo cardíaco dos vertebrados, que ocorre devido às propriedades rítmicas inerentes do músculo em vez de decorrente dos estímulos nervosos.

miômero (do grego *mys* = músculo + *meros* = parte). Segmento de músculo pertencente à musculatura sucessivamente segmentada do tronco.

miosina (do grego *mys* = músculo + *in* = sufixo, que pertence ao). Proteína grande que se liga à actina em todas as células. No tecido contrátil, por exemplo, ela está organizada para formar os filamentos espessos do músculo estriado. Durante a contração, ela se combina com a actina para formar a actinomiosina.

miótomo (do grego *mys* = músculo + *tomos* = corte). Parte do somito que se destina a formar os músculos; o grupo muscular enervado por um nervo espinal único.

miracídio (do grego *meirakidion* = jovem). Estágio larval ciliado diminuto do ciclo de vida dos tremátodes.

mitocôndria (do grego *mitos* = filamento + *chondrion*, diminutivo de *chondros* = grão). Organela da célula eucariótica na qual ocorre o metabolismo aeróbico.

mitose (do grego *mitos* = filamento + *osis* = estado do). Divisão nuclear na qual existe tanto uma divisão quantitativa como qualitativa do material cromossômico entre os dois núcleos resultantes; divisão celular ordinária.

modelo (do francês *modèle* = padrão). Uma espécie da qual as características morfológicas ou comportamentais são

copiadas por outras espécies porque essas características previnem predadores comuns.

modular. Descreve a estrutura de uma colônia de organismos geneticamente idênticos que estão fisicamente associados e são produzidos assexuadamente por clones.

molde. Padrão ou molde que guia a formação de uma duplicata; frequentemente usado com referência à duplicação e transcrição de genes.

molécula. Configuração de junção de núcleos e elétrons atômicos por ligações químicas.

molécula acessória (correceptora). Uma proteína transmembrana que permite à **célula T receptora** confundir um antígeno específico.

monócito (do grego *monos* = único + *kytos* = compartimento vazio). Tipo de leucócito que se torna uma célula fagocitária e produtora de antígenos (macrófago) depois de transferir-se para os tecidos.

monofilia (do grego *monos* = único + *phyle* = tribo). Condição em que um táxon ou outro grupo de organismos contém o ancestral comum mais recente do grupo e todos os seus descendentes; contrasta com **polifilia** e **parafilia**.

monogamia (do grego *monos* = único + *gamos* = casamento). Condição de ter um único parceiro(a) por vez. Adj., **monogâmico**.

monoíbrido (do grego *monos* = único + do latim *hybrida* = misturado). Produção de prole híbrida de pais diferentes para um dado caráter específico.

monoico (do grego *monos* = único + *oikos* = casa). Organismo que apresenta as gônadas femininas e masculinas, geralmente denotando que essa é a condição típica da espécie; hermafrodita.

monômero (do grego *monos* = único + *meros* = parte). Molécula de estrutura simples, mas capaz de ligar-se a outras para formar polímeros.

monossacarídio (do grego *monos* = um + *sakcharon* = açúcar, do sânscrito *sarkarā* = açúcar). Açúcar simples que não pode ser decomposto em moléculas menores de açúcar; os mais comuns são as pentoses (assim como a ribose) e as hexoses (assim como a glicose).

monossomia (do grego *monos* = um + *sōmē* = corpo). A constituição cromossômica de um organismo que seria diploide, mas no qual falta um cromossomo (número cromossômico = $2n - 1$).

monotremado (do grego *monos* = único + *trēmatos* = buraco). Qualquer membro de uma ordem de mamíferos que põe ovos (ovíparos); ornitorrincos com bicos de pato e equidnas. Adj., **monossômico**.

monozoico (do grego *monos* = único + *zōon* = animal). Céstodes com uma única proglótide, que não sofrem estrobilação para formar uma cadeia de proglótides.

morfogênese (do grego *morphē* = forma + *genesis* = origem). Desenvolvimento das formas arquiteturais dos organismos; formação e diferenciação de tecidos e órgãos.

morfógeno (do grego *morphē* = forma + *genesis* = origem). Molécula solúvel que atua em células-alvo ou que forma um gradiente a partir de células produtoras até células-alvo, para especificar o destino celular; um agente de indução embrionária e epigênese.

morfologia (do grego *morphē* = forma + do latim *logia* = estudo, a partir do grego *logos* = trabalho). Ciência da estrutura. Inclui citologia, o estudo da estrutura das células; histologia, o estudo da estrutura dos tecidos; e anatomia, o estudo da macroestrutura.

morfologia comparativa. Estudos da forma dos organismos e suas variações inter- e intraespecíficas para revelar homologias dos caracteres dos organismos.

movimento ameboide (do grego *amoibē* = alteração + *oid* = semelhante). Locomoção celular pela protrusão de citoplasma para formar pseudópodes.

movimento deslizante (do latim *limax* = lesma). Forma de movimento no qual todo o organismo move-se sem a extensão de um pseudópode em particular, mas todo ele desliza como tal.

muco (do latim *mucus* = muco nasal). Secreção viscosa e escorregadia rica em mucinas produzida pelas células secretoras, tais como aquelas situadas em membranas mucosas. Adj., **mucoso**.

muda. Perda da camada cuticular externa; ver **ecdise**.

mudança perpétua. A mais básica teoria de evolução, segundo a qual o mundo vivo não é nem constante nem cíclico, mas está sempre passando por modificações irreversíveis ao longo do tempo.

multiplicação das espécies. A teoria darwinista de que o processo evolutivo gera novas espécies por meio da ramificação em novas linhagens derivadas de uma espécie ancestral.

mundo do RNA. Estágio hipotético na evolução da vida na Terra, no qual tanto a catálise quanto a replicação eram feitas por RNA, em lugar das enzimas e do DNA.

mutação (do latim *mutare* = mudar). Mudança abrupta e estável de um gene; a modificação herdada de uma característica.

mutualismo (do latim *mutuus* = empréstimo recíproco). Tipo de interação em que duas espécies diferentes têm benefícios derivados de sua associação e na qual a associação é necessária para ambas; frequentemente simbiótica.

N

nácar (do francês *nacre* = mãe da pérola ou madrepérola). Camada lustrosa mais interna da concha dos moluscos, secretada pelo epitélio do manto. Adj., **nacarado(a)**.

NAD. Abreviatura para nicotinamida-adenina-dinucleotídio, uma receptora de elétrons em várias reações metabólicas; a forma reduzida **NADH** é uma doadora de elétrons.

não disjunção. Falha na separação de um par de cromossomos homólogos durante a meiose, resultando em um gameta com n + 1 cromossomos (ver **trissomia**) e em um outro gameta com n – 1 cromossomos.

narinas (do latim *naris* = narina). Aberturas da cavidade nasal, tanto interna como externamente, na cabeça de um vertebrado.

narinas internas. Estruturas localizadas no palato que conectam a cavidade nasal e a faringe em peixes pulmonados e vertebrados tetrápodes; utilizadas no sentido do olfato e/ou na respiração quando a boca está fechada.

nativo (do latim *indigena* = nativo). Organismos nativos pertencentes a uma região em particular; não introduzidos.

náuplio (do latim *nauplius* = um tipo de bivalve). Estágio larval microscópico livre-natante de certos crustáceos, com três pares de apêndices (antênulas, antenas e mandíbulas) e um olho mediano. É característico de ostrácodes, copépodes, cracas e alguns outros crustáceos.

nécton (do grego, neutro de *nēktos* = natante). Termo utilizado para os organismos que nadam ativamente, essencialmente livres da ação das ondas e correntes. Comparar com **plâncton**.

nefrídio (do grego *nephridios* = do rim). Um dos túbulos excretores pares segmentarmente arranjados de muitos invertebrados, em especial de anelídeos. Em um sentido mais amplo, é qualquer túbulo especializado para a excreção e/ou osmorregulação; com uma abertura externa e com ou sem uma abertura interna.

nefridióporo (do grego *nephros* = rins + *porus* = poro). Abertura excretora externa em invertebrados.

néfron (do grego *nephros* = rim). Unidade funcional da estrutura do rim de vertebrados, consistindo na cápsula de Bowman, em um glomérulo interior e no túbulo urinário ligado.

nefróstoma (do grego *nephros* = rim + *stoma* = boca). Abertura ciliada do nefrídio na forma de funil.

nematocisto (do grego *nēma* = filamento + *kystis* = bexiga). Organela urticante dos cnidários.

neodarwinismo. Uma versão modificada da teoria evolutiva de Darwin que elimina elementos lamarckistas de características adquiridas e pangênese, as quais estavam presentes na formulação de Darwin; essa teoria, originada com August Weismann no final do século 19 e depois incorporada com os princípios genéticos mendelianos, tornou-se a versão corrente preferida da teoria evolutiva de Darwin.

neopterígeo (do grego *neos* = novo + *pteryx* = nadadeira). Qualquer representante do grande grupo de peixes ósseos que inclui a maioria das espécies modernas.

neotenia (do grego *neos* = novo + *teinein* = estender). Processo evolutivo pelo qual o desenvolvimento do organismo é retardado em relação à maturação sexual; produz um descendente que atinge a maturidade sexual enquanto retém a morfologia característica de um pré-adulto ou estágio larval de um ancestral.

neotenina. Ver **hormônio juvenil**.

nerítico (do grego *nērites* = um mexilhão). Porção do mar sobre a plataforma continental, especialmente o infralitoral até profundidades de 200 m.

neurocorda (do latim *nervus* = tendão + do grego *chorda* = cordão). Cordão nervoso longitudinal dos hemicordados.

neurogênico (do grego *neuron* = nervo + do neolatim *genic* = dar origem a). Originário do tecido nervoso, como os batimentos rítmicos do coração de alguns artrópodes.

neuróglia (do grego *neuron* = nervo + *glia* = cola). Tecido de suporte e de preenchimento dos espaços entre as células nervosas do sistema nervoso central.

neurolema (do grego *neuron* = nervo + *lemma* = pele). Bainha delicada externa, nucleada, de uma célula nervosa; bainha de Schwann.

neuromasto (do grego *neuron* = tendão + *mastos* = colina). Agrupamento de células sensoriais na superfície de um peixe ou anfíbio, que é sensível a estímulos vibratórios e água (mecanorreceptor).

neurônio (do grego *neuron* = nervo). Célula nervosa.

neuropódio (do grego *neuron* = nervo + *pous*, *podos* = pé). Lobo do parapódio mais próximo do lado ventral em anelídeos poliquetos.

nêutron. Partícula no núcleo dos átomos desprovida de carga elétrica e que tem a massa 1.839 vezes maior que a massa de um elétron.

nicho. O papel de um organismo, população ou espécie em uma comunidade ecológica, compreendendo o seu uso dos recursos, seu modo de vida único e suas relações com outros fatores bióticos e abióticos.

nicho potencial. Variedade de condições potencialmente ocupadas por um organismo ou uma população em uma comunidade ecológica; seus limites são determinados pelos atributos biológicos intrínsecos do organismo ou população. Ver também **nicho** e **nicho realizado**.

nicho realizado. O efetivo papel realizado por um organismo ou população em sua comunidade ecológica em tempo e local particulares, forçado tanto pelos seus atributos biológicos como pelas condições ambientais. Ver também **nicho** e **nicho potencial**.

ninfa (do latim *nympha* = ninfa, noiva). Estágio imaturo (subsequente à eclosão) de um inseto hemimetábolo que não apresenta o estágio pupal.

nível taxonômico. Categoria lineana (reino, filo, classe, ordem, família, gênero, espécie e suas variações) na qual um táxon reconhecido é posicionado.

nível trófico. Posição de uma espécie em uma **cadeia alimentar**, como produtor, herbívoro, carnívoro de primeiro nível trófico, ou carnívoro de nível trófico elevado.

nódulo sinoatrial (do latim *sinus* = curvo + *atrium* = vestíbulo). Células musculares cardíacas especializadas, localizadas na parede do átrio direito, que atuam como marca-passo no coração dos tetrápodes.

notocorda (do grego *nōtos* = coluna + *chorda* = cordão). Bastão celular alongado, envolvido em uma bainha, o qual forma o esqueleto axial primitivo dos embriões de cordados e adultos de cefalocordados.

notopódio (do grego *nōtos* = coluna + *pous*, *podos* = pé). Lobo ou parapódio mais próximo do lado dorsal em anelídeos poliquetos.

núcleo (do latim *nucleus* = uma pequena noz, o núcleo). Organela dos eucariotas que contém a cromatina e que é envolvida por uma dupla-membrana (envoltório nuclear).

nucleoide (do latim *nucleus* = núcleo + *oid* = assemelhado a). Região de uma célula procariota que contém o genoma.

nucléolo (diminutivo do latim *nucleus* = núcleo). Corpo fortemente corado dentro do núcleo da célula, que contém RNA; nucléolos são porções especializadas de certos cromossomos que carregam cópias múltiplas dos genes codificadores de RNA e onde o RNA ribossômico é ativamente sintetizado.

nucleoplasma (do latim *nucleus* = núcleo + do grego *plasma* = matéria). Protoplasma do núcleo, distinto do citoplasma.

nucleoproteína. Qualquer proteína estruturalmente associada ao DNA ou RNA.

nucleossomo (do latim *nucleus* = núcleo + *sōma* = corpo). Subunidade repetida de cromatina na qual 1,75 volta da dupla-hélice de DNA é entremeada ao redor de oito moléculas de histonas.

nucleotídio. Molécula constituída de fosfato, açúcar 5-carbono (ribose ou desoxirribose) e uma purina ou pirimidina; as purinas são adenina e guanina, e as pirimidinas são citosina, timina e uracila.

nutrição autotrófica (do grego *autos* = próprio + *trophia* = nutrição). Tipo de nutrição caracterizada pela habilidade do

organismo em transformar substâncias inorgânicas simples em compostos orgânicos complexos, tais como os observados em plantas verdes e algumas bactérias.

nutrição holofítica (do grego *holo* = completo + *phyt* = planta). Ocorre nas plantas verdes e em alguns protozoários, envolvendo a síntese de carboidratos a partir do dióxido de carbono e água na presença de luz, clorofila e determinadas enzimas.

nutrição holozoica (do grego *holo* = completo + *zoikos* = relativo aos animais). Tipo de nutrição que envolve a ingestão de partículas de alimento orgânico líquido ou sólido.

nutrição saprozoica (do grego *sapros* = podre + *zōon* = animal). Nutrição animal a partir de absorção de sais dissolvidos e nutrientes orgânicos simples do meio circundante; também se refere à alimentação baseada em matéria em decomposição.

O

ocelo (do latim diminutivo de *oculus* = olho). Olho simples ou ocelar que ocorre em muitos tipos de invertebrados.

octômero (do grego *oct* = oito + *meros* = parte). Oito partes, especificamente, simetria baseada sobre oito.

odontóforo (do grego *odous* = dente + *pherein* = portador). Órgão portador de dentes dos moluscos, incluindo a rádula, o saco radular, músculos e cartilagens.

oftálmico (do grego *ophthalamos* = um olho). Que pertence ao olho.

olfatório (do latim *olor* = cheiro + *factus* = trazer). Que pertence ao sentido de cheirar (odor).

omaso (do latim *omasum* = pança). Terceiro compartimento do estômago de um mamífero ruminante.

omatídio (do grego *omma* = olho + *idium* = pequeno). Uma das unidades ópticas do olho composto dos artrópodes.

oncogene (do grego *onkos* = protuberância, tumor + *genos* = descendente). Qualquer dos numerosos genes que estão associados ao crescimento neoplásico (câncer). O gene em seu estado benigno, seja inativado ou executando seu papel normal, é um **proto-oncogene**.

oncomiracídio (do grego *onkos* = barba, gancho + *meirakidion* = pessoa jovem). Larva ciliada de trematódeos monogêneos.

oncosfera (do grego *onkinos* = gancho + *sphaira* = esfera). Larva arredondada comum a todos os céstodes, dotada de ganchos.

onívoro (do latim *omnis* = tudo + *vorare* = devorar). Animal que usa materiais de origens animal e vegetal em sua dieta.

ontogenia (do grego *ontos* = ser + *geneia* = ato de ser nascido, de *genēs* = nascer). Curso do desenvolvimento de um indivíduo, desde seu ovo até sua senescência.

oocineto (do grego *ōion* = ovo + *kinein* = mover). Zigoto móvel dos parasitos causadores da malária.

oocisto (do grego *ōion* = ovo + *kystis* = bexiga). Cisto formado ao redor do zigoto do parasito causador da malária e organismos relacionados.

oócito (do grego *ōion* = ovo + *kytos* = compartimento vazio). Estágio de formação do óvulo, imediatamente precedente à primeira divisão meiótica (oócito primário) ou subsequente à primeira divisão meiótica (oócito secundário).

ooécio (do grego *ōion* = ovo + *oikos* = casa + do latim *ium* = a partir do). Bolsa incubadora; compartimento para embriões em desenvolvimento em ectoproctos.

oogênese (do grego *ōion* = ovo + *genesis* = descendente). Formação, desenvolvimento e amadurecimento do gameta feminino ou óvulo.

oogônia (do grego *ōion* = ovo + *gonos* = prole). Célula que, por divisão contínua, dá origem aos oócitos; um óvulo em um folículo primário imediatamente anterior ao início da maturação.

oótide (do grego *ōion* = ovo + *idion* = diminuto). Estágio de formação do óvulo depois da segunda divisão meiótica, seguindo-se a expulsão do segundo corpúsculo polar.

oótipo (do grego *ōion* = ovo + *typos* = molde). Parte do oviduto de turbelários que recebe os ductos das glândulas vitelinas e da glândula de Mehlis.

opérculo (do latim *operculum* = cobertura). Cobertura das brânquias em peixes ósseos; placa endurecida em alguns caramujos.

óperon. Unidade genética constituída de um grupo de genes sob o controle de outros genes; ocorre em procariotas.

opistáptor (do grego *opisthen* = posterior + *haptein* = prender). Órgão de ancoragem posterior de um trematódeo monogêneo.

opistoconte (do grego *opisthen* = posterior + *kontos* = um polo). Qualquer membro do clado de eucariotas que compreende os fungos, microsporídeos, coanoflagelados e animais; se presentes, células flageladas são dotadas de um flagelo posterior.

opistonefros (do grego *opisth* = posterior + *nefhros* = rim). Um rim que se desenvolve nas porções mediana e posterior da região nefrogênica dos vertebrados e que é drenado pelo ducto de Wolff ou ductos acessórios. Rim funcional da maioria dos adultos amniotos (peixes e anfíbios). Adj., **opistonéfrico**.

opistossoma (do grego *opisthe* = posterior + *sōma* = corpo). Região posterior do corpo de aracnídeos e pogonóforos.

opsonização (do grego *opsonein* = comprar alimentos, suprir). A facilitação da fagocitose de antígenos por fagócitos no sangue ou tecidos. É mediada por uma ligação do anticorpo com as partículas para formar o complexo antígeno-anticorpo, ou por proteínas do complemento (vertebrados) ou proteínas semelhantes às do complemento (invertebrados) que se ligam ao antígeno.

órbita (do latim *orbit* = órbita). A cavidade do crânio na qual se aloja o globo ocular.

ordem de bicada. Hierarquia de privilégios sociais em um bando de aves.

organela (do grego *organon* = ferramenta, órgão + do latim *ella* = diminutivo). Parte especializada da célula; uma estrutura subcelular que realiza funções análogas aos órgãos de animais multicelulares.

organismo. Um indivíduo biológico composto por uma ou mais células, tecidos e/ou órgãos, para o qual as partes são interdependentes em produzir um sistema fisiológico coletivo. Organismos da mesma espécie podem formar **populações**.

organizador (do grego *organos* = formando). Área de um embrião que dirige o desenvolvimento subsequente de outras partes.

organizador de Spemann. Região do embrião que atua como um organizador primário (ver **organizador primário**).

organizador primário. Região de um embrião, próxima ao lábio dorsal do blastóporo, capaz de autodiferenciação e que induz o desenvolvimento da placa neural e do eixo principal do corpo.

órgão acessório ou órgão sexual acessório. Qualquer estrutura, exceto a gônada (= órgão primário), que ajuda, principalmente, a produzir ou liberar uma célula germinativa (p. ex., glândula vitelina, oviduto, canal deferente), ou fornecer alimento ao embrião em desenvolvimento (p. ex., placenta, útero).

órgão adesivo de glândula dupla. Órgãos da epiderme da maioria dos turbelários, com três tipos de células: células glandulares viscosas e liberadoras e células de ancoragem.

órgão de Jacobson. (*Jacobson*, cirurgião e anatomista dinamarquês do século 19). Também denominado órgão vomeronasal. Órgão sensorial químico que ocorre no palato de muitos vertebrados terrestres; a língua transfere ferormônios e compostos químicos derivados do alimento para esse órgão.

órgão sensorial aboral. Órgão de equilíbrio (estatocisto) dos ctenóforos, situado do lado oposto à boca.

órgão X. Órgão neurossecretor, localizado no pedúnculo ocular de crustáceos, que secreta o hormônio inibidor da muda.

órgão Y. Glândula, localizada na antena ou segmento maxilar de alguns crustáceos, que secreta o hormônio da muda.

ortogênese. Tendência unidirecional na história evolutiva de uma linhagem, assim como revelada pelo registro fóssil; é também uma teoria evolutiva antidarwinista, agora desacreditada, mas que foi popular ao redor de 1900, que postula que o momento genético força linhagens a evoluir em uma direção linear predestinada, independentemente dos fatores externos e que, com frequência, levava ao declínio e à extinção.

ósculo (do latim *osculum* = uma boca pequena). Abertura exalante de uma esponja.

osfrádio (do grego *osphradion* = pequeno buquê, diminutivo de *osphra* = cheiro). Órgão sensorial quimiorreceptor de caramujos aquáticos e bivalves que testa a água inalada.

osmol. Peso molecular de um soluto, em gramas, dividido pelo número de íons ou partículas nas quais ele se dissocia em uma solução. Adj., **osmolar**.

osmorregulação. Manutenção das concentrações internas de água e sal apropriadas em uma célula ou no corpo de um

organismo vivo; regulação ativa da pressão osmótica interna.

osmose (do grego *ōsmos* = ato de empurrar, impulso). Corrente de solvente (geralmente água) que passa através de uma membrana semipermeável.

osmótrofo (do grego *ōsmos* = um empurrão, impulso + *trophe⁻* = comer). Organismo heterótrofo que absorve nutrientes dissolvidos.

ossículos (do latim *ossiculum* = ossículo). Pequenas peças separadas do endoesqueleto de um equinodermo. Também é utilizado para designar os pequenos ossos presentes na orelha média dos vertebrados.

ossos turbinados (do latim *turbin* = turbilhão, rodopio). Ossos altamente convolutos, recobertos por uma membrana mucosa, localizados na cavidade nasal dos animais endotérmicos; atuam na redução da quantidade de calor e água perdida durante a respiração.

osteoblasto (do grego *osteon* = osso + *blastos* = broto). Célula formadora de osso.

osteócito (do grego *osteon* = osso + *kytos* = compartimento vazio). Célula óssea que é característica do osso adulto; desenvolve-se de um osteoblasto e encontra-se localizada em uma lacuna de substância óssea.

osteoclasto (do grego *osteon* = osso + *klan* = quebrar). Célula grande, multinucleada, que atua na dissolução óssea.

osteodermo (do grego *osteon* = osso + *derma* = pele). Placa dérmica óssea, localizada sob uma escama epidérmica, sustentando-a.

ósteon (do grego *osteon* = osso). Unidade da estrutura de um osso, sistema de Havers.

osteostracos (do grego *osteon* = osso + *ostrakon* = concha). Grupo de agnatos, peixes extintos com armadura esquelética e nadadeiras peitorais dos períodos Siluriano e Devoniano.

óstio (do latim *ostium* = porta). Abertura.

óstio dérmico (do grego *derma* = pele + do latim *ostium* = porta). Poros para entrada de água em uma esponja.

ostracoderme (do grego *ostrakon* = concha + *derma* = pele). Um grupo parafilético de peixes agnatos já extintos, que apresentavam uma armadura dérmica e são conhecidos dos períodos Cambriano Superior e Devoniano.

otólito (do grego *ous*, *otos* = ouvido + *lithos* = pedra). Concreções calcárias no labirinto membranoso da orelha interna dos vertebrados, ou no órgão auditivo de certos invertebrados.

ovígero (do latim *ovum* = ovo + *gerere* = portar). Perna que carrega ovos em picnogônidos.

oviparidade (do latim *ovum* = ovo + *parere* = parir). Reprodução na qual os ovos são liberados pela fêmea; o desenvolvimento da prole ocorre exteriormente ao corpo maternal. Adj., **ovíparo**.

ovipositor (do latim *ovum* = ovo + *positor* = construtor, colocador + *or* = sufixo denotando agente que faz). Em muitas fêmeas de insetos, é a estrutura situada na extremidade posterior do abdome, utilizada na postura dos ovos.

ovo amniótico. Ovo de vertebrado que contém três membranas envolvendo o embrião (âmnio, alantoide e córion).

ovoviviparidade (do latim *ovum* = ovo + *vivere* = viver + *parere* = parir). Reprodução na qual os ovos desenvolvem-se dentro do corpo maternal, mas sem nutrição adicional da mãe, eclodindo nela ou imediatamente após a deposição. Adj., **ovovivíparo**.

óvulo (do latim *ovum* = ovo). Célula germinativa feminina madura.

oxidação (do francês *oxider* = oxidar, a partir do grego *oxys* = afiar). Perda de um elétron por um átomo ou molécula; algumas vezes, a adição de oxigênio a uma substância. Oposto de redução, na qual um elétron é tomado por um átomo ou uma molécula.

P

pálpebra. Camada delgada de pele e músculo que pode ser fechada para proteger o olho de luz, abrasão e/ou dissecação. Ocorre em muitos vertebrados terrestres, mas não em todos.

papila (do latim *papilla* = mamilo). Pequena projeção mamiliforme. Um processo vascular que nutre a raiz do pelo, pena ou dente em desenvolvimento.

papo. Uma região do esôfago especializada em estocar alimentos.

pápula (do latim *papula* = pústula). Processos respiratórios no tegumento de estrelas-do-mar; pústula sobre a pele.

parabasalídeo (do grego *para* = ao lado de + *basis* = corpo). Qualquer membro do clado de eucariotas unicelulares que apresentam um flagelo e corpos parabasais.

parabiose (do grego *para* = ao lado de + *biosis* = modo de vida). Fusão de dois indivíduos, resultando em uma intimidade fisiológica mútua.

parabrônquio (do grego *para* = adjacente + *bronchos* = traqueia). Vias finas de condução aérea do pulmão de um pássaro.

paradigma. Uma teoria científica poderosa que explica diversas observações e serve de guia para a pesquisa científica ativa, tal como a teoria da descendência comum da vida de Darwin.

parafiletismo (do grego *para* = ao lado de + *phyle* = tribo). Condição em que um táxon ou outro grupo de organismos contém o ancestral comum mais recente de todos os membros desse grupo mas exclui alguns descendentes desse ancestral; contrasta com **monofiletismo** e **polifiletismo**.

parapódio (do grego *para* = ao lado de + *pous*, *podos* = pé). Um dos processos laterais pares em cada lado da maioria dos segmentos de anelídeos poliquetos; varia em modificações para locomoção, respiração ou alimentação.

parasitismo (do grego *parasitos* a partir de *para* = ao lado de + *sitos* = alimento). Condição de um organismo que vive dentro de ou sobre outro organismo (hospedeiro), à custa do qual o parasito é mantido; simbiose destrutiva.

parasito. Um organismo que vive fisicamente sobre ou dentro do corpo de outro organismo e à sua custa.

parasitoide. Um organismo que é um parasito típico no início de seu desenvolvimento mas que, ao final, mata seu hospedeiro durante o seu desenvolvimento; usado como referência para muitos insetos parasitos e outros insetos.

parassimpático (do grego *para* = ao lado de + *sympathes* = simpático, a partir de *syn* = com + *pathos* = sentir). Uma das subdivisões do sistema nervoso autônomo, na qual os corpos celulares dos neurônios localizam-se no encéfalo e seus axônios adentram a periferia por meio do tronco cerebral e da parte posterior da medula espinal.

parcimônia (do latim *parsus* = reservar). Um princípio metodológico geral em que a hipótese mais simples capaz de explicar as observações é a melhor hipótese de trabalho e deve ser a primeira a ser testada antes de se investigar hipóteses mais complexas. Em sistemática filogenética, esse princípio envolve usar a árvore filogenética que requer a menor quantidade de mudanças evolutivas como a melhor hipótese de trabalho para explicar as relações filogenéticas.

parênquima (do grego *parenchyma* = qualquer coisa vertida ao lado de). Em animais basais, uma massa esponjosa de mesênquima celular vacuolizado que preenche os espaços entre vísceras, músculos ou epitélios; em alguns são corpos celulares de células musculares. Também é um tecido especializado de um órgão e se distingue do tecido conjuntivo de sustentação.

parenquímula (do grego *para* = ao lado de + *enchyma* = infusão). Larva flagelada de corpo mole de algumas esponjas.

parietal (do latim *paries* = parede). Alguma coisa próxima à parede de uma estrutura, ou que forma parte dessa parede.

partenogênese (do grego *parthenos* = virgem + do latim a partir do grego *genesis* = origem). Reprodução unissexuada envolvendo a produção de jovens por fêmeas não fertilizadas por machos; comum em rotíferos, cladóceros, afídeos, abelhas, formigas e vespas. Um ovo partenogenético pode ser diploide ou haploide.

partenogênese ameiótica. Reprodução unissexuada pelas fêmeas na qual o ovo é produzido por mitose a partir de um precursor diploide, sem um estágio haploide.

patogênico (do grego *pathos* = doença + do neolatim *genic* = dar origem a). Produtor ou capaz de produzir doença.

PCR. Ver **reação em cadeia da polimerase**.

pecilotérmico (do grego *poikilos* = variável + *thermal* = temperatura). Relativo a animais cuja temperatura corpórea é variável e flutua com a do ambiente; de sangue frio; comparar com **ectotérmico**.

pécten (do latim *pecten* = pente). Qualquer dos vários tipos de estruturas em forma de pente em vários organismos; por exemplo, um processo vascular pigmentado e na forma de pente que se projeta dentro do humor vítreo a partir da retina próximo à entrada dos nervos ópticos nos olhos de todas as aves e de muitos outros répteis.

pedálio (do latim *pedalis* = do ou pertencente ao pé). Lâmina achatada na base dos tentáculos em medusas de cubozoários (Cnidaria).

pedicelária (do latim *pediculus* = pé pequeno + *aria* = como ou conectado com). Um dos muitos órgãos pequenos em forma

de pinça sobre a superfície de certos equinodermos.

pedicelo (do latim *pediculus* = pé pequeno). Pequeno ou curto pedúnculo ou ramo. Em insetos, o segundo segmento da antena ou a cintura de uma formiga.

pedipalpos (do latim *pes*, *pedis* = pé + *palpus* = carícia). Segundo par de apêndices dos aracnídeos.

pedomorfose (do grego *pais* = criança + *morphe*⁻ = forma). Retenção das formas juvenis ancestrais em estágios posteriores da ontogenia dos descendentes.

pedúnculo (do latim *pedunculus*, diminutivo de *pes* = pé). Haste. Também referente a uma faixa de material esbranquiçado que liga diferentes partes do encéfalo.

peitoral (do latim *pectoralis*, a partir de *pectus* = peito). Relativo ou que pertence ao peito ou peitoral, ou à cintura escapular, ou ao par de escudos ossificados do plastrão de certas tartarugas.

pelagem (do francês *pelage* = pelo). Cobertura de pelos dos mamíferos.

pelágico (do grego *pelagos* = o mar aberto). Ocupando ou movendo-se através da água em vez de estar sobre o substrato; contrasta com **bentônico** (ver **bentos**).

pelicossauro (do grego *pelyx* = bacia + *sauros* = lagarto). Qualquer representante do grupo dos sinápsidos do Permiano que se distinguiam por sua dentição homodonte e membros rastejantes.

película (do latim *pellicula*, diminutivo de *pellis* = pele). Cobertura secretada, fina e translúcida de muitos protozoários.

pélvico (do latim *pelvis* = bacia). Situado na ou próximo à pélvis, assim como aplicado à cintura, cavidade, nadadeiras e membros.

pena. Suporte interno achatado e flexível em lulas; um remanescente da concha ancestral.

pentadáctilo (do grego *pente* = cinco + *daktylos* = dedos). Com cinco dígitos, ou cinco partes digitiformes, no pé ou na mão.

pentes (do latim *pecten* = pente). Apêndices sensoriais sobre o abdome de escorpiões

peptidase (do grego *peptein* = digerir + *ase* = sufixo de enzima). Enzima que quebra peptídios, liberando peptídios menores ou aminoácidos.

peptídios antimicrobianos. Peptídios secretados durante uma resposta imunológica inata em animais e plantas. Ver **defensinas**.

perenebranquiata (do latim *perennis* = o ano todo + do grego *branchia* = brânquias). Que apresenta brânquias permanentemente; relacionado sobretudo com certas salamandras pedomórficas.

pericárdio (do grego *peri* = ao redor do + *kardia* = coração). Área ao redor do coração; membrana ao redor do coração.

periférico (do grego *peripherein* = mover ao redor de). Estrutura ou posição distante do centro, situada próximo aos limites externos.

período evolutivo. A medida de tempo em que uma espécie ou táxon superior existe no tempo geológico.

perióstraco (do grego *peri* = ao redor do + *ostrakon* = concha). Camada enrijecida mais externa de uma concha de molusco.

periprocto (do grego *peri* = ao redor de + *prōktos* = ânus). Região de placas aborais ao redor do ânus de equinoides.

perissarco (do grego *peri* = ao redor de + *sarx* = carne). Bainha que cobre o pedúnculo e os ramos em um hidroide.

perissodáctilo (do grego *perissos* = ímpar + *daktylos* = dedo, dedão). Que pertence a uma ordem de mamíferos ungulados com um número ímpar de dígitos.

peristalse (do grego *peristaltikos* = comprimir ao redor). Série de contrações e relaxamentos alternados que servem para forçar o alimento através do canal alimentar.

peristômio (do grego *peri* = ao redor de + *stoma* = boca). Segmento verdadeiro mais anterior de um anelídeo; onde se encontra a boca.

peritônio (do grego *peritonaios* = forrando ao redor). Membrana que forra o celoma e cobre as vísceras celomáticas.

permeabilidade seletiva. Permeabilidade a pequenas partículas, tais como água e alguns íons inorgânicos, mas não a moléculas maiores.

pés ambulacrários. Numerosos tubos musculosos pequenos e preenchidos por fluido que se projetam do corpo dos equinodermos; parte do sistema hidrovascular; usados para locomoção, para preensão, na manipulação de alimento e para

respiração.

petaloides (do grego *petlon* = folha + *eidos* = forma). Descreve o arranjo em forma de flor dos pés respiratórios de um ouriço-do-mar irregular.

pH (*p*otencial de *h*idrogênio). Símbolo que se refere à concentração relativa de íons de hidrogênio em uma solução; os valores de pH situam-se entre 0 e 14: quanto mais baixo o valor, mais ácido ou mais íons de hidrogênio tem a solução. Equivale ao logaritmo negativo da concentração dos íons de hidrogênio.

pigídio (do grego *pygē* = elevação, nádega + *idion* = diminutivo de final). Extremidade posterior de um animal metamérico, onde se situa o ânus.

pigóstilo (do grego *pygo* = anca + *styl* = suporte). Osso na extremidade da coluna vertebral das aves formado a partir de vértebras caudais fusionadas.

pina (do latim *pinna* = pena, ponta aguda). Ouvido externo, orelha. Também uma pena, asa, nadadeira ou parte similar.

pinacócito (do grego *pinax* = tablete + *kytos* = compartimento vazio). Célula achatada que compõe o epitélio externo das esponjas.

pinacoderme (do grego *pinax* = tablete, prancha + *derma* = pele). A camada de pinacócitos das esponjas.

pinocitose (do grego *pinein* = beber + *kytos* = compartimento vazio + *osis* = condição). Aquisição de fluidos por uma célula na qual receptores específicos retêm íons/moléculas presentes nas membranas plasmáticas, que são invaginadas e destacam-se para formar pequenas vesículas. Ver **cavéolas**.

pirâmide ecológica. Quantificação em uma **cadeia trófica** da **biomassa**, número de **organismos** ou energia em cada **nível trófico** presente (**produtores, herbívoros**, **carnívoros** do primeiro nível e carnívoros de níveis elevados).

pirâmide eltoniana. **Pirâmide ecológica** que mostra números de **organismos** em cada um dos níveis **tróficos**.

pirimidina (alter. de pyridina, do grego *pyr* = fogo + *id* = sufixo adj. + *ine*). Base orgânica composta de um único anel de átomos de carbono e nitrogênio; substância que dá origem a diversas bases encontradas nos ácidos nucleicos.

placa ciliada (ou de pentes). Placa formada por cílios fundidos, arranjados em fileiras, usada para locomoção nos ctenóforos.

placa vegetativa. Região formada pelo achatamento do polo vegetativo do embrião no início da gastrulação.

placenta (do latim *placenta* = bolo achatado). Estrutura vascular, embrionária e materna, através da qual o embrião e o feto são nutridos dentro do útero.

placenta corioalantoica (do grego *chorion* = pele + *allas* = tripa). Tipo de placenta que ocorre nos mamíferos placentários e alguns marsupiais, cujos componentes fetais são o córion e o alantoide; as trocas entre mãe e embrião são feitas através dessas membranas embrionárias.

placenta coriovitelina (do grego *chorion* = pele + *vittel* = gema de um ovo). Placenta, frequentemente transitória, formada durante os estágios iniciais do desenvolvimento de marsupiais ou mamíferos placentários. Também chamada “placenta de saco vitelino”, origina-se do saco vitelino e da membrana coriônica do embrião.

placentotrofia (do latim *placenta* = bolo achatado + *trophos* = alimentar-se). Nutrição de um embrião através da placenta.

placodermes (do grego *plax* = prato + *derma* = pele). Grupo de peixes com maxilas e armaduras ósseas que ocorreram nos períodos Devoniano e Carbonífero.

placódio (do grego *plakos* = prato achatado redondo). Espessamento, em forma de placa, localizado no ectoderma da cabeça dos vertebrados a partir do qual se desenvolvem estruturas especializadas; essas estruturas incluem cristalinos, órgãos especiais dos sentidos e certos neurônios.

plâncton (do grego *planktos* = vagando). Vida animal e vegetal que flutua passivamente em corpos d’água; contrasta com **nécton**.

planície abissal. Assoalho do oceano distante da costa (fora da plataforma continental), com canais submarinos e elevações; tem em média 4.000 m de profundidade, mas chega a 11.000 m abaixo da superfície do mar.

plano frontal. Plano paralelo ao eixo principal do corpo, em ângulo reto com o plano sagital.

plano transversal (do latim *transversus* = atravessado). Plano cuja orientação é perpendicular ao eixo longitudinal, ou eixo oral-aboral, de um corpo ou estrutura.

plantígrado (do latim *planta* = sola + *gradus* = grau, passo). Relativo a animais que caminham sobre a planta do pé (p. ex., humanos e ursos); comparar com **digitígrado**.

plânula (do neolatim, diminutivo, a partir do latim *planus* = achatado). Forma larval ciliada, livre-natante, de cnidários; geralmente achatada e ovoide, com uma camada externa de células ectodérmicas e uma massa interna de células endodérmicas.

plaqueta (do grego, diminutivo de *plattus* = achatado). Pequeno fragmento celular do sangue que libera substâncias para iniciar a coagulação sanguínea.

plasma sanguíneo. Fração não celular líquida do sangue que inclui substâncias dissolvidas.

plasmalema (do grego *plasma* = forma, molde + *lemma* = casca, capa). A membrana celular ou membrana plasmática.

plasmídio (do grego *plasma* = forma, molde). Um pequeno círculo de DNA que pode ser carregado por uma bactéria, em adição ao seu DNA genômico.

plasmódio (do grego *plasma* = forma, molde + *eidos* = forma). Massa ameboide multinucleada, sincicial.

plastídio (do grego *plast* = formado, moldado + do latim *id* = raiz feminina para uma partícula de tipo especificado). Organela membranosa encontrada em células vegetais que funciona na fotossíntese e/ou armazenamento de nutrientes, como, por exemplo, o cloroplasto.

plastrão (do francês *plastron* = placa peitoral). Escudo corporal ventral de tartarugas; estrutura na posição correspondente em certos artrópodes; camada fina de gás retida por pelos epicuticulares de insetos aquáticos.

plataforma continental. Porção da margem continental do fundo oceânico que se estende das águas rasas da linha da praia até águas com profundidades entre 120 e 400 m.

pleiotropia, pleiotrópico (do grego *pleiōn* = mais + *tropos* = virar). Relativo a um gene que produz mais de um efeito, afetando características fenotípicas múltiplas.

pleópode (do grego *plein* = deslizar + *pous*, *podos* = pé). Cada um dos apêndices natatórios do abdome de crustáceos.

plesiomórfico. A condição ancestral de um caráter variável.

pleura (do grego *pleura* = lado, costela). Membrana que reveste cada metade do tórax e recobre os pulmões.

plexo (do latim *plexus* = rede, trança). Rede formada especialmente por nervos ou veias sanguíneas.

plúteo (do latim *pluteus* = capa removível, escrivaninha). Larva de equinoide ou ofiuroide com processos alongados como os pés de uma mesa.

pneumostômio (do grego *pneuma* = respirar + *stoma* = boca). A abertura da cavidade do manto (pulmão) dos gastrópodes pulmonados para o exterior.

pódio (do grego *pous*, *podos* = pé). Estrutura em forma de pé, como, por exemplo, o pé tubular dos equinodermos.

polaridade (do grego *polos* = eixo). Em sistemática, a ordenação de estados alternativos de um caráter taxonômico, desde a condição ancestral até a derivada. Na biologia do desenvolvimento, é a tendência apresentada por um eixo do óvulo de se orientar de maneira correspondente ao eixo da mãe. Ainda, condição de apresentar polos opostos; distribuição diferencial de gradação ao longo de um eixo.

polarização (do latim *polaris* = polar + do grego *iz* = fazer). Arranjo de cargas elétricas positivas em um lado da superfície de uma membrana e cargas elétricas negativas no outro lado (em nervos e músculos).

poliandria (do grego *polys* = muitos + *anēr* = homem). Condição de ter mais de um parceiro do sexo masculino simultaneamente.

poliembrionia. Proliferação assexuada de um óvulo fertilizado para produzir muitos embriões.

poliespermia (do grego *polys* = muitos + *sperma* = semente). Penetração de mais de um espermatozoide no óvulo durante a fecundação.

polifilético (do grego *polys* = muitos + *phylon* = tribo). Derivado de mais de um ancestral; contrasta com monofilético e parafilético.

polifiletismo (do grego *polys* = muitos + *phylon* = tribo). Condição em que um táxon ou grupo de organismos não contém o ancestral comum mais recente de todos os membros do grupo, o que implica a existência de origens evolutivas múltiplas;

esses grupos não são válidos como táxons formais, sendo reconhecidos como tais apenas por um erro. Contrasta com **monofiletismo** e **parafiletismo**.

polifiodonte (do grego *polyphyes* = múltiplos + *odous* = dentes). Ter vários conjuntos de dentes em sucessão.

poligamia (do grego *polys* = muitos + *gamos* = casamento). Condição de ter mais de um parceiro ao mesmo tempo.

poliginia (do grego *polys* = muitos + *gynē* = mulher). Condição de ter mais de um parceiro do sexo feminino simultaneamente.

poliginia de defesa das fêmeas. Um macho consegue mais de uma parceira desde que várias fêmeas se agreguem e possam ser protegidas contra outros machos.

poliginia de defesa de recurso. Um macho obtém acesso reprodutivo a várias fêmeas por defender, indiretamente, um recurso crítico.

poliginia de dominância dos machos. Um macho consegue mais de uma parceira para se acasalar, pois as fêmeas escolhem tal macho dentre vários em um agrupamento.

polimerização. O processo de formar um polímero ou composto polimérico.

polímero (do grego *polys* = muitos + *meros* = parte). Composto químico formado por unidades estruturais repetidas denominadas monômeros.

polimorfismo (do grego *polys* = muitos + *morphe*⁻ = forma). Presença, em uma espécie, de indivíduos de mais de um tipo estrutural; variação genética em uma população.

polimorfismo proteico. Ocorrência de variantes alélicas nas sequências de aminoácidos de proteínas em uma população ou espécie. A separação das variantes alélicas por eletroforese de proteína forneceu um método inicial para quantificar o conjunto de variação gênica presente em populações naturais.

polinucleotídio (poli + nucleotídio). Um ácido nucleico com muitos nucleotídios combinados em uma cadeia linear.

polipeptídio (do grego *polys* = muitos + *peptein* = digerir). Uma molécula que consiste em uma cadeia linear única de aminoácidos.

polipídio (do grego *polypus* = pólipo). Indivíduo ou zooide de uma colônia de entoproctos, que apresenta um lofóforo, um tubo digestivo, músculos e centros nervosos.

poliploide (do grego *polys* = muitos + *ploidy* = número de cromossomos). Organismo que contém mais de dois conjuntos completos de cromossomos homólogos.

pólipo (do grego *polypous* = muitos pés). Indivíduo pertencente ao filo Cnidaria, geralmente adaptado para aderir ao substrato em sua extremidade aboral e que, frequentemente, forma colônias.

polissacarídio (do grego *polys* = muitos + *sakcharon* = açúcar, a partir do sânscrito *sarkarā* = pedrinhas, açúcar). Carboidrato composto por muitas unidades de monossacarídios, como, por exemplo, o glicogênio, o amido e a celulose.

polissomo (polirribossomo) (do grego *polys* = muitos + *soma* = corpo). Dois ou mais ribossomos conectados por uma molécula de RNA mensageiro.

politípica. Refere-se a uma espécie que tem duas ou mais subespécies, designadas taxonomicamente; o reconhecimento de subespécies é controverso e rejeitado por muitos taxonomistas.

polo vegetativo. Região do ovo com grande concentração de vitelo; essa região é oposta ao polo animal, onde se concentra o citoplasma.

ponte de hidrogênio. Ligação química relativamente fraca, resultante da distribuição de cargas desiguais das moléculas, na qual um átomo de hidrogênio unido a outro átomo por meio de uma ligação covalente é atraído para a porção eletronegativa de outra molécula.

ponte iônica. Ligação química formada pela transferência de um ou mais elétrons de um átomo a outro; característica de sais.

ponte temporária. Conexão entre duas áreas de terra que é inundada em momentos nos quais o nível do mar está elevado, mas que emerge como uma porção de terra não inundada nos momentos em que o nível do mar está baixo.

***pool* gênico.** Conjunto de todos os alelos de todos os genes de uma população.

população (do latim *populus* = pessoas). Grupo de organismos da mesma espécie que habita em uma localidade geográfica específica.

população intercruzante. O mais inclusivo grupamento de organismos nos quais ocorrem, livremente, reprodução sexuada e recombinação gênica associada, através das gerações; implica a ausência de barreiras biológicas entre machos e fêmeas, incluídos no grupamento, para a fertilização de gametas. Um critério do conceito biológico de espécie.

porócito (do grego *porus* = passagem, poro + *kytos* = compartimento vazio). Tipo de célula encontrada em esponjas asconoides, através da qual a água penetra na espongiocele.

portador. Indivíduo heterozigoto para um alelo recessivo, tal como um alelo para uma doença genética, que é fenotipicamente normal mas pode transmitir o alelo recessivo aos descendentes.

posterior (do latim *posterior* = último). Situado na ou próximo à parte de trás do corpo; nas formas com simetria bilateral, a extremidade do eixo principal do corpo oposta à região cefálica.

potencial de ação. Diferença transitória de voltagem que ocorre através de uma membrana celular; nos neurônios provoca a abertura de um canal na membrana durante a neurotransmissão.

potencial de membrana. Voltagem registrada através da membrana plasmática devido a uma distribuição desigual de íons e cargas em lados opostos da membrana. Tal distribuição diferenciada de carga é causada pela permeabilidade seletiva das membranas plasmáticas a determinados íons e moléculas.

potencial evolutivo. Refere-se às oportunidades para evolução morfológica outorgadas a uma linhagem em evolução e dotada de um "conjunto de ferramentas" de módulos de desenvolvimento semiautônomo que podem ser expressos em vários estágios da ontogenia e em múltiplos locais do corpo. Por exemplo, a evolução dos membros tetrápodes caracterizada pela expressão ectópica de módulos genéticos de desenvolvimento, normalmente expressos na coluna vertebral.

pré-adaptação. Presença de um caráter que, coincidentemente, predispõe um organismo à sobrevivência em um ambiente distinto daquele encontrado durante sua história evolutiva.

precoce (do latim *praecoquere* = amadurecer cedo). Organismo que requer pouco cuidado parental e é capaz de ser independente em um curto período após a eclosão; contrasta com **altricial**.

predação. Interação de espécies em uma comunidade ecológica na qual indivíduos de uma espécie (presa) servem de alimento para outra (**predador**).

predador (do latim *praedator* = saqueador, *praeda* = presa). Indivíduo que mata e consome outros animais; organismo que ataca outros para se alimentar; adj. **predatório**.

preênsil (do latim *prehendere* = agarrar). Adaptado para agarrar.

pré-formação. Conceito desacreditado de que os gametas contêm jovens pré-formados que se desenrolam ou expandem durante o desenvolvimento.

pressão hidrostática. Pressão exercida por um fluido (água ou gás), definida como a força sobre unidade de área. Por exemplo, a pressão hidrostática de uma atmosfera (1 atm) é de 14,7 lb/in^2.

pressão osmótica. A pressão que resiste à corrente de água no citoplasma.

primeira lei da termodinâmica. A energia nunca é criada nem destruída, mas pode ser convertida de uma forma a outra.

primitivo (do latim *primus* = primeiro). Primordial; antigo; diz-se de características que se aproximam muito daquelas presentes em um ancestral.

primórdio (do alemão = princípio). Forma rudimentar.

príon. Proteína infecciosa que ataca proteínas de um organismo hospedeiro para assumir uma conformação espacial anormal e muitas vezes patogênica, como na doença da "vaca louca".

probóscide (do grego *pro* = antes + *boskein* = alimentar). Focinho ou tromba. Também um órgão tubular sugador, ou para alimentação, com a boca em uma extremidade, como encontrado em planárias, sanguessugas e insetos. Ainda, o órgão sensorial e de defesa na extremidade anterior de certos invertebrados.

procariota (do grego *pro* = antes + *karyon* = cerne, noz). Que não tem um núcleo ou núcleos envoltos por membrana. As bactérias e arqueobactérias são caracterizadas por células procarióticas. Contrasta com **eucariota**.

produção. Em ecologia, a energia acumulada por um organismo que se torna incorporada em nova biomassa.

produtividade. Propriedade de um sistema biológico medida pelo conjunto de energia e/ou de materiais que ele incorpora.

produtividade bruta (total). Medida da energia total assimilada por um organismo.

produtividade líquida. A energia estocada por um organismo, que é igual à energia assimilada **(produtividade total)** menos a energia usada para manutenção metabólica **(respiração)**.

produtor primário. Espécie cujos membros iniciam a **produtividade** adquirindo energia e substâncias a partir de fontes **abióticas**, tais como as plantas que sintetizam açúcares a partir de água e dióxido de carbono, utilizando a energia solar (ver **fotossíntese**).

produtores (do latim *producere* = produzir). Organismos, tais como as plantas, capazes de produzir seu próprio alimento a partir de substâncias inorgânicas.

progesterona (do latim *pro* = antes + *gestare* = carregar). Hormônio esteroide de mamíferos e secretado pelo corpo lúteo e pela placenta; prepara o útero para receber o óvulo fertilizado e mantém sua capacidade de reter o embrião e o feto.

proglótide (do grego *proglōttis* = ponta da língua, de *pro* = antes + *glōtta* = língua + sufixo *id*). Porção de um cestódeo que contém um conjunto de órgãos reprodutivos; em geral, corresponde a um segmento.

pró-hormônio (do grego *pro* = antes + *hormaein* = excitar). Precursor de um hormônio, especialmente um hormônio peptídico.

promotor. Uma região do DNA à qual a RNA polimerase deve ter acesso para iniciar a transcrição de um gene estrutural.

pronefro (do grego *pro* = antes + *nephros* = rim). O mais anterior dos três pares de órgãos renais embrionários dos vertebrados, funcional apenas em peixes-bruxa adultos e larvas de peixes e anfíbios; vestigial em embriões de amniotas. Adj., **pronéfrico**.

proprioceptor (do latim *proprius* = próprio, particular + receptor). Receptor sensorial localizado no interior de tecidos, especialmente nos músculos, tendões e articulações, que responde a mudanças no alongamento dos músculos, posição do corpo e movimento.

prosópila (do grego *prosō* = anterior + *pyle* = portão). Conexão entre os canais inalante e radial de algumas esponjas.

prossímio (do grego *pro* = antes + do latim *simia* = macaco). Membro de um grupo de primatas arborícolas que inclui lêmures e társios, excluindo macacos e humanos.

prossoma (do grego *pro* = antes + *sōma* = corpo). Parte anterior de um invertebrado na qual a segmentação primitiva não é visível; cabeça e tórax fundidos de artrópodes; cefalotórax.

prostaglandinas. Família de hormônios constituídos de ácidos graxos, originalmente descobertos no sêmen, conhecidos por seus efeitos poderosos sobre músculos lisos, sistema nervoso, circulação e órgãos reprodutores.

prostômio (do grego *protos* = primeiro + *stoma* = boca). Região anterior à boca de um animal segmentado.

protândrico (do grego *prōtos* = primeiro + *anēr* = macho). Condição de animais e plantas hermafroditas, cujos órgãos masculinos e seus produtos surgem antes dos correspondentes órgãos femininos e produtos, impedindo assim a autofecundação.

protease (do grego *protein* = proteína + *ase* = enzima). Enzima que digere proteínas; inclui as proteases e peptidases.

proteína (do grego *protein*, de *proteios* = primário). Macromolécula de carbono, hidrogênio, oxigênio, nitrogênio e, comumente, enxofre; composta de cadeias de aminoácidos unidos por ligações peptídicas; presente em todas as células.

proteína p53. Proteína supressora de tumor com funções críticas em células normais. Uma mutação no gene que a codifica, *p53*, pode resultar na perda de controle sobre a divisão celular e, portanto, levar a um câncer.

proteína Ras. Proteína iniciadora de uma cascata de reações que levam à divisão celular, quando um fator de crescimento está ligado à superfície celular. O gene que codifica a Ras torna-se um oncogene quando uma mutação produz uma forma de proteína Ras que inicia as reações na ausência do fator de crescimento.

proteinoma (do grego *protein* = primário + do latim sufixo *-oma* = grupo). Conjunto de moléculas de proteínas produzido por um organismo durante sua vida. O estudo científico desse fenômeno é denominado **proteinômica**.

protista (do grego *protos* = primeiro). Membro do reino parafilético Protista que, geralmente, inclui os eucariotas unicelulares.

protocele (do grego *protos* = primeiro + *koilos* = oco). Compartimento celomático anterior de alguns deuterostômios, correspondente à axocele dos equinodermos.

protocooperação. Interação mutuamente benéfica de organismos, que não é fisiologicamente necessária para a sobrevivência

de qualquer um deles.

próton. Partícula subatômica com carga elétrica positiva e com massa igual a 1.836 vezes a do elétron; encontrada no núcleo dos átomos.

protonefrídio (do grego *protos* = primeiro + *nephros* = rim). Órgão osmorregulador ou excretor primitivo, constituído por um túbulo que termina em células-flama ou solenócitos; cada uma das unidades do sistema de células-flama.

proto-oncogene. Ver **oncogene**.

protoplasma (do grego *protos* = primeiro + *plasma* = forma). Substância viva organizada; citoplasma e nucleoplasma da célula.

protópode (do grego *protos* = primeiro + *pous*, *podos* = pé). Porção basal do apêndice de crustáceos que contém o coxópode e o basípode.

Protostomia (do grego *protos* = primeiro + *stoma* = boca). Grupo de filos nos quais a clivagem é, geralmente, determinada; o celoma (nas formas celomadas) é formado pela proliferação de faixas mesodérmicas (esquizocélico); o mesoderma é formado a partir de determinado blastômero (chamado célula 4d) nos animais com clivagem espiral; e a boca é derivada do blastóporo ou da região próxima a ele. Inclui Annelida, Arthropoda, Mollusca e diversos filos menores; contrasta com **Deuterostomia**.

protostômio ecdisozoário (do grego *protos* = primeiro + *stoma* = boca; do grego *ekdysis* = tirar a roupa, escapar + *zōon* = animal). Qualquer membro de um clado de Protostomia, cujos membros se desfazem da cutícula conforme crescem; incluem os artrópodes, nematódeos e vários filos pequenos.

protostômio lofotrocozoário (do grego *lophos* = crista + *trochos* = roda + *zōon* = animal). Qualquer membro do clado dos Protostomia que apresenta uma larva trocófora ou um lofóforo; são exemplos os anelídeos, moluscos e briozoários (ectoproctos).

protrombina (do grego *pro* = antes + *thrombos* = coágulo). Constituinte do plasma sanguíneo transformado em trombina por meio de uma complexa sequência de reações químicas que envolvem, localmente, fatores dervivados e proteínas plasmáticas em circulação; relacionada com a coagulação.

proventrículo (do latim *pro* = antes + *ventriculum* = ventrículo). Estômago glandular entre o papo e a moela das aves. Em insetos é uma dilatação muscular do intestino anterior, revestida internamente por dentes quitinosos.

proximal (do latim *proximus* = mais próximo). Situado no ou perto do ponto de inserção; oposto a distal, distante.

pseudoceloma (do grego *pseudēs* = falso + *koilōma* = cavidade). Cavidade do corpo não revestida por peritônio e que não faz parte dos sistemas circulatório ou digestivo, derivada embrionariamente da blastocele.

pseudocelomados (do grego *pseudēs* = falso + *koilōma* = cavidade + *ado* = sufixo). Que apresenta uma cavidade do corpo formada a partir de blastocele persistente e revestida com mesoderma em apenas um lado.

pseudópode (do grego *pseudēs* = falso + *podion* = pé pequeno + *eidos* = forma). Protrusão citoplasmática temporária que se estende para fora de uma célula ameboide e serve para fins de locomoção ou para englobar alimento.

psicologia comparativa. Um campo de estudo dedicado a identificar regras gerais de comportamento aplicáveis aos humanos e a outros animais.

pulmão foliáceo. Estrutura respiratória de quelicerados terrestres (Arthropoda) na qual muitas bolsas de ar, de delgadas paredes, prolongam-se em uma câmara preenchida por sangue no abdome.

pulmonar (do latim *pulmo* = pulmão + *aria* = sufixo que significa conexão). Relacionado com ou associado aos pulmões.

pupa (do latim *pupa* = garota, boneca ou marionete). Estágio inativo, quiescente de insetos holometábolos. Segue-se ao estágio larval e precede o estágio adulto.

purina (do latim *purus* = puro + *urina* = urina). Base orgânica com átomos de carbono e nitrogênio em dois anéis interligados. Substância que origina a adenina, a guanina e outras bases que ocorrem na natureza.

Q

quela (do grego *chēlē* = pinça). Garra em forma de pinça.

quelícera (do grego *chēlē* = pinça + *keras* = chifre). Um dos dois pares de apêndices cefálicos anteriores dos membros do subfilo Chelicerata.

quelíforo (do grego *chēlē* = pinça + inglês antigo *fore* = antes de). Primeiro par de apêndices de um picnogônido; às vezes ausente; se presente, com ou sem quela.

quelípodes (do grego *chēlē* = pinça + do latim *pes* = pés). O primeiro par de patas queladas da maioria dos crustáceos decápodes; especializados em apreender e triturar alimento.

queratina (do grego *kera* = corno + *in* = sufixo de proteínas). Uma escleroproteína encontrada em tecidos epidérmicos e modificada em estruturas duras, tais como cornos, pelos, unhas, garras e escamas de répteis.

quiasma (do grego cruzamento). Interseção ou cruzamento, como nos nervos; ponto de conexão entre cromátides homólogas, onde ocorreu *crossing over* na sinapse.

quimioautótrofo (do grego *chēmeia* = transmutação + *autos* = próprio + *trophos* = alimentador). Organismo que utiliza compostos inorgânicos como fonte de energia.

quimiotaxia (do grego *chēmeia* = infusão + *taxō* de *tassō* = ordenar). Movimento de orientação de organismos ou células em resposta a um estímulo químico.

quimiotrófico (do grego *chēmeia* = infusão + *tropē* = voltar). Organismo sintetizador de alimento a partir de substâncias inorgânicas, sem usar clorofila.

quimo (do grego *chymos* = suco). Massa semifluida de alimento parcialmente digerido, presente no estômago e no intestino delgado, no curso da digestão.

quitina (do francês *chitine*, do grego *chitōn* = túnica). Substância resistente que constitui parte da cutícula dos artrópodes e, raramente, encontrada em outros grupos de invertebrados; é um polissacarídio nitrogenado insolúvel em água, álcool, soluções ácidas e nos sucos digestivos da maioria dos animais.

R

rabdito (do grego *rhabdos* = bastão). Estruturas em forma de bastão nas células da epiderme ou no parênquima subjacente de certos turbelários. Os rabditos descarregam-se em secreções mucosas.

Radiata (do latim *radius* = raio). Grupo que apresenta simetria radial, especificamente Cnidaria e Ctenophora.

radiolário (do latim *radiolus* = pequeno raio de sol). Amebas com actinópodes e um bonito revestimento externo.

radíolos (do latim *radius* = raio de uma roda). Processos em forma de penas na cabeça de muitos vermes poliquetas (filo Annelida), usados primariamente para alimentação.

rádula (do latim *radula* = raspador). Língua raspadora encontrada em muitos moluscos.

rainha. Em entomologia, a única fêmea inteiramente desenvolvida em uma colônia de insetos sociais, tais como abelhas, formigas e cupins, distinta de operárias, fêmeas não reprodutivas e soldados.

ratita (do latim *ratis* = jangada). Refere-se às aves que apresentam um esterno sem carena; contrasta com **carenada**.

razão sexual. Valor da proporção entre machos e fêmeas de uma população em determinado tempo e local.

reação de condensação. Reação química na qual as moléculas reagentes são combinadas pela remoção de uma molécula de água (um hidrogênio de um reagente e um grupo hidroxila de outro).

reação em cadeia da polimerase (PCR). Técnica para preparar grandes quantidades de DNA a partir de amostras pequenas, amplificando um gene específico usando um par de oligonucleotídios sintéticos complementares para suas sequências flanqueadoras.

recapitulação. Somar ou repetir; hipótese de que todo indivíduo repete sua história filogenética durante seu desenvolvimento.

receptores da célula T. Receptores originados na superfície de células T. A região variável do receptor da célula T adere-se firmemente a um antígeno específico.

receptores Toll (TLR). Nomeados com referência à família Toll de proteínas descoberta em *Drosophila*. Receptores Toll ocorrem nas membranas celulares de vertebrados. Quando ativados, por terem se ligado a um micróbio, sinalizam à célula para sintetizar um peptídio antimicrobiano apropriado. Por reconhecerem padrões em vez de configurações moleculares específicas, são uma parte vital das defesas imunológicas inatas.

recessivo. Um alelo que necessita ser homozigoto para se expressar no fenótipo.

recife de coral. Ecossistema marinho de grande diversidade de espécies associado a depósitos de carbonato de cálcio secretados por cnidários antozoários.

recife em barreira. Recife de coral situado quase paralelamente à praia, sendo separado dela por uma laguna.

recife em franja. Um tipo de recife de corais próximo a porções de terra que pode ter ou não uma laguna entre ele e a praia.

recurso. Uma fonte disponível de alimento, energia ou espaço para viver.

recursos limitantes. Fonte particular de nutrição, energia ou nicho cuja escassez é associada a um pequeno número de indivíduos em uma população em relação ao esperado em determinado ambiente.

rede (malha) de projeções digitiformes dos podócitos. Extensões interconectantes de uma célula-flama e a célula coletora tubular de alguns protonefrídios.

rede alimentar. Análise que relaciona espécies em uma comunidade ecológica de acordo com a maneira pela qual se nutrem, ou seja: fixando carbono atmosférico (**produtores**), consumindo produtores (**herbívoros**), consumindo herbívoros (**carnívoros** do primeiro nível trófico) ou consumindo carnívoros (carnívoros de nível trófico elevado).

rede maravilhosa. Ver ***rete mirabile***.

rede trabecular (do latim *trabecula* = uma pequena trave; *reticulum* = uma rede). Tecido sincicial de duas camadas que forma a principal estrutura corpórea de Hexactinellida (filo Porifera).

rédia (de Redi, biólogo italiano). Estágio larval no ciclo de vida de platelmintos parasitos; ele é produzido por um esporocisto, que, por sua vez, dá origem a muitas cercárias.

redução. Na química, o ganho de um elétron por um átomo ou molécula de uma substância; ainda, a adição de hidrogênio ou remoção de oxigênio de uma substância.

regra do produto. A probabilidade de eventos independentes ocorrerem simultaneamente é o produto de as probabilidades dos eventos ocorrerem separadamente.

regulação *cis*. Controle da taxa de transcrição de um gene que codifica mRNA e RNAr por sequências não transcritas adjacentes a ele na mesma molécula de DNA; sequências reguladoras *cis* influenciam a expressão gênica somente nas sequências ligadas ao gene fisicamente, e não àquelas presentes em um cromossomo homólogo no mesmo núcleo diploide.

regulação *trans*. Refere-se ao controle da taxa de transcrição de um gene que codifica mRNA ou RNAr por um fator de transcrição proteico que liga o DNA no ou próximo do gene cuja transcrição ele influencia; opõe-se à regulação *cis* por tipicamente influir nas duas cópias do gene-alvo presente nos cromossomos homólogos em um núcleo diploide.

renina (do latim *ren* = rim). Enzima produzida pelo aparelho justaglomerular do rim, iniciando mudanças que levam ao aumento da pressão sanguínea e aumento da reabsorção de sódio. Também, uma endopeptidase secretada pelo estômago de alguns mamíferos jovens (crianças humanas e a cria de bovinos) que coagula o leite.

reorreceptor (do grego *rheos* = flutuante + receptor). Órgão sensorial de animais aquáticos, sensível à corrente de água.

reparo por excisão. Método pelo qual as células são capazes de reparar certos tipos de dano (pirimidinas dimerizadas) no seu DNA.

replicação (do latim *replicatio* = duplicar). Em genética, a duplicação de uma ou mais moléculas de DNA a partir da molécula preexistente.

respiração (do latim *respiratio* = respirar). Trocas gasosas entre um organismo e seu meio. Na célula, a liberação de energia por oxidação de moléculas de alimento.

respiração cutânea. Uso do tegumento pelos anfíbios para realizar trocas gasosas entre o sangue e o ar. O tegumento é a estrutura respiratória primária nas formas terrestres sem pulmões, incluindo salamandras da família Plethodontidae.

resposta imunológica humoral. Resposta imunológica adquirida que envolve a produção de anticorpos, especificamente o braço T_H2 da resposta imunológica. Contrasta com **resposta imunológica mediada por célula**.

resposta imunológica mediada por célula. Resposta imunológica adquirida que envolve apenas superfícies celulares, sem produção de anticorpo, especificamente o braço T_H1 da resposta imunológica. Contrasta com **resposta imunológica humoral**.

ressurgência. Região do oceano na qual a água fria e rica em nutrientes sobe até a superfície oceânica, substituindo a água superficial mais quente e, geralmente, desprovida de nutrientes; tais regiões apresentam uma alta produtividade ecológica, sustentando muitos peixes.

***rete mirabile* (do latim *rete mirabile* = rede maravilhosa).** Uma rede de pequenos capilares arranjados de maneira que o

sangue que entra passa no sentido oposto ao sangue que sai, tornando possível a troca eficiente de gases entre essas duas correntes. Esse mecanismo serve para manter a alta concentração de gases na bexiga natatória dos peixes. Em holotúrias pode ser utilizado o nome **rede maravilhosa**.

reticular (do latim *reticulum* = pequena rede). Que se parece com uma rede, em aparência ou em estrutura.

retículo (do latim *rete*, diminutivo *reticulum* = rede). O segundo estômago dos ruminantes; estrutura semelhante a rede.

retículo endoplasmático (RE). Um complexo de membranas localizadas no interior da célula; pode ser rugoso, com ribossomos, ou liso, sem ribossomos.

reticulópodes (do latim *reticulum*, diminutivo de *rete* = rede + *podous*, *pous* = pé). Pseudópodes que se ramificam e se conectam novamente, formando uma rede.

retina (do latim *rete* = rede). Membrana sensorial posterior do olho (cones e/ou bastonetes), que recebe sinais luminosos e transmite-os ao encéfalo, onde as imagens são formadas.

retortamonado (do latim *retro* = curva posterior + *monas* = simples). Qualquer membro de um clado de Protozoa que compreende certos flagelados heterótrofos.

revolução científica. Termo cunhado pelo filósofo Thomas Kuhn para a fase de descobertas científicas na qual as pesquisas que revelavam falhas em um paradigma preexistente levaram-no a ser descartado a favor de uma solução alternativa.

ribose. Açúcar com cinco carbonos que forma parte da estrutura fundamental dos nucleotídios RNA, incluindo moléculas de ATP usadas para estocar energia química no metabolismo celular.

ribossomo. Estrutura subcelular composta de proteína e ácido ribonucleico. Pode ser encontrado livre no citoplasma, ou ligado a membranas do retículo endoplasmático; funciona na síntese proteica.

rinário (do grego *rhis* = nariz). Área sem pelos que circunda o nariz de mamíferos.

rincocele (do grego *rhynchos* = focinho + *koylos* = oco). Cavidade dorsal tubular que contém a probóscide invertida dos nemertinos. Ela não apresenta abertura para o exterior.

rinóforo (do grego *rhis* = nariz + *pherein* = carregar). Tentáculos quimiorreceptores de alguns moluscos (gastrópodes opistobrânquios).

ripidístia (do grego *rhipis* = leque + *histion* = vela, rede). Membro de um grupo de peixes paleozoicos com nadadeiras lobadas.

ritualização. Em etologia, a modificação evolutiva que, em geral, envolve a intensificação de um padrão de comportamento para a comunicação. Inclui a **exibição agressiva ritualizada**, que transmite, mutuamente, significados implícitos, levando ao estabelecimento de uma hierarquia de dominância em uma população.

rizópode (do grego *rhiza* = raiz + *podos* = pé). Pseudópodes filamentosos ramificados de algumas amebas.

RNA. Ácido ribonucleico, do qual existem diferentes tipos, tais como RNA mensageiro, RNA ribossômico e RNA de transferência (mRNA, RNAr e RNAt), assim como muitos RNA estruturais e reguladores.

RNA de transferência (RNAt). Forma de RNA com aproximadamente 70 a 80 nucleotídios que é uma molécula adaptadora na síntese de proteínas. Uma molécula específica de aminoácido é carregada pelo RNA de transferência até um complexo entre ribossomo e RNA mensageiro para sua incorporação em um polipeptídio nascente.

RNA mensageiro (mRNA). Uma forma de ácido ribonucleico que transporta informação genética a partir do gene para o ribossomo, onde é determinada a sequência dos aminoácidos na formação de um polipeptídio.

RNA polimerase. Um dos três tipos de enzimas que sintetizam RNA, usando ribonucleotídios trifosfatos (ATP, CTP, GTP, UTP) e um modelo de DNA. Nos eucariotas, a RNA polimerase I sintetiza o RNA ribossômico, a RNA polimerase II sintetiza o RNA mensageiro e a RNA polimerase III sintetiza o RNA de transferência.

RNA ribossômico (RNAr). Ácidos ribonucleicos que formam as estruturas físicas dos ribossomos em associação com proteínas ribossômicas.

ropálio (do neolatim, a partir do grego *rhopalon* = clava). Órgão marginal, em forma de clava, de certas medusas; tentaculocisto.

roptrias (do grego *rhopalon* = clava + *tryō* = esfregar, gastar). Corpúsculos em forma de clava dos apicomplexos e que compõem uma das estruturas do complexo apical; a abertura anterior, aparentemente, funciona na penetração da célula

hospedeira.

rostelo (do latim *rostellum* = bico pequeno). Estrutura que se projeta do escólex dos platelmintos, frequentemente apresentando ganchos.

rostro (do latim *rostrum* = proa de navio). Projeção da cabeça, focinho.

rúmen (do latim *rumen* = ruminar). O primeiro grande compartimento do estômago dos mamíferos ruminantes. Serve como uma câmara de fermentação na qual bactérias degradam a celulose.

ruminante (do latim *ruminare* = ruminar). Mamíferos artiodáctilos que apresentam um estômago complexo, com quatro câmaras, incluindo uma câmara anterior que contém bactérias e serve como local para a fermentação.

S

saco adesivo. Estrutura de um ectoprocto larval, cujas secreções fixam a larva ao substrato para a metamorfose à forma adulta.

saco aéreo. Espaço preenchido com ar e conectado aos pulmões e cavidades ósseas das aves que facilita a respiração e a termorregulação.

sacro (do latim *sacer* = sagrado). Osso formado pela fusão de vértebras às quais a cintura pélvica é ligada; relativo ao sacro. Adj., **sacral**.

sáculo (do latim *sacculus* = bolsa pequena). Pequena câmara no labirinto membranoso da orelha interna.

sagital (do latim *sagitta* = seta). Relativo ao plano anteroposterior mediano que divide um organismo bilateralmente simétrico nas metades direita e esquerda.

sal (do latim *sal* = sal). Produto da reação entre um ácido e uma base; em solução aquosa, dissocia-se em íons negativos e positivos, mas não em H^+ ou OH^-.

salamandra. Significa qualquer membro da ordem Urodela de anfíbios (também denominada Caudata, às vezes com diferente inclusão de formas fósseis).

salobra. Água que tem salinidade intermediária entre a água doce e a água do mar, variando de 0,5 a 30 partes por mil.

sapo. Qualquer anfíbio membro da classe Anura (também denominada Salientia).

saprófago (do grego *sapros* = podre + *phagos*, de *phagein* = comer). Que se alimenta de matéria em decomposição; sapróbio; saprozoico.

sarcolema (do grego *sarx* = carne + *lemma* = envoltório). Camada fina, não celular, que envolve as fibras dos músculos estriados.

sarcômero (do grego *sarx* = carne + *meros* = parte). Segmento transverso do músculo estriado, que forma a unidade fundamental contrátil.

sarcoplasma (do grego *sarx* = carne + *plasma* = matriz). O citoplasma claro, semifluido, entre as fibrilas das fibras musculares.

sauropterígios (do grego *sauros* = lagarto + *pteryginos* = com asas). Répteis marinhos mesozoicos que, em geral, apresentam membros em forma de remo e pescoço alongado, incluindo os plesiossauros, pliossauros e placodontes.

sebácea (do latim *sebaceus* = feito de sebo). Tipo de glândula epidérmica de mamíferos que produz uma substância gordurosa.

sebo (do latim *sebum* = graxa, sebo). Secreção oleosa das glândulas sebáceas da pele.

secundina. Placenta e membranas fetais eliminadas do útero após o nascimento de um mamífero.

sedentário. Estacionário, parado, inativo; que permanece em um só lugar.

segmentação. Divisão do corpo em segmentos discretos ou metâmeros; também denominada **metamerismo**.

segunda lei da termodinâmica. Os sistemas físicos tendem a levar a um estado de desordem aumentada, denominada entropia.

Segunda lei de Mendel. Ver lei da segregação independente.

seio. Ver ***sinus***.

seleção. Sobrevivência e reprodução diferenciadas entre diferentes indivíduos; frequentemente confundida com seleção natural, que é um tipo possível de seleção.

seleção catastrófica de espécies. Sobrevivência diferencial entre espécies durante um período de extinção em massa com

base na variação de características que permitem a algumas espécies, mas não a outras, suportar graves alterações ambientais, tais como as causadas pelo impacto de um asteroide.

seleção de espécie. Graus diferenciados de especiação e/ou extinção entre diferentes linhagens evolutivas causados por interações entre características emergentes no nível específico e o ambiente; contrário de **efeito macroevolutivo**.

seleção de grupo. Hipótese de que a seleção algumas vezes atua preferivelmente em uma população de indivíduos e não diretamente nos próprios indivíduos; proposta para explicar a evolução de comportamentos individuais que não beneficiam diretamente um indivíduo, mas podem favorecer uma associação que inclui o indivíduo que realiza o comportamento. Análises críticas têm desacreditado amplamente hipóteses de seleção de grupo a favor de alternativas, tais como seleção de parentesco e altruísmo recíproco.

seleção de parentesco. Adendo da teoria genética da seleção natural que explica comportamentos altruísticos, os quais, preferencialmente, beneficiam parentes próximos; contribuição genética de um indivíduo para gerações futuras que é acentuada pela promoção da sobrevivência dos parentes próximos pelo fato de seus genes compartilhados serem idênticos por descendência.

seleção direcional. Processo seletivo que favorece um valor extremo de um caráter quantitativo em uma população, potencialmente capaz de causar mudança no valor médio populacional do caráter.

seleção disruptiva. Processo seletivo pelo qual o valor médio de um caráter quantitativo é desfavorecido nos seus valores extremos, causando potencialmente uma distribuição bimodal do caráter em evolução.

seleção estabilizadora. Processo de seleção no qual o valor médio de um fenótipo quantitativo é favorecido em relação a valores extremos de uma população, potencialmente estabilizando o valor médio.

seleção natural. Reprodução não aleatória de organismos variantes em uma população, a qual resulta na sobrevivência daqueles mais bem adaptados ao seu meio e eliminação daqueles menos adaptados; leva a mudanças evolutivas se a variação for herdável, acumulando as características mais favoráveis na população e descartando aquelas menos favoráveis.

seleção sexual. Propagação diferencial entre organismos diferentes causada pelo maior sucesso de algumas formas durante o processo reprodutivo (sucesso de acasalamento e fertilidade). Uma característica favorecida pela seleção sexual pode ser prejudicial à sobrevivência e desfavorecida pela seleção natural.

semelparidade. Uma história de vida em que certos organismos de uma população normalmente se reproduzem uma só vez antes de morrerem, embora possam ser produzidos numerosos descendentes no momento da reprodução; contrasta com **iteroparidade**.

semipermeável (do latim *semi* = metade + *permeabilis* = que permite a passagem através). Permeável a pequenas partículas, tais como água e certos íons inorgânicos, mas não a moléculas maiores.

sensibilização. Tipo de aprendizado no qual um animal adquire uma resposta característica a determinado estímulo; contrário de **habituação**.

sensila (do latim *sensus* = sentido). Pequeno órgão sensorial, especialmente em artrópodes.

septo (do latim *septum* = cerca). Parede entre duas cavidades.

serosa (do neolatim, a partir do latim *serum* = soro). A membrana embrionária mais externa de aves e répteis; córion. Ainda, o revestimento peritoneal da cavidade corpórea.

seroso (do latim *serum* = soro). Aquoso, parecido com soro; aplicado a glândulas, tecidos, células, fluidos.

serotonina (do latim *serum* = soro). Amina fenólica que serve de neurotransmissor no sistema nervoso central; também ocorre no soro do sangue coagulado e em muitos outros tecidos; 5-hidroxitriptamina.

séssil (do latim *sessilis* = baixo, anão). Preso na base; fixado a um lugar.

sícon (do grego *sykon* = figo). Tipo de sistema de canais de certas esponjas. Algumas vezes denominado siconoide.

sifão. Tubo que direciona o fluxo de água.

sifonoglife (do grego *siphōn* = tubo, caniço, sifão + *glyphē* = entalhe). Dobra ciliada da faringe das anêmonas-do-mar.

sifúnculo (do latim *siphunculus* = pequeno tubo). Cordão de tecido que passa através da concha de um nautiloide, conectando todas as câmaras com o corpo do animal.

silicoso (do latim *silex* = sílica). Que contém sílica.

simbiose (do grego *syn* = com + *bios* = vida). O convívio de duas espécies em uma relação íntima. Pelo menos uma das espécies se beneficia; a outra espécie pode beneficiar-se, não ser afetada ou ser prejudicada (mutualismo, comensalismo e parasitismo, respectivamente).

simetria bilateral primária. Em geral aplicado a um organismo radialmente simétrico, descendente de um ancestral bilateral e que se desenvolve a partir de uma larva bilateralmente simétrica.

simetria birradial. Tipo de simetria radial na qual apenas dois planos passam pelo eixo oral-aboral, produzindo imagens especulares, porque uma estrutura é par.

simetria pentâmera (do grego *pente* = cinco + *meros* = parte). Simetria radial baseada em cinco partes ou múltiplos destas.

simetria radial. Condição mofológica na qual as partes de um animal estão arranjadas concentricamente em torno de um eixo oral-aboral, e qualquer plano imaginário que passe através desse eixo gera partes que são imagens especulares das demais.

simetria radial primária. Em geral aplicada a um organismo radialmente simétrico que não tem um ancestral adulto ou larva bilaterais, em contraste com um organismo secundariamente radial.

símio (do latim *simia* = macaco). Relativo a macacos.

simpátrico (do grego *syn* = com + *patra* = pátria). Que tem a mesma distribuição geográfica, ou distribuição geográfica parcialmente superposta. Subst., **simpatria**.

simplesiomorfia. Compartilhamento de características ancestrais entre espécies, não indicando que essas espécies constituem um grupo monofilético.

sinapomorfia (do grego *syn* = junto com + *apo* = de + *morphe* = forma). Estado de caráter derivado evolutivamente e compartilhado entre espécies e que é utilizado para recuperar padrões de descendência comum entre duas ou mais espécies.

sinapse (do grego *synapsis* = contato, união). (1) Local no qual um potencial de ação passa entre processos neuronais, tipicamente desde o axônio de uma célula nervosa para o dendrito de outra célula nervosa. (2) Tempo durante o qual os pares de cromossomos homólogos ficam justapostos na primeira divisão mitótica.

sinápsidos (do grego *synapsis* = contato, união). Grupo de amniotas que compreende os mamíferos e os répteis "mamaliformes" ancestrais, que apresentam um único par de aberturas temporais no crânio.

sincário (do grego *syn* = com + *karyon* = núcleo). Núcleo do zigoto resultante da fusão dos pronúcleos.

sincício (do grego *syn* = com + *kytos* = compartimento oco). Uma célula multinucleada. Adj., **sincicial**.

síndrome (do grego *syn* = com + *dramein* = correr, transportar). Grupo de sintomas característicos de determinada doença ou anormalidade.

síndrome comportamental. Um conjunto contrastante de comportamentos correlacionados que reflete compatibilidade interindividual no comportamento em múltiplas situações; por exemplo, o contraste entre larvas de mosca-das-frutas que percorrem longas trajetórias para forragear *versus* outras que concentram sua alimentação em uma pequena área.

síndrome de Down. Síndrome congênita, que inclui retardo mental, causada pela presença de um cromossomo 21 extra nas células; também denominada trissomia 21.

singamia (do grego *syn* = com + *gamos* = casamento). Fertilização de um gameta por outro gameta individual para formar um zigoto, como ocorre na maioria dos animais com reprodução sexuada.

sinistro (do latim *sinister* = esquerdo). Relativo ao lado esquerdo; nos gastrópodes, a concha é sinistrógira se sua abertura situa-se à esquerda da columela, quando a espira está voltada para cima, de frente para o observador.

sinsacro (do grego *syn* = junto + sacro). Consiste nas últimas vértebras torácicas, lombares, sacrais e primeiras caudais fusionadas à cintura pélvica das aves.

síntese prebiótica. Síntese química que ocorreu antes da emergência da vida.

sinus, seio (do latim *sinus* = curva). Cavidade ou espaço em um tecido ou no osso.

siringe (do grego *syrinx* = gaita de pastor). Órgão vocal das aves, localizado na traqueia ou nos brônquios.

sistema actina-miosina. Mecanismo do movimento animal baseado na contração e no relaxamento alternados das estruturas e

induzido pelos movimentos das proteínas actina e miosina.

sistema cinético (do grego *kinein* = mover). Conjunto de todos os cinetossomos e cinetodesmos em uma fileira de cílios.

sistema da linha lateral. Órgão sensorial composto por neuromastos localizados em canais e sulcos na cabeça e nos lados do corpo de peixes e de alguns anfíbios, os quais detectam vibrações da água.

sistema fagocitário mononuclear. Células fagocitárias estabelecidas nos tecidos, especialmente no fígado, linfonodos, bexiga e outros; também denominado sistema reticuloendotelial.

sistema hemal (do grego *haima* = sangue). Sistema de pequenos vasos dos equinodermos; sua provável função é a de distribuição de nutrientes a regiões específicas do corpo.

sistema hidrovascular. Sistema composto por tubos e ductos fechados preenchidos por fluido característico dos equinodermos; usado para mover tentáculos e pés ambulacrais, que servem, de modo variado, para adesão, manipulação do alimento, locomoção e respiração. Também denominado sistema ambulacrário.

sistema hierárquico. Esquema que distribui os organismos em uma série de táxons de abrangência crescente, como ilustrado pela classificação lineana.

sistema lacunar. Sistema de redes de canais do sistema circulatório preenchido por fluido em um acantocéfalo.

sistema porta (do latim *porta* = porta, portão). Estrutura circulatória na qual uma rede de capilares venosos drena em outra rede de capilares também venosos; por exemplo, os sistemas porta-hepático e porta-renal dos vertebrados.

sistema reticuloendotelial (do latim *reticulum* = diminutivo de rede + do grego *endon* = dentro + *thele* = mama). Células fagocitárias estabelecidas nos tecidos, especialmente no fígado, linfonodos, baço e outros; mais comumente denominado sistema fagocitário mononuclear.

sistema traqueal (do latim *trachia* = gaita de fole). Rede de tubos de parede delgada que se ramificam por todo o corpo dos insetos terrestres; utilizado para respiração.

sistemática. Ciência da classificação e reconstrução de filogenias.

sistemática filogenética. Ver **cladística**.

sistematização. Atividade que agrupa espécies taxonômicas de forma a representar padrões de descendência de linhagens com ancestral comum. Os táxons são definidos por incluir o ancestral comum mais recente de um dado par de espécies e todos os descendentes desse ancestral. Contrasta com classificação, na qual os táxons são definidos por incluir todos os organismos que apresentam uma característica essencial.

sístole (do grego *systolē* = juntar). Contração do coração.

sobreposição de nicho. Comparação de duas espécies que quantifica a proporção dos recursos utilizada por uma espécie e que também é utilizada pela outra.

sobrevivência. Proporção de indivíduos de uma população ou coorte que persistem desde um ponto de sua história de vida (p. ex., o nascimento) até outro ponto (p. ex., a maturidade sexual ou uma idade específica).

sociobiologia. Estudo etológico do comportamento social em humanos ou outros animais.

solênio (do grego *sōlēn* = flauta). Canais através do cenênquima que conectam os pólipos de uma colônia de octocorais (filo Cnidaria).

solenócito (do grego *sōlēn* = flauta + *kytos* = compartimento oco). Tipo especial de bulboflama, no qual o bulbo apresenta um flagelo, em vez de um tufo de flagelos. Ver **célula-flama**, **protonefrídio**.

solvente. Líquido no qual uma substância está dissolvida.

soma (do grego *sōma* = corpo). O conjunto completo de um organismo, exceto as células germinativas (germoplasma).

somático (do grego *sōma* = corpo). Refere-se ao corpo, como, por exemplo, células somáticas em contraposição a células germinativas.

somatocele (do grego *sōma* = corpo + *koilos* = oco). Compartimento celomático posterior dos equinodermos; a somatocele esquerda origina o celoma oral, e a somatocele direita torna-se o celoma aboral.

somatoplasma (do grego *sōma* = corpo + *plasma* = alguma coisa formada). A matéria viva que constitui a massa corpórea, em contraposição ao germoplasma, que compreende as células reprodutivas. O protoplasma das células corpóreas.

somito (do grego *sōma* = corpo). Um dos blocos de mesoderma arranjados na forma de segmentos (metamericamente) em

uma série longitudinal, junto ao tubo neural do embrião; metâmero.

soro (do latim *serum* = soro de leite, soro). Líquido que se separa do sangue após coagulação; plasma sanguíneo do qual o fibrinogênio foi removido. Também se refere à porção transparente de um fluido biológico separado de seus elementos particulados.

subníveo (do latim *sub* = abaixo, sob + *nivis* = neve). Aplica-se a ambientes abaixo da neve, nos quais esta atua como um isolante contra uma temperatura atmosférica mais fria.

substância fundamental. Matriz na qual as fibras do tecido conjuntivo estão imersas.

substrato. Substância sobre a qual uma enzima atua; também, uma base ou fundação; a substância ou base na qual um organismo cresce.

T

tagma (do grego *tagma* = arranjo, ordem, coluna). Uma das seções compostas do corpo de um artrópode, resultante da fusão de dois ou mais segmentos durante a embriogênese; por exemplo, cabeça, tórax e abdome.

tagmose. Organização do corpo de artrópodes em tagmas.

taiga (do russo). Região ambiental caracterizada por amplas extensões de terra cobertas por florestas de coníferas, invernos longos e rigorosos e verões curtos; mais típica no Canadá e na Sibéria.

talude continental. Área do fundo oceânico com declividade acentuada que se estende da margem externa da plataforma continental até profundidades entre 3.000 e 4.000 m.

tampão. Qualquer substância ou composto químico capaz de manter os níveis de pH constantes, quando ácidos ou bases são adicionados à solução.

tântulo (do grego *tantulus* = tão pequeno). Larva de Tantulocarida (subfilo Crustacea).

tátil (do latim *tactilis* = que pode ser tocado, a partir de *tangere* = tocar). Relacionado com o tato.

taxa de crescimento. Proporção pela qual uma população altera o número de indivíduos em um dado período por meio de reprodução e, possivelmente, imigração.

taxa intrínseca de crescimento. Razão de crescimento exponencial de uma população; a diferença entre componentes independente de densidade, da razão entre nascimentos e mortes em uma população natural com distribuição estável de idade.

taxia (do grego *taxis* = arranjo). Movimento para orientação de um organismo (geralmente) simples em resposta a um estímulo ambiental.

táxon (do grego *taxis* = arranjo). Um grupo ou entidade taxonômica.

taxonomia (do grego *taxis* = arranjo + *nomos* = lei). Estudo dos princípios da classificação científica; ordenação sistemática e nomenclatura dos organismos.

taxonomia evolutiva. Um sistema de classificação, formalizado por George Gaylord Simpson, que reúne as espécies em grupos lineanos superiores, representando uma hierarquia de **zonas adaptativas** distintas; tais táxons podem ser **monofiléticos** ou **parafiléticos**, mas não **polifiléticos**.

taxonomia fenética (do grego *phaneros* = visível, evidente). Refere-se ao uso de um critério de similaridade global para classificar organismos em táxons; opõe-se a classificações baseadas explicitamente na reconstrução da filogenia.

teca (do grego *thēkē* = um estojo para alguma coisa, uma caixa). Um revestimento externo protetor para um organismo ou um órgão.

tecado (do grego *thēkē* = um estojo, caixa). Um organismo que apresenta uma teca.

tecido (do inglês medieval *tissu* = tecido). Agregado de células, geralmente do mesmo tipo, organizado para efetuar uma função em comum.

tecido conjuntivo mutável. Tecido de colágeno mutável dos equinodermos que sofre controle neuronal e pode se transformar da forma "líquida" para a "sólida" muito rapidamente.

tectônica de placas. Deslocamento geológico na posição de placas rochosas da crosta terrestre em relação às camadas subjacentes. Esse fenômeno explica a mudança nas posições dos continentes ao longo do tempo geológico, formação de cadeias de montanhas e padrões de formação de arquipélagos de ilhas vulcânicas.

tégmen (do latim *tegmen* = uma cobertura). Epitélio externo de crinoides (filo Echinodermata).

tegumento (do latim *tegumentum*, a partir de *tegere* = cobrir). Cobertura externa ou camada que envolve. Revestimento externo de cestódeos e trematódeos. Também utilizado para a cobertura externa de outros animais (p. ex., artrópodes e vertebrados). Sinônimo de pele nos vertebrados.

tegumento ou integumento (do latim *integumentum* = cobertura). Uma camada externa que envolve ou de cobertura.

telencéfalo (do grego *telos* = fim + *encephalon* = cérebro). Vesícula mais anterior do encéfalo; a subdivisão mais anterior do prosencéfalo que origina o cérebro e estruturas associadas.

teleologia (do grego *telos* = fim + do latim *logia* = estudo de, a partir do grego *logos* = palavra). Visão filosófica segundo a qual os eventos naturais são diretamente objetivados e pré-ordenados, em oposição à visão científica do determinismo mecânico.

teleósteos. Um clado de peixes com nadadeiras raiadas e caracterizado por apresentar uma nadadeira caudal homocerca.

telocêntrico (do grego *telos* = fim + *kentron* = centro). Cromossomo com o centrômero na extremidade.

telolécito (do grego *telos* = fim + *lekithos* = vitelo). Ovo cujo vitelo está concentrado em determinado polo.

télson (do grego *telson* = extremidade). Projeção posterior do último segmento *corporal* de muitos crustáceos.

temnospôndilos (do grego *temnō* = cortar + *spondylos* = vértebra). Um grande grupo de tetrápodes ancestrais que viveram desde o Carbonífero até o Triássico.

tendão (do latim *tendo* = tendão). Faixa fibrosa que conecta um músculo a um osso ou outra estrutura móvel.

tendência. Mudança direcional nas características ou padrões de diversidade típicos em um grupo de organismos ao ser observada durante longos períodos do tempo evolutivo no registro fóssil.

tenídias (do grego *tainia* = fita). Espessamentos espirais da cutícula que dão sustentação às traqueias (filo Arthropoda).

tentaculocisto (do latim *tentaculum* = sensor + *kystis* = bolsa, reservatório). Órgão sensorial localizado na margem de medusas; ropálio.

teoria. Uma hipótese científica ou um conjunto de hipóteses relacionadas que oferecem explicações muito poderosas para uma ampla gama de fenômenos relacionados e permite organizar a investigação científica de tais fenômenos.

teoria cromossômica da herança. Teoria geral de síntese entre os resultados da genética mendeliana e da citologia para propor que a herança é de natureza particulada e que os fatores hereditários localizam-se nos cromossomos dos eucariotas.

teoria evolutiva de transformação. Qualquer hipótese evolutiva na qual mudanças ocorrem por meio da reestruturação individual de organismos durante sua ontogênese, com a transmissão de tais alterações fenotípicas aos descendentes, como na teoria de Lamarck. Opõe-se às teorias evolutivas de variação, como a da seleção natural, de Darwin.

teoria evolutiva de variação. Hipótese evolutiva, como a seleção natural de Darwin, na qual ocorrem mudanças nas frequências de características genéticas alternativas através das gerações de uma população, em vez de ocorrerem por modificações hereditárias de características adquiridas por um organismo durante sua ontogenia. Opõe-se às teorias evolutivas de transformação, como o lamarckismo.

terápsidos (do grego *theraps* = um atendente). Grupo de amniotas extintos, que viveram do Permiano ao Triássico, dos quais evoluíram os mamíferos; tradicionalmente, um grupo parafilético que pode ser transformado em monofilético ao se incluírem os mamíferos.

tergo, tergito (do latim *tergum* = dorso, costas). Parte dorsal de um segmento *corporal* de artrópodes.

terminação 3′. A terminação de uma molécula de ácido nucleico que consiste em um grupo hidroxila ligado ao carbono 3′ do açúcar terminal. A síntese de ácidos nucleicos consiste na adição de nucleotídios a essa terminação da molécula. (A terminação oposta é a terminação 5′.)

terminação 5′. Terminação de uma molécula de ácido nucleico que consiste em um fosfato ligado ao carbono 5′ de uma terminação açúcar (a terminação oposta é a 3′).

termoclina (do grego *thermē* = calor + *klinein* = mudar bruscamente a direção). Camada de água que separa uma camada mais leve e mais quente de água de uma camada mais pesada e mais fria em um lago ou no mar; um estrato com mudança abrupta na temperatura da água.

território (do latim *territorium*, a partir de *terra* = terra). Área restrita tomada por um animal ou par de animais, em geral

para reprodução, e protegida contra outros indivíduos da mesma espécie.

testa ou carapaça (do latim *testa* = concha). Concha ou revestimento externo endurecido.

testáceo. Condição que indica a presença de uma testa.

teto (do latim *tectum* = teto). Estrutura em forma de teto, por exemplo, a parte dorsal do capítulo de ácaros e carrapatos.

tétrade (do grego *tetras* = quatro). Par de cromossomos homólogos replicados (duas cromátides em cada, quatro no total) alinhados fisicamente e mantidos juntos em sinapse na prófase I da meiose; um bivalente.

tetrápodes (do grego *tetras* = quatro + *pous*, *podos* = pé). Vertebrados com quatro membros locomotores; o grupo inclui anfíbios, répteis não aves, aves e mamíferos, incluindo as espécies que perderam os apêndices locomotores, como as cecílias e as serpentes.

tiflossole (do grego *typhlos* = cego + *sōlēn* = canal, gaita). Dobramento longitudinal que se projeta no interior do intestino de certos invertebrados, como a minhoca.

tipo sanguíneo. Característica do sangue de seres humanos, geneticamente determinada, devido a antígenos específicos presentes na membrana dos eritrócitos, que causam aglutinação quando grupos incompatíveis são misturados; os tipos sanguíneos são designados A, B, O, AB, Rh-positivo, Rh-negativo, dentre outros.

tipologia (do latim *typus* = imagem). Classificação de organismos por meio da qual os membros de um táxon são reconhecidos por compartilhar propriedades intrínsecas, essenciais; as variações entre os organismos são consideradas desinteressantes e sem importância.

título (do francês *titrer* = titulação). Concentração de uma substância em uma solução por meio do método de titulação.

torácico (do latim *thōrax* = peito). Relacionado com o tórax ou peito.

torção (do latim *torquere* = torcer). Fenômeno de torção que ocorre durante o desenvolvimento de gastrópodes e que altera a posição dos órgãos viscerais e paliais em 180°.

tornária (do latim *tornare* = virar, mudar). Larva livre-natante de enteropneustos que gira enquanto nada; assemelha-se levemente à larva bipinária de equinodermos.

toxicisto (do grego *toxikon* = veneno + *kystis* = bexiga). Estruturas encontradas em protozoários ciliados predadores, as quais, quando estimuladas, liberam um veneno para subjugar a presa.

tradução (do latim, uma transferência). Processo pelo qual a informação genética presente em um RNA mensageiro é usada para direcionar a ordem de aminoácidos específicos durante a síntese de proteínas.

transcrição. Formação do RNA mensageiro a partir do código do DNA.

translocação. Transferência do material cromossômico de um cromossomo para um outro cromossomo, não homólogo, frequentemente de maneira recíproca.

transportador. Molécula proteica transmembrana de transporte presente na membrana plasmática e que permite que íons e/ou moléculas que seriam impermeáveis sejam transportados através da membrana, processo esse denominado transporte mediado por um transportador.

transporte ativo. Transporte mediado em que uma proteína transmembrana transporta uma molécula através de uma membrana celular contra um gradiente de concentração; requer gasto de energia. Contrasta com **difusão facilitada**.

transporte facilitado. Ver **difusão facilitada**.

transporte mediado. Transporte de uma substância através da membrana celular assistido por um carregador molecular proteico situado na membrana.

traqueia (do latim medieval *trachea* = gaita de fole). Tubo revestido por cartilagem utilizado para conduzir ar entre a faringe e os pulmões dos tetrápodes. Também designa os ductos aéreos dos insetos.

traquéola (do latim *trachia* = gaita de fole). Ramificação fina do sistema traqueal, preenchida com fluido, mas não trocada durante a ecdise.

traquilina (do grego *trachys* = bruto + *linum* = cordão). Termo descritivo para um ciclo de vida não usual de hidrozoários (filo Cnidaria) no qual uma larva se metamorfoseia diretamente em um estágio de medusa sem a presença de um estágio intermediário de pólipo.

trematódeo. Membro das classes Trematoda ou Monogenea. Também, alguns dos peixes achatados.

triblástico (do grego *triploos* = triplo + *blastos* = germe). Refere-se aos animais nos quais o embrião contém três folhetos germinativos primários – ectoderma, mesoderma e endoderma.

tricocisto (do grego *thrix* = pelo + *kystis* = bexiga). Organela protrátil saculiforme localizada no ectoplasma de ciliados, e que se descarrega, como uma arma de defesa, na forma de um filamento longo.

triglicerídio (do grego *tria* = três + *glykys* = doce + *ide* = sufixo que denota um composto). Triéster de glicerol com um, dois ou três tipos de ácidos graxos.

trímero (do grego *treis* = três + *meros* = parte). Corpo dividido em três regiões principais, como ocorre nos lofoforados e em alguns deuterostômios.

tripartite. Ver **trímero**.

triquinose. Doença causada pela infecção com o nematódeo *Trichinella spiralis*.

trissomia. Constituição cromossômica de um organismo que deveria ser diploide e no qual um único cromossomo adicional está presente (número cromossômico = $2n + 1$).

trissomia 21. Ver **síndrome de Down**.

trocófora (do grego *trochos* = roda + *pherein* = possuir). Larva ciliada marinha livre-natante característica da maioria dos moluscos e certos ectoproctos, braquiópodes e vermes marinhos; um corpo ovoide ou piriforme com um círculo pré-oral de cílios e, às vezes, um círculo secundário pós-oral.

trofaláxis ou trofalaxia (do grego *trophē* = alimento + *allaxis* = escambo, permuta). Troca de alimento que ocorre entre jovens e adultos, especialmente em certos insetos sociais.

trófico (do grego *trophē* = alimento). Relacionado com a alimentação e nutrição.

trofoblasto (do grego *trephein* = nutrir + *blastos* = germe). Camada mais externa do ectoderma, nutritiva, da vesícula blastodérmica; em mamíferos, faz parte do córion e liga-se à parede uterina.

trofos (do grego *trophos* = aquele que alimenta). Estruturas em forma de mandíbula localizadas no mástax de rotíferos.

trofossomo (do grego *trophē* = alimento + *sōma* = corpo). Órgão de pogonóforos ou siboglinídeos, derivado do intestino, que contém bactérias mutualísticas.

trofozoíto (do grego *trophē* = alimento + *zōon* = animal). Estágio adulto do ciclo de vida de um eucariota unicelular que absorve alimento ativamente.

trombina. Enzima que catalisa a transformação do fibrinogênio em fibrina durante o processo de coagulação do sangue. Seu precursor é a **protrombina**.

trópico (do grego *tropē* = virar-se em direção a). Relacionado com os trópicos (tropical); em endocrinologia, um hormônio que influencia a ação de outro hormônio ou glândula endócrina.

tropomiosina (do grego *tropos* = volta + *mys* = músculo). Proteína de peso molecular baixo que se liga à actina e que envolve os filamentos de actina de músculos estriados. Atua em conjunto com a troponina para regular a contração muscular.

troponina. Complexo de proteínas globulares, que se ligam à actina, e posicionado em intervalos ao longo do filamento de actina de músculos esqueléticos; atua como um comutador dependente de cálcio durante a contração muscular.

tubérculo (do latim *tuberculum* = pequena corcova). Pequena protuberância, botão ou intumescência.

tubulina (do latim *tubulus* = pequeno tubo + *ina* = pertencente a). Proteína globular, que, em geral, ocorre como dímeros, formando o cilindro oco dos microtúbulos.

túbulos de Cuvier (*Cuvier*, especialista francês em anatomia comparada de vertebrados do século 19). Órgãos internos alongados, pegajosos, frequentemente tóxicos, de holoturoides, expelidos para enlear predadores potenciais; podem se regenerar.

túbulos de Malpighi (de Marcello Malpighi, anatomista italiano, 1628-1694). Túbulos com fundo cego que se abrem no intestino da grande maioria dos insetos e de alguns miriápodes e aracnídeos; funcionam primariamente como órgãos excretores.

túbulos seminíferos (do latim *semen* = sêmen + *ferre* = carregar). Tubos dos testículos nos quais os espermatozoides se

desenvolvem e por meio dos quais saem dos testículos para se tornarem um componente do sêmen.

tundra (do russo, a partir do lapão *tundar* = colina). Zona ambiental terrestre, localizada entre a taiga e as regiões polares; caracterizada pela ausência de árvores, por uma curta estação de crescimento e por solos predominantemente congelados durante a maior parte do ano.

túnica (do latim *tunica* = túnica, casaco). Cobertura do corpo formada por tunicina, isômero da celulose, dos tunicados e secretada pela parede do corpo subjacente.

U

úlcera (do latim *ulcus* = úlcera). Abscesso que se abre na pele ou em uma superfície mucosa.

umbilical (do latim *umbilicus* = umbigo). Refere-se ao umbigo ou cordão umbilical.

umbo (do latim *umbo* = protuberância de um escudo). Uma das proeminências nos dois lados da região da charneira da concha de moluscos bivalves. Ainda, o "bico" da concha de braquiópodes.

ungulado (do latim *ungula* = casco). Com casco. Nome que se refere a qualquer mamífero com cascos.

uniformitarianismo. Suposições metodológicas que assumem que as leis da química e da física mantiveram-se constantes ao longo da história da Terra, e que os eventos do passado geológico ocorreram por processos que podem ser observados atualmente.

unirreme (do latim *unus* = um + *ramus* = ramo). Adjetivo que denota um apêndice não ramificado (no filo Arthropoda).

unitário. Descreve a estrutura de uma população na qual a reprodução é estritamente sexuada e cada organismo é geneticamente distinto dos demais.

ureter (do grego *ouētēr* = ureter). Ducto que leva a urina dos rins metanéfricos até a bexiga urinária ou a cloaca.

uretra (do grego *ourethra* = uretra). Tubo que liga a bexiga urinária ao meio externo nos dois sexos.

urópode (do grego *oura* = rabo + *pous*, *podos* = pé). Apêndice mais posterior de muitos crustáceos.

uróstilo. Uma estrutura alongada que compreende as vértebras fundidas da região posterior da coluna vertebral de anuros; homólogo às vértebras caudais dos outros tetrápodes.

utrículo (do latim *utriculus* = pequena bolsa). Parte da orelha interna que contém os receptores para o equilíbrio dinâmico do corpo; os canais semicirculares partem do utrículo e retornam a ele.

V

vacúolo (do latim *vacuus* = vazio + sufixo diminutivo). Espaço celular limitado por membrana e preenchido por fluido.

vacúolo contrátil. Vacúolo preenchido por fluido claro dos protozoários e alguns metazoários inferiores. Absorve e elimina água da célula ciclicamente, para manter a osmorregulação e excretar alguns materiais.

vacúolo digestivo. Organela digestiva da célula.

valva (do latim *valva* = folha de uma porta dupla). Uma das duas valvas de um molusco bivalve/braquiópode típico.

válvula (do latim *valva* = folha de uma porta dupla). As válvulas permitem a passagem de sangue ou linfa em um único sentido nos sistemas cardiovascular e linfático.

válvula espiral. Fina superfície dentro do cone arterioso do coração dos anfíbios que direciona o sangue oxigenado em direção aos pulmões e o sangue desoxigenado para os demais órgãos do corpo. Também se refere a uma estrutura presente no intestino dos Chondrichthyes, que aumenta a superfície de absorção de alimento.

variação (do latim *varius* = variável). Diferenças entre indivíduos de um grupo ou de uma espécie que não podem ser referidas à idade, sexo ou posição no ciclo de vida.

veias (do latim *vena* = uma veia). Vasos sanguíneos que transportam sangue até o coração; em insetos, finas extensões do sistema traqueal que dão suporte às asas.

velário (do latim *velum* = véu, cobertura). Extensão laminar da margem da subumbrela de cubozoários (filo Cnidaria).

véliger (do latim *velum* = véu, cobertura). Forma larval de certos moluscos; desenvolve-se a partir da trocófora e apresenta os primórdios do pé, do manto e da concha.

ventral (do latim *venter* = ventre). Situado na superfície ventral ou abdominal.

ventrículo. Uma câmara do coração dos vertebrados que recebe o sangue de um átrio (uma câmara cardíaca separada) e

bombeia o sangue do coração.

vênula (do latim *venula* = diminutivo de *vena* = veia). Pequeno vaso que conduz o sangue dos capilares até as veias; pequenas veias da asa dos insetos.

vermiforme (do latim *vermis* = verme + *forma* = forma). Adjetivo que descreve qualquer animal semelhante a verme; um adulto (nematógeno) de rombozoário (filo Mesozoa).

vesícula germinativa. Nome antigo que se dava ao núcleo de um oócito primário.

vesicular (do latim *vesicula* = uma pequena bexiga, bolha). Termo descritivo para a aparência granular do núcleo de vários eucariotas unicelulares devido à formação de grumos de cromatina; indica também o que é composto por várias cavidades em forma de vesículas; refere-se também ao que se assemelha a uma bexiga.

vesículas de Poli (de G. S. Poli, naturalista italiano). Vesículas que se abrem no canal circular na maior parte dos asteroides e holoturoides.

vestígio (do latim *vestigium* = pegada). Órgão rudimentar que pode ter sido bem desenvolvido em algum ancestral ou no embrião.

vetor (do latim *vector* = que possui, que carrega, a partir de *vehere*, *vectum* = portar). Qualquer agente que porte e transmita microrganismos patogênicos de um hospedeiro a outro. Ainda, em biologia molecular, um agente, como um bacteriófago ou plasmídio, que porte DNA recombinante.

véu (do latim *velum* = véu, cobertura). Membrana na superfície subumbrelar de medusas da classe Hydrozoa. Ainda, um órgão natatório ciliado da larva véliger.

via alternativa. Resposta imunológica inata ativada pela interação de proteínas do complemento com polissacarídios na parte externa de um microrganismo invasor; contrasta com a via clássica, que é ativada pela união de anticorpos.

vibrissa (do latim *vibrissa* = pelo do ducto nasal). Pelos duros que ocorrem nos ductos nasais ou em qualquer outra parte da face de muitos mamíferos e que servem como órgãos táteis; “bigodes dos gatos”.

vicariância (do latim *vicarius* = um substituto). Separação geográfica de populações, sobretudo aquela imposta por descontinuidades do ambiente físico que fragmentaram as populações antes geograficamente contínuas.

vida livre. Organismo não intimamente associado a um hospedeiro.

vilo (do latim *villus* = tufo de pelos). Pequeno processo digitiforme que ocorre na parede do intestino delgado e que aumenta a superfície para absorção dos nutrientes digeridos. Ainda, um dos processos vasculares ramificados que ocorrem na porção embrionária da placenta.

vilosidades coriônicas (do latim *villi*, plural de *villus* = felpudo, tufo de pelos + do grego *chorion* = pele). Projeções digitiformes que contêm vasos sanguíneos e situadas na superfície externa da membrana coriônica dos vertebrados.

vírus (do latim *virus* = líquido pegajoso, veneno). Partícula acelular submicroscópica composta por um centro nucleoproteico e uma parede proteica; parasito; desenvolve-se e reproduz-se apenas em uma célula hospedeira.

víscera (do latim, plural de *viscus* = órgão interno). Órgão interno da cavidade corpórea.

visceral. Relativo às vísceras.

vitalismo (do latim *vita* = vida). Ponto de vista, já desacreditado, de que os processos naturais são controlados por forças sobrenaturais e não podem ser explicados unicamente pelas leis da física e da química, nem por processos mecânicos.

vitamina (do latim *vita* = vida + *amina* = em relação à composição química que era antes atribuída ao composto). Substância orgânica necessária em pequenas doses para o funcionamento normal do metabolismo; deve ser complementada na dieta ou pela flora intestinal, uma vez que o organismo não pode sintetizá-la. Uma exceção é a vitamina D_3, a qual é manufaturada na pele, na presença de luz solar.

vitelário (do latim *vitellus* = gema do ovo). Estrutura observada em vários platelmintos e que produz células vitelinas, as quais produzem material para a casca do ovo e nutrientes para o embrião.

viviparidade (do latim *vivus* = vivo + *parere* = dar à luz). Reprodução por meio da qual os ovos desenvolvem-se no interior do corpo da fêmea, a qual fornece auxílio nutricional, como ocorre nos mamíferos eutérios, em muitos répteis não aves e em alguns peixes; a prole nasce no estágio juvenil. Adj., **vivíparo**.

voo nupcial. Voo de acasalamento dos insetos, especialmente aquele da rainha com o macho ou os machos.

X

xantóforo (do grego *xanthos* = amarelo + *pherein* = portar). Cromatóforo que contém pigmento amarelo.

xenotransplante. Transplante de tecido de uma espécie diferente da do receptor.

Z

zigoto (do grego *zygōtos* = unido). A célula-ovo fertilizada.

zoécio (do grego *zōon* = animal + *oikos* = casa). Bainha cuticular ou concha dos Ectoprocta.

zona adaptativa. Reação característica e relação mútua entre ambiente e organismo ("estilo de vida"), demonstradas por um grupo de organismos evolutivamente relacionados.

zona entremarés. Porção da plataforma continental oceânica que fica exposta durante as marés baixas e submersa em marés altas.

zona germinativa. Local do corpo de uma tênia, imediatamente após o escólex, onde são produzidas novas proglótides.

zooflagelados. Membros do grupo previamente denominado Zoomastigophorea, os flagelados-"animais" (previamente pertencentes ao filo Sarcomastigophora).

zooide (do grego *zōon* = animal). Indivíduo de uma colônia de animais, como ocorre nos cnidários e ectoproctos coloniais.

zooxantela (do grego *zōon* = animal + *xanthos* = amarelo). Minúscula alga dinoflagelada que vive nos tecidos de muitos grupos de invertebrados marinhos.

Créditos

FOTOS

Capítulo 1

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 1.1A: © Dave Fleetham/Visuals Unlimited; 1.1B: © Steve McCutcheon/Visuals Unlimited; 1.1C: © Peter Ziminski/Visuals Unlimited; 1.1D: © Tom Adams/Visuals Unlimited; 1.1D (inserção): © Link/Visuals Unlimited; 1.2A: Cortesia de IBM U.K. Scientific Centre; 1.3: © John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 1.4: © David M. Phillips/Visuals Unlimited; 1.5A: © N.P. Salzman; 1.5B: © Ed Reschke; 1.5C: © Ken Highfill/Science Source; 1.5D (ambas): © Visuals Unlimited; 1.6A: © A.C. Barrington Brown/Science Source; 1.7A: © M. Abbey/Visuals Unlimited; 1.7B: © S. Dalton/National Audubon Society/Science Source; 1.8A: © D. Kline/Visuals Unlimited; 1.8B: © D. Kline/Visuals Unlimited; 1.11A: © Michael Tweedie/Science Source; 1.11B: © Michael Tweedie/Science Source; 1.12: American Museum of Natural History, Neg. #326669; 1.13: Ernst Haeckel de The Evolution of Man (Publicado em 1879); 1.16A: Cortesia de Gregor Mendel Museum, Brno Czechoslovakia; 1.16B: Cortesia de Gregor Mendel Museum, Brno Czechoslovakia; 1.18: Pre'vost e Dumas; 1.19: © Carolina Biological Supply/Phototake.

Capítulo 2

Abertura: © Larry S. Roberts; 2.4: Fotografia NPS de Rosalie LaRue; 2.16: Cortesia de Kevin Walsh; 2.17: J.P. Dworkin, D.W. Deamer, S.A. Sandford, & L.J. Allamandola, (2001) Self-assembling amphiphilic molecules: Synthesis in simulated interstellar/precometary ices. Proc. National Academy of Sciences. 98, 815-819; 2.18: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 2.21: © Ben Barnhart.

Capítulo 3

Abertura: © Dr. Volker Brinkmann/Visuals Unlimited; 3.1: © Russell Illig/Getty Images; 3.5: Cortesia de A. Wayne Vogl; 3.7: Cortesia de G.E. Palade, University of California School of Medicine; 3.8B: © Dr. Gopal Murti/Visuals Unlimited; 3.9B, 3.11B: Cortesia de Charles Flickinger; 3.12: Cortesia de A. Wayne Vogl; 3.13A: © K.G. Murti/Visuals Unlimited; 3.14B: Cortesia de Kent McDonald; 3.15B: Cortesia de Susumu Ito; 3.23 (todas) © The McGraw-Hill Companies/Kingsley Stern, fotógrafo.

Capítulo 4

Abertura: © Gary W. Carter/Visuals Unlimited.

Capítulo 5

Abertura: © Larry S. Roberts; 5.1: Cortesia de Gregor Mendel Museum, Brno, Czechoslovakia; 5.9A: © Peter J. Bryant/Biological Photo Service.

Capítulo 6

Abertura: © Siede Preis/Getty Images; 6.1A: American Museum of Natural History, New York, Neg. #32662; 6.1B, 6.2, 6.3: The Natural History Museum, London; 6.5A: The Bridgeman Art Library International; 6.5B: © Stock Montage; 6.6, 6.7: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 6.8A: © Ken Lucas/Biological Photo Service; 6.8B: © A.J. Copley/Visuals Unlimited; 6.8C: © Roberta Hess Poinar; 6.8D: Cortesia de G.O. Poinar, University of California at Berkeley; 6.9A: © Tom Pantages/Visuals Unlimited; 6.10: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 6.15: Library of Congress; p. 110: © Dr. Marano Rocchi; 6.19: Cortesia de M.K. Kelley, Cortesia de Harvard University Press; 6.23B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 6.24: Cortesia de Storrs Agricultural Experiment Station, University of Connecticut at Storrs; 6.27: © Albert Copley/Visuals Unlimited; 6.30: © Jack Hollingsworth/Getty Images; 6.31: © Anne Rodkin Photography; 6.32B: Cortesia de Dr. Robert K. Selander; 6.35: NASA.

Capítulo 7

Abertura: © Francis Leroy, Biocosmos/SPL/Science Source; 7.3: © Robert Humbert/Biological Photo Service; 7.7: © Dr. Kessel & Dr. Kardon/Tissues and Organs/Visuals Unlimited.

Capítulo 8

Abertura: Cortesia de Andrea Wills/Harland Lab; 8.6: © Mia Tegner/Science Photo Library/Science Source; 8.14B: © F.R. Turner/Biological Photo Service; 8.14A: F. Rudolf Turner, Biology Dept., Indiana Univ.

Capítulo 9

Abertura: © Larry S. Roberts; 9.8A, 9.8B, 9.8C, 9.9, 9.10, 9.11A: © Ed Reschke; 9.11B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 9.11C,

9.11D, 9.12A, 9.12B, 9.12C: © Ed Reschke.

Capítulo 10

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 10.1: © Hulton Archive/Getty Images; 10.3: American Museum of Natural History, Neg. #334101; 10.7A: © McGraw-Hill Companies; 10.7B: Library of Congress; 10.9: Cortesia de Dr. George W. Byers, University of Kansas.

Capítulo 11

Abertura: © M. Abbey/Visuals Unlimited; 11.3: © Dr. David M. Phillips/Visuals Unlimited; 11.4: Cortesia de L. Tetley; 11.5 (todas): © M. Abbey/Visuals Unlimited; 11.7: © Manfred Kage; 11.8B: Cortesia de Dr. Ian R. Gibbons; 11.10A: Cortesia de L. Evans Roth; 11.28: © Bill Bachman/Science Source; 11.31A: © Manfred Kage; 11.31B: © A.M. Siegelman/Visuals Unlimited; 11.32: Cortesia de J. e M. Cachon. De Lee, J.J., S.H. Hutner, and E.C. Bovee (editores). 1985. An Illustrated Guide to the Protozoa, Society of Protozoologists, Allen Press, Lawrence, KS; 11.35: Cortesia de Jerry Niederkorn, Ph.D., UT Southwestern Medical Center, Dallas, Texas.

Capítulo 12

Abertura: © William C. Ober; 12.6: © Larry S. Roberts; 12.8: © William C. Ober; 12.15A: © Larry S. Roberts; 12.15B: © William C. Ober; 12.15C: © Larry S. Roberts; 12.16: © 2012 MBARI.

Capítulo 13

Abertura, 13.1A: © William C. Ober; 13.6B: Thien T. Mai; 13.8A, 13.9: © William C. Ober; 13.10: © D.W. Gotshall; 13.13: © Cabisco/Visuals Unlimited; 13.14: © Carolina Biological Supply/Phototake; 13.15: © UIG via Getty Images; 13.16A: © Larry S. Roberts; 13.16B (inserção): © William C. Ober; 13.17: © R. Harbo; 13.18: © Larry S. Roberts; 13.20: © R. Harbo; 13.22: © D.W. Gotshall; 13.23A: © Diane R. Nelson; 13.23B: © Larry S. Roberts; 13.25A, 13.25B: © R. Harbo; 13.26: © Larry S. Roberts; 13.27A, 13.27B, 13.27C: © William C. Ober; 13.29: © Larry S. Roberts; 13.30, 13.31A: © William C. Ober; 13.33, 13.34A, 13.34B,13.34C: © Larry S. Roberts; 13.35: Dr. Ernesto Weil; 13.36B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 13.37: © William C. Ober; 13.39: © Dr. Ronald L. Shimek, 2004.

Capítulo 14

Abertura: © Wim van Egmond/Visuals Unlimited; 14.2: © L. Newman & A. Flowers/Science Source; 14.5A: © John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 14.7A: © Michael Abbey/Science Source; 14.14: © Diane R. Nelson; 14.17: © Visuals Unlimited; 14.18: © Arthur M. Seigelman/Visuals Unlimited; 14.23: © Cabisco/Visuals Unlimited; 14.24: © Ana Flisser; 14.26: © Larry Stepanowicz/Visuals Unlimited; 14.28: Cortesia de Reinhardt M. Kristensen; 14.29: Cortesia de Martin V. Sorensen; 14.30: © John Walsh/Science Source; 14.33 (todas): Wayne Lord e Inga Sidor.

Capítulo 15

Abertura: © Diane R. Nelson; 15.2: Cortesia de Dr. Peter Funch, University of Aarhus; 15.3C: Cortesia de Dr. Kerstin Wasson; 15.4A: © William C. Ober; 15.5A, 15.5B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 15.6A, 15.6B: © Robert Brons/Biological Photo Service; 15.7: © Larry S. Roberts; 15.11: © Stan Elems/Visuals Unlimited; 15.13: © Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 16

Abertura: © Larry S. Roberts; 16.1A: © Kjell B. Sandved/Visuals Unlimited; 16.1B: © George Grall/National Geographic/Getty Images; 16.1C: © Larry S. Roberts; 16.1D: © Doug Wilson/Alamy; 16.1E, 16.4B: © Larry S. Roberts; 16.7B: © Dr. Thurston C. Lacalli/University of Victoria; 16.8: © Kjell B. Sandved/Visuals Unlimited; 16.9A, 16.9B: © 2006, L. Kuhnz/MBARI; 16.10: © Daniel Gotshall/Visuals Unlimited; 16.16A: © Gerald e Buff Corsi/Visuals Unlimited; 16.16B: © David Wrobel/Visuals Unlimited; 16.17A, 16.17B: © A. Kerstitch/Visuals Unlimited; 16.20A: © David Wrobel/Visuals Unlimited; 16.20B: © Royalty-Free/Corbis; 16.21A: © Paul Kay/Oxford Scientific/Getty Images; 16.21B: © Larry S. Roberts; 16.22A, 16.22B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 16.23, 16.24A: © Larry S. Roberts; 16.24B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 16.25A: © Andrew J. Martinez/Science Source; 16.25B: © D.P. Wilson/FLPA/Science Source; 16.28A: © David Wrobel/Visuals Unlimited; 16.29, 16.32A, 16.32C, 16.33: © Larry S. Roberts; 16.36B: Todd J. Morris PhD; 16.38A: © Michael Aw/Photodisc/Getty Images; 16.39: © Larry S. Roberts; 16.40: © Borut Furlan/WaterFrame/Getty Images.

Capítulo 17

Abertura: © Ethan Daniels/WaterFrame/Getty Images; 17.2E: © Visuals Unlimited; 17.4A: © William C. Ober; 17.4B: ©

Larry S. Roberts; 17.8: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 17.9: © Larry S. Roberts; 17.15: Courtesy of J.F. Grassle/Woods Hole Oceanographic Institution; 17.16B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 17.24G: © G.L. Twiest/Visuals Unlimited; 17.26: © T. Branning; 17.28, 17.29B: © Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 18

Abertura: © The McGraw-Hill Companies Inc./Don Rubbelke, fotógrafo; 18.5A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 18.5B: © Dr. M.A. Ansary/Science Photo Library/Science Source; 18.6A: © Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; 18.6B: © Robert Calentine/Visuals Unlimited; 18.8: © Larry S. Roberts; 18.9A: © Robert Calentin/Visuals Unlimited; 18.9B: E. Pike/De H. Zaiman, A Pictorial Presentation of Parasites; 18.11: Colaboração de E.L. Schiller, AFIP; 18.12: © Dr. Robert Calentine/Visuals Unlimited; 18.13D: Dr. Andreas Schmidt-Rhaesa; 18.14B: Cortesia de Reinhardt M. Kristensen; 18.15B: © David Scharf/Science Source; 18.16B: © Fredrik Pleijel; 18.17B: © Dr. Morley Read/Science Source; 18.19A, 18.19B, 18.21: © Diane R. Nelson; 18.22: R.M. Sayre.

Capítulo 19

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 19.4A, 19.4B: © A.J. Copley/Visuals Unlimited; 19.7B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 19.10: © Michael Lustbader/Science Source; 19.11: © John Serrao/Science Source; 19.12: © Image Source/Corbis; 19.13A: © Mark Kostich/Getty Images RF; 19.13B: © Gregory G. Dimijian, M.D./Science Source; 19.13C, 19.13D: © NHPA/James Carmichael, Jr.; 19.14A: © Karl H. Switak/Science Source; 19.14B: © Ken Lucas/Ardea/Animals Animals; 19.14C: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 19.15A: Centers for Disease Control; 19.15B: © Mark Moffett/Minden Pictures; 19.16: De G.W. Wharton, "Mites and commercial extracts of house dust" in Science 167: 1382–1383. Copyright © 1970 by AAAS; 19.17: © Larry S. Roberts; 19.18: © D.S. Snyder/Visuals Unlimited; 19.19: © A.M. Siegelman/Visuals Unlimited; 19.20: © John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 19.22A: © Nature's Images, Inc./Science Source; 19.23A: © Digital Vision/Getty Images; 19.24B: © Dan Kline/Visuals Unlimited.

Capítulo 20

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 20.15B: L.G. Abele, W. Kim e B.E. Felgenhauer; 20.15E: L.G. Abele, W. Kim e B.E. Felgenhauer; 20.19A: © William C. Ober; 20.19B: © Nancy Sefton/Science Source; 20.21A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 20.22A: © Larry S. Roberts; 20.22B: © Jany Sauvanet/Science Source; 20.23: © Kjell Sandved/Visuals Unlimited; 20.24A, 20.24B: © Larry S. Roberts; 20.26A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 20.26B: © Pixtal/AGE Fotostock; 20.26C: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 20.26D, 20.26E, 20.27: © Larry S. Roberts.

Capítulo 21

21.3C: © Larry S. Roberts; 21.5A, 21.5B: © Ron West/Nature Photography; 21.7A, 21.7B: © IT Stock Free/Alamy; 21.8: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 21.9: Fotografia NPS de Rosalie LaRue; 21.10: © Joel Sartore/Getty Images; 21.13: © E. Pollard/PhotoLink/Getty Images; 21.14: © Dennis Kunkel/Visuals Unlimited; 21.15A, 21.15B: CDC/James Gathany; 21.16A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 21.16B: © Gerry Bishop/Visuals Unlimited; 21.21A, 21.21B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 21.23A, 21.23B: © Robert Brons/Biological Photo Service; 21.24A: Design Pics Inc./Alamy; 21.24B: © Ingram Publishing/Fotosearch; 21.26A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 21.26B: © Creatas/PunchStock; 21.26C: © Carolina Biological Supply/Phototake; 21.27A: © Photodisc/Getty Images; 21.27B: © Purestock/Alamy; 21.28: © Creatas Images/PictureQuest; 21.29: © Paul Souders/The Image Bank/Getty Images; 21.30: Cortesia de J.E. Lloyd; 21.31: © Digital Vision/Getty Images; 21.32A: © George D. Lepp/Science Source; 21.32B: © Kjell B. Sandved/Science Source; 21.33A: © Creatas Images/PictureQuest; 21.33B: © Larry S. Roberts; 21.34A: © USDA; 21.34B: Fotografia de Scott Bauer/USDA; 21.34C: © James L. Castner; 21.35A: © J.S. Sira/Gap Photo/Visuals Unlimited; 21.35B: © Gilbert S. Grant/Science Source; 21.36A: © Digital Vision/Getty Images; 21.36B: © Ingo Arndt/Minden Pictures; 21.37: © Mark Smith/Science Source; 21.38B: M. Frances Keller; 21.39: © Leroy Simon/Visuals Unlimited; 21.40A: © Nature's Images/Science Source; 21.40B: © Stuart Wilson/Science Source; 21.41A: © Stockbyte; 21.41B: © Creatas/PunchStock; 21.41C: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 21.41D: © Creatas/PunchStock.

Capítulo 22

Abertura: © Ken Lucas/Visuals Unlimited; 22.2B: Thuesen, IV, e R. Bieri; 22.4A, 22.4B, 22.4C: © Larry S. Roberts; 22.4D: © Godfrey Merlen; 22.7F: © Jeff Rotman/Science Source; 22.8A: © Mark Conlin/Alamy; 22.8B: © Stuart Westmorland/Corbis;

22.10: © Larry S. Roberts; 22.14A: © Diane Nelson; 22.14B: © Larry S. Roberts; 22.17A: © Sanamyan/Alamy; 22.17B: © Ken Lucas/Visuals Unlimited; 22.18A: © Jeffrey L. Rotman/Corbis; 22.18B: © Dave Fleetham/Design Pics/Corbis; 22.18C: © Ocean/Corbis; 22.18D: © William C. Ober; 22.18E: © Andrew J. Martinez/Science Source; 22.19: © David Wrobel/Visuals Unlimited; 22.20A, 22.20B: © A. Kerstitch/Visuals Unlimited; 22.21A, 22.21B: © Larry S. Roberts; 22.24A: © Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited; 22.24B: © Marilyn Kazmers/Peter Arnold/Getty Images; 22.24C: © WaterFrame/Alamy; 22.27A: © Carver Mostardi/Alamy; 22.27B: © Mark Conlin/Oxford Scientific/Getty Images; 22.27C, 22.29: © Larry S. Roberts; 22.31B: © William C. Ober.

Capítulo 23

Abertura: © Heather Angel; 23.5A: © Frank Burek/Corbis; 23.5B: © Larry S. Roberts; 23.7: © Andrew J. Martinez/Science Source; 23.9A: © Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 24

Abertura: © Scott Henderson; 24.4: © Berthoule-Scott/Jacana/Science Source; 24.9: © IFA-Bilderteam/Getty Images; 24.12A: © Jeff Rotman/Science Source; 24.12B: © Comstock Images/Getty Images; 24.19A: Cortesia de John G. Shedd Aquarium/Patrice Ceisel; 24.19B: Cortesia de John G. Shedd Aquarium/Patrice Ceisel; 24.20A: © Richard Herrmann/Visuals Unlimited, Inc.; 24.20B: © Biological Photo Service; 24.20C: © Brand X Pictures/PunchStock; 24.20D: © Fred McConnaughey/Science Source; 24.31: © D.W. Gotshall; 24.32: © Mary Beth Angelo/Science Source; 24.34: © Will Troyer/Visuals Unlimited; 24.36: © D.W. Gotshall; 24.37: Cortesia de F. McConnaughey.

Capítulo 25

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 25.4B: © Mark Smith/Science Source; 25.5A: Cortesia de L. Houck; 25.5B: Cortesia de L. Houck; 25.8: © Michael Redmer/Visuals Unlimited; 25.10: © Allan Larson; 25.11A: © Ken Lucas/Biological Photo Service; 25.11B: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 25.12: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 25.13: American Museum of Natural History, Neg. #125617; 25.14: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 25.17: © E.R. Degginger/Animals Animals; 25.24: © Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 26

Abertura: Cortesia de Ron Magill/Miami Metrozoo; 26.6, 26.9: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 26.11: © Digital Vision/Getty Images; 26.12: © Scott Camazine/Alamy; 26.14: © John Mitchell/Science Source; 26.15: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 26.16: © Stephen Dalton/Science Source; 26.17: © Craig K. Lorenz/Science Source; 26.18: © Paul Freed/Animals Animals; 26.19B: © Austin J. Stevens/Animals Animals; 26.20: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 26.21: © Joe McDonald/Visuals Unlimited; 26.24: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 26.26: © Mark Carwardine/Visuals Unlimited; 26.27: © Zig Leszczynski/Animals Animals; 26.28A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 26.28B: © George McCarthy/Corbis.

Capítulo 27

Abertura: © William J. Weber/Visuals Unlimited; 27.1A: American Museum of Natural History, Neg. #125065; 27.4: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 27.6: © Corbis; 27.23: © D. Poe/Visuals Unlimited; 27.24: © L.L. Rue, III; 27.25: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 27.27: © John Gerland/Visuals Unlimited; 27.28: © Richard R. Hansen/Science Source; 27.30: © North Wind Picture Archives/Alamy; 27.31, 27.32, 27.33, 27.34: © Cleveland P. Hickman, Jr.

Capítulo 28

Abertura, 28.6A: © PhotoDisc; 28.6B: © Corbis; 28.7: © R.E. Treat; 28.11: © Gerlach/Visuals Unlimited; 28.13: © Gerlach/Visuals Unlimited; 28.14A: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 28.16: © S. Malowski/Visuals Unlimited; 28.18: © Kjell Sandved/Visuals Unlimited; 28.22: © M.H. Tierney, Jr./Visuals Unlimited; 28.23: © G. Herben/Visuals Unlimited; 28.25: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 28.26: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 28.27A: © medioimages/SuperStock; 28.27B: © Timothy Ransom/Biological Photo Services; 28.28: © Milton H. Tierney, Jr./Visuals Unlimited; 28.30: © Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited; 28.32: © Photodisc/Getty Images; 28.33, 28.34, 28.35: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 28.37: © William C. Ober.

Capítulo 29

Abertura: © Eric Soder/Science Source; 29.11B: Cortesia de Dr. Ian R. Gibbons; 29.13A, 29.13B, 29.13C: © Ed Reschke.

Capítulo 30

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 30.1: De J.F. Fulton e L.G. Wilson, Selected Reading in the History of Physiology, 1966. Cortesia de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Illinois.; 30.11: © Dr. Richard Kessel & Dr. Randy Kardon/Tissues & Organs/Visuals Unlimited.

Capítulo 31

Abertura: © Andrew Syred/Science Source; 31.2: © adoc-photos/Corbis; 31.4A: Cortesia de P.P.C. Graziadei; 31.4B: Cortesia de P.P.C. Graziadei; 31.5: © David M. Phillips/Visuals Unlimited.

Capítulo 32

Abertura: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 32.3 (ambas): Cortesia de Carl Gans; 32.6: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 32.11: © The Granger Collection, NYC; 32.12: © Dr. Richard Kessel & Dr. Randy Kardon/Visuals Unlimited, Inc; 32.13D: © Don W. Fawcett/Science Source; 32.17: © Bruce Brander/Science Source.

Capítulo 33

Abertura: © D.H. Ellis/Visuals Unlimited.

Capítulo 34

Abertura: © Ed Reschke; 34.1A: De J.F. Fulton e L.G. Wilson, Selected Readings in the History of Physiology, 1966. Cortesia de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Il.; 34.1B: De J.F. Fulton e L.G. Wilson, Selected Readings in the History of Physiology, 1966. Cortesia de Charles C. Thomas, Publisher, Springfield, Il.; 34.10: © Alison Wright/Science Source; 34.16: © Hulton Archive/Getty Images.

Capítulo 35

Abertura: © Dr. Kari Lounatmaa/Science Source.

Capítulo 36

Abertura: © Ray Richardson/Animals Animals; 36.1A: © Thomas McAvoy/Life Magazine 1995. Time Inc./Getty Images; 36.1B, 36.1C: © Time & Life Pictures/Getty Images; 36.7: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 36.9: © Nina Leen/Life Magazine 1995. Time Inc./Getty Images; 36.11, 36.12: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 36.14: © Michele Westmoreland/Corbis; 36.15: © Keith Douglas/Getty Images; 36.17: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 36.18: © Tom McHugh/Science Source; 36.19: © John Gerlach/Visuals Unlimited; 36.21: © Richard R. Hansen/Science Source.

Capítulo 37

Abertura: © StockTrek/Getty Images; 37.13: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 37.15: © F. Gohier/Science Source; 37.16: © Cleveland P. Hickman, Jr.; 37.18A: © Doug Wechsler/Animals Animals; 37.18B: © Doug Sokell/Visuals Unlimited; 37.19A: © Gregory Ochocki/Science Source; 37.19B: © David Courtenay/Getty Images; 37.20: © Frank & Joyce Burek/Getty Images; 37.21A: © Raymond Gehman/Corbis; 37.21B: © Robert Lubeck/Animals Animals.

Capítulo 38

Abertura: © Larry Hurd; 38.6: © Noble Proctor/Science Source; 38.7 (esquerda), 38.7 (direita): © Cleveland P. Hickman, Jr.; 38.11A (superior): © Patti Murray/Animals Animals; 38.11A (inferior): © Wild & Natural/Animals Animals; 38.11B (superior), 38.11B, C (ambas): © James L. Castner; p. 820: © D. Foster/WHOI/Visuals Unlimited.

LINHA DE ARTE E TEXTO

Figura 1.13 Fonte: De S. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Harvard University Press, 1977.

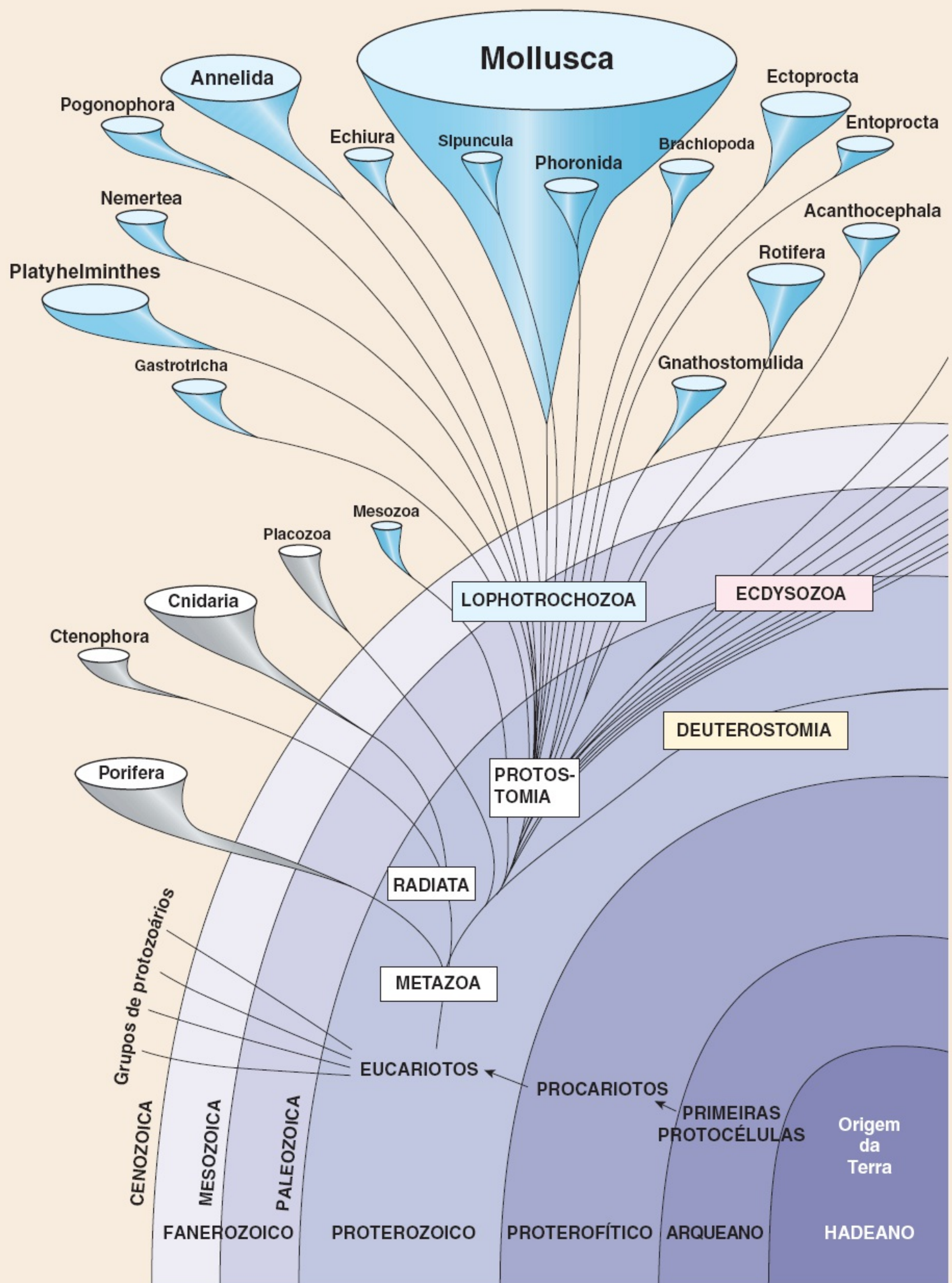
Figura 8.1 Fonte: De N. Hartsoeker, *Essai de deoprique*, 1964.

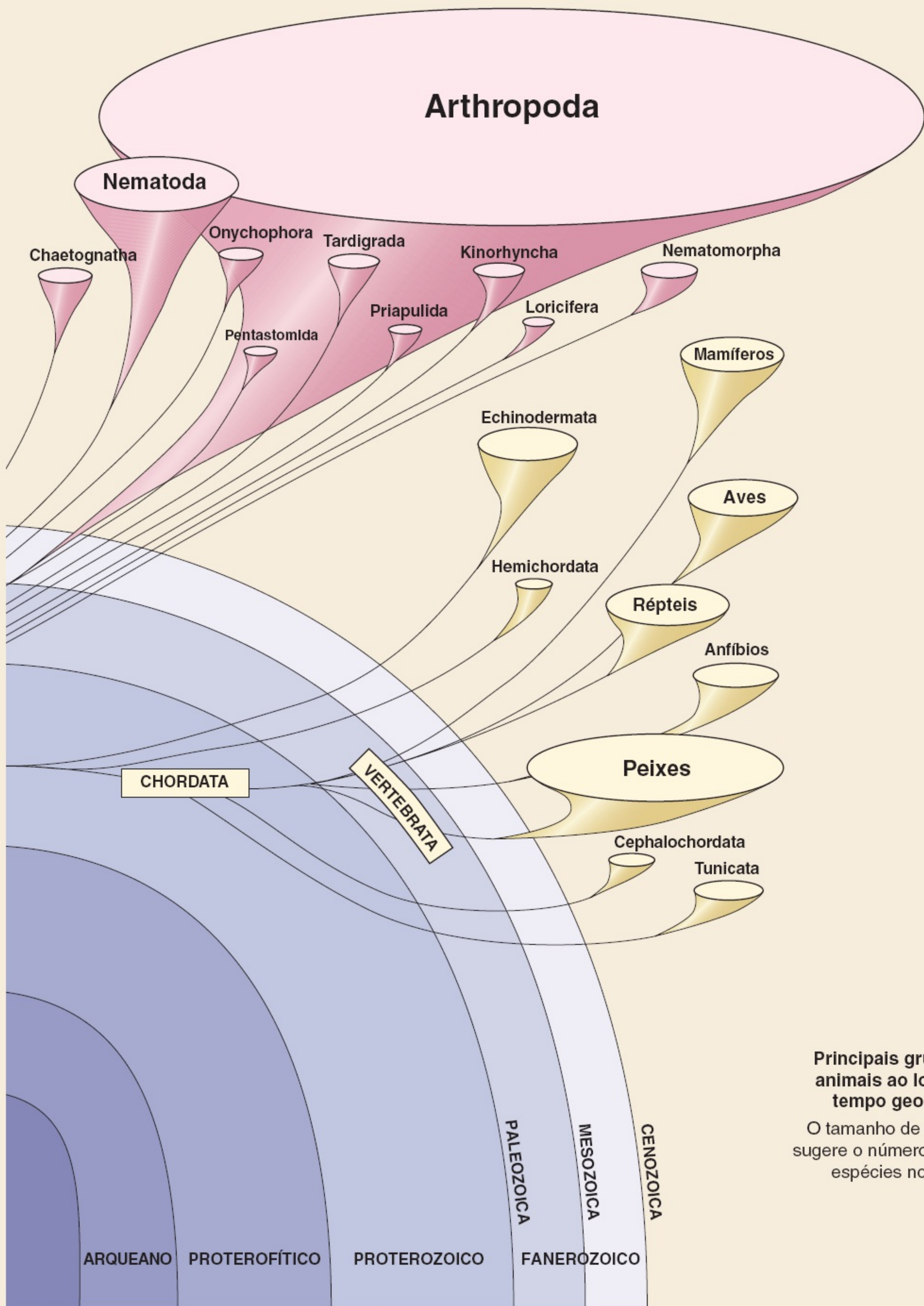
Figura 10.6 Fonte: Segundo E.O. Wiley, *Phylogenetics*, John Wiley & Sons, New York, 1981.

Figura 22.7 Fonte: Cortesia de Tim Doyle.

Figura 36.16 Fonte: De C. Darwin, *Expression of the Emotions in Man and Animals*. Appleton and Co., New York, 1872.

Figura 37.5 Com a autorização de *Natural History*, March 1990, copyright the American Museum of Natural History.


Mollusca
Annelida
Pogonophora
Echiura
Sipuncula
Phoronida
Brachiopoda
Ectoprocta
Entoprocta
Acanthocephala
Rotifera
Nemertea
Platyhelminthes
Gastrotricha
Gnathostomulida
Mesozoa
Placozoa
Cnidaria
Ctenophora
Porifera
LOPHOTROCHOZOA
ECDYSOZOA
DEUTEROSTOMIA
PROTOS-
TOMIA
RADIATA
METAZOA
Grupos de protozoários
EUCARIOTOS
PROCARIOTOS
PRIMEIRAS
PROTOCÉLULAS
Origem
da
Terra
CENOZOICA
MESOZOICA
PALEOZOICA
FANEROZOICO
PROTEROZOICO
PROTEROFÍTICO
ARQUEANO
HADEANO



Principais grupos de animais ao longo do tempo geológico

O tamanho de cada oval sugere o número relativo de espécies no grupo